

Année 2004

Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes
Université de Poitiers
U.F.R Sciences Fondamentales et Appliquées
40, avenue du Recteur Pineau
F-86022 POITIERS Cedex

Laëtitia BRECHET



Stage effectué sous la direction de Jacques ROY et Stephan HÄTTENSCHWILER au Centre Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS de Montpellier et à l'Unité Mixte de Recherche Ecologie des Forêts Guyanaises, Kourou en Guyane Française.
Du 5 avril au 5 juin 2004

Pour toute diffusion, ce mémoire doit être obligatoirement accompagné de l'attestation de soutenance.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier en premier lieu Jacques Roy, mon maître de stage, qui m'a permis de réaliser ce projet, en conjuguant à la fois une première période à Montpellier et une deuxième en Guyane française. Merci pour votre confiance et de m'avoir fait partager les épreuves incontournables concernant la mise en œuvre d'un tel Programme de Recherche.

Je souhaiterais remercier aussi les personnes qui m'ont aidé dans les manipulations pour les analyses chimiques : Laurette Sonie pour sa disponibilité ainsi que Bruno Buatois pour sa patience.

Je voudrais également remercier toute l'équipe de l'ENGREF et INRA du campus de Kourou pour leur accueil, leurs conseils quant à l'installation du dispositif de Paracou, mais aussi pour leur disponibilité. Ainsi que Damien Bonal et Anne-Marie Domenach pour la récolte des feuilles matures.

Merci à Stephan Hättenschwiler, pour son encadrement sur le terrain, le travail était dur mais pas moins enrichissant, ainsi que pour ses conseils apportés sur la rédaction de mon rapport.

Merci aussi à Héléne Jorgensen qui m'a montré une autre face de la pratique de l'Anglais, j'ai beaucoup apprécié cet échange.

Je remercie, bien sûr, Anne-Marie et Vincent Domenach qui m'ont généreusement accueilli dans leur maison, et pour la confiance qu'ils nous ont témoignée dès le début. Merci Anne-Marie et Vincent pour ces corrections et nos discussions enrichissantes.

Je souhaite aussi remercier mes parents qui m'ont beaucoup soutenu au cours des recherches concernant ce stage, et pour leurs aides face aux démarches de logistiques.

Pour finir je souhaite évoquer qu'aujourd'hui la grande richesse spécifique présente uniquement dans les forêts tropicales est menacée, et qu'il est primordial de sauvegarder la dynamique écologique fragile qu'elle engendre, et qui est indispensable pour l'équilibre de notre planète. La déforestation due aux activités humaines est un réel danger qu'il ne faut, je pense, pas négliger au cours des prochaines années.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
MATERIELS ET METHODES	3
1- Le dispositif expérimental de Paracou	4
2- Protocole de récolte et d'analyse des feuilles	6
3- Calculs et statistiques	8
RESULTATS.....	10
1- Composition chimique des feuilles	10
2- Analyse de la résorption	13
DISCUSSION	18
Le phénomène de résorption	18
Perspectives de recherche.....	20
BIBLIOGRAPHIE	23

INTRODUCTION

La forêt tropicale reste le milieu naturel le plus riche en terme de biodiversité. En effet elle abriterait à elle seule certainement plus de la moitié des espèces animales et végétales de la planète. Evidemment cette grande richesse spécifique, qui n'est aujourd'hui encore pas toute inventoriée, accroît considérablement la complexité de cet écosystème. Il est actuellement indispensable de mieux définir les caractéristiques de cet écosystème, qui régule une grande part des flux d'énergie et de matière de la planète, en recensant les espèces animales et végétales de ces milieux et surtout en déterminant leur rôle et leurs inter-connexions. Ces connaissances plus approfondies permettent de mieux gérer donc de mieux conserver la forêt et de pallier aux dégradations qu'elle subit fortement actuellement (exploitation de bois ou implantation de mines pour l'orpaillage par exemple).

Un des points les plus importants à mettre en évidence, lorsque l'on veut estimer le fonctionnement global de la forêt, est la dynamique de la matière organique qui contribue à enrichir le sol en nutriments nécessaires à la croissance végétale. De nombreux paramètres interviennent dans cette dynamique tels que le climat, la qualité du sol (et celle de la roche mère), la richesse des organismes rencontrés dans le sol (diversité taxonomique de la pédofaune) et la qualité de l'essence végétale (ou producteur primaire) qui domine le milieu. En effet l'apport en matière organique aérienne est variable selon les formations végétales, elles-même dépendantes du climat, et représente entre 20 et 40 tonnes par hectare et par an pour la forêt tropicale et équatoriale : deux à trois fois plus que pour une forêt tempérée caducifoliée (Gobat, J.M., Aragnon, A., Metthey, W. 2003. Le sol vivant.). Cet apport en matière dépend de la qualité des feuilles sénescentes elle-même liée à la qualité des feuilles vertes, modulées par le lessivage dû aux pluies, et du processus de ré-absorption par l'arbre des éléments nutritifs contenus dans les feuilles.

Mon étude fait partie d'un programme de recherche intitulé : 'Diversité des producteurs primaires, réseaux trophiques et flux édaphiques en milieu tropical'. L'hypothèse de ce programme est que la composition physico-chimique des litières varie d'une espèce d'arbre à l'autre entraînant une variation des espèces animales qui les

consomment et les dégradent. Ces différences de décomposition entre les litières induiraient des variations dans les cycles biogéochimiques et en particulier, dans la disponibilité des éléments nutritifs des forêts tropicales humides. Dans les forêts tropicales humides qui poussent typiquement sur des sols fortement acides, avec des faibles concentrations en nutriments disponibles dans le sol, le recyclage des éléments nutritifs incorporé dans la matière organique est critique.

L'objectif de notre étude est d'analyser la composition chimique de la litière et d'étudier le rôle joué par la résorption foliaire dans cette composition chimique.

La résorption foliaire est le procédé physiologique par lequel les plantes récupèrent avant la chute de leurs feuilles, les nutriments contenus dans les feuilles en cours de sénescence. Ces nutriments sont ré-utilisés par la plante lors de l'émergence de nouvelles pousses (Clark 1977, Turner 1977). Ce processus de résorption est donc un mécanisme majeur pour la conservation des nutriments (Chapin 1980 ; Chabot & Hicks 1982 ; Aerts 1990), au niveau de l'individu mais également pour l'ensemble de l'écosystème. Au niveau de l'espèce, il a été démontré qu'un faible taux en nutriment perdu (lors de la chute des feuilles) peut accroître la fitness des plantes dans un environnement pauvre en nutriments (Grime 1979, Chapin 1980, Berendse & Aerts 1987, Aerts 1990, May & Killingbeck 1992). Au niveau de l'écosystème, la résorption a une implication importante dans le cycle des nutriments, car elle permet à la plante d'être moins dépendante du taux d'éléments qu'elle doit prélever du sol. Les nutriments non résorbés vont former la litière qui subira les processus de décomposition puis de minéralisation des éléments, avant d'être à nouveau disponibles pour l'absorption racinaire des plantes. Ces processus peuvent prendre des années (Staaf & Berg 1982, Berg 1986), et peuvent donner lieu à une perte pour l'écosystème par lessivage ou pour la plante par compétition avec d'autres espèces.

Trois questions majeures seront traitées au cours de ce rapport:

1- Savoir si la résorption des éléments (N et P) est fonction de la qualité des feuilles matures, comme l'a étudié C.B Lal (2001) et s'il existe des corrélations entre la résorption de ces éléments. En effet d'après l'étude de C.B. Lal *et al.* (2001), portant sur des espèces de milieu tropical sec au Canada, les efficacités de résorption des éléments C, N et P seraient liées. D'après Keith T. Killingbeck, 1996, la capacité qu'ont les plantes à réduire l'azote contenu dans les feuilles sénescentes est significativement corrélée à celle de réduire le phosphore.

2- Savoir s'il est possible de relier l'efficacité de résorption des éléments avec les caractères particuliers de l'espèce (espèce : ayant une forte ou faible vitesse de croissance, ayant des feuilles de coût de construction élevé ou non...).

3- Est-ce que les caractéristiques chimiques de la litière (et donc sa décomposabilité) sont fortement déterminées par l'intensité de la résorption foliaire ?

MATERIELS ET METHODES

1- Le dispositif expérimental de Paracou

Le site de Paracou (5°,15 N ; 52°, 56 W) qui est en Guyane française, est une plantation élaborée il y a 20 ans par le CIRAD (Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement). Paracou-Sinamary est localisé à 50 km au Nord-Ouest de Kourou et à 15 km à l'Ouest de l'Océan Atlantique (Schmitt & Bariteau, 1990). Le site de Paracou est localisé sur les collines du socle guyanais antécambrien, qui développe des sols ferrallitiques, généralement pauvres chimiquement, fortement dessaturés et acides.

Cette plantation a été créée dans le but d'observer le comportement d'essences vivant naturellement en forêt guyanaise, dans des conditions de sylviculture artificielle (terrain nu, pleine lumière, écartement fixe entre chaque arbre (3m*3m), fertilisation de départ, entretiens mécanisés), et ce afin de distinguer les essences qui donnent le meilleur potentiel tant en production (ligneuse ou fourragère) qu'en qualité (action améliorante, forme...) (R. Hueber et P. Mauranges, 1984). Elle est organisée sous forme de placeaux monospécifiques de 20x20 m (Annexe 2).

Dans cette région de la Guyane les précipitations annuelles sont de 3076 mm. Ce climat équatorial est de type bimodal et présente deux pics en décembre-janvier et en avril-juillet, entre les deux se trouve une courte saison sèche en mars puis une grande saison sèche de septembre à novembre (Forget, 1996). La température moyenne de l'air est de +26°C et l'humidité moyenne varie de 80% à 90%. Dans la forêt naturelle, les principales familles végétales ligneuses sont les Caesalpinaceae (6 espèces), Fabacées (2), et Clusiacées (2) (ONF, 2001).

A travers le **Tableau 1**, nous pouvons voir que les caractéristiques biologiques ne sont pas connus chez toutes les espèces cependant il est intéressant de voir que les 7 espèces suivantes : *Andira coriacea*, *Carapa guianensis*, *Dicorynia guianensis*, *Goupia glabrum*, *Symphonia globulifera*, *Virola melinonii* et *Vouacapoua americana* présentent toutes une tolérance à l'ombre ou une préférence pour la demi-lumière. Or le dispositif de la

plantation, au départ, expose la totalité des espèces au mêmes conditions de milieu ouvert, il est donc possible que cela ait une répercussion directe sur la vitesse de croissance de ces espèces (ce qui est entre autre le cas pour *Vouacapoua americana* et *Andira coriacea* dont les estimations de vitesse de croissance n'ont pas pu être obtenus). De plus les 21 espèces sont constituées de 7 légumineuses (dont 3 seulement sont fixatrices : *Andira coriacea*, *Diploptropis purpurea*, *Hymenaea courbaril*), de 3 décidues (*Caryocar glabrum*, *Eperua falcata* et *Hymenaea courbaril*), et le restes des espèces étant des non-légumineuses sempervirentes (**Tableau 1**, d'après l'ONF, 2001 ; CIRAD-forêt, 2001).

La vitesse de croissance des plus grosses branches pour 18 espèces seulement a été calculée, à partir des données du CIRAD-forêt (dans le Programme Arbre & Plantation, Guyane, station de Paracou, d'après P. Dubus, 2001). Ces mesures ont été effectués au cours de 3 années : 1990, 1999 et 2001 et ne sont pas connus pour 3 de nos 21 espèces. Ces 3 espèces sont : *Pinus caribea*, qui est une espèce située à l'extérieur de la plantation, *Vouacapoua americana* et *Andira coriacea*, pour qui il n'a pas été possible de dresser leur courbe de croissance à cause de leur échec concernant leur implantation dans le dispositif.

La formule suivante donne une vitesse relative (en cm/an) :

$$\frac{(\text{Circonférence au départ} - \text{circonférence obtenue la dernière année de mesure})}{(\text{La première année de mesure} - \text{la dernière})}$$

Cette circonférence a été mesurée au niveau de la plus grosse tige de chaque individu à une hauteur de 1,30m.

Tableau 1 : Présentation des espèces étudiées, les légumineuses sont en gras.

NOM DES ESPECES	Tempérament à la lumière	Spécificité	Vitesse de croissance moyenne pour les plus grosses branches (en cm/an)
Andira coriacea	demi-lumière		
<i>Bagassa guianensis</i>	héliophile		5,22
<i>Carapa guianensis</i>	semi-lumière		4,67
<i>Caryocar glabrum</i>		décidue	4,59
Dicorynia guianensis	lumière, tolère l'ombre		4,06
Diploptropis purpurea	héliophile		6,11
Eperua falcata		décidue	4,06
<i>Goupia glabra</i>	pionnière d'éclairement moyen		4,59
Hymenaea courbaril	résiste assez bien à la sécheresse	décidue/feuilles produisent beaucoup de résine	3,88
<i>Jacaranda copaia</i>	héliophile		5,59
Peltogyne venosa	lumière		2,89
<i>Pinus caribea</i>			
<i>Platonia insignis</i>	héliophile		3,47
<i>Protium insigne</i>			3,94
<i>Qualea coerulea</i>	héliophile	croissance rapide	5,22
<i>Simarouba amara</i>	héliophile	croissance rapide	6,11
<i>Sterculia excelsia</i>	héliophile		5,33
<i>Symphonia globulifera</i>	tolère l'ombre		3,82
<i>Virola melinonii</i>	demi-lumière		4,78
<i>Vochysia densiflora</i>			6,53
Vouacapoua americana	s'accommode à la demi-lumière		

2- Protocole de récolte et d'analyse des feuilles

Deux types de feuilles ont été récoltées et analysées :

- Des feuilles matures récoltées le 29/03/04 (pendant la saison sèche) dans la partie inférieure de la canopée de chaque espèce
- Des feuilles sénescentes (récemment tombées donc sans moisissure et prélevées sur le dessus de la litière) récoltée le 18/12/03 (au début de la deuxième saison humide).

Suivant la taille des feuilles, de 5 (pour *Carapa guianensis*) à une 20^{aine} de feuilles ont été récoltées pour chacune des 21 espèces étudiées.

Une fois collectées ces feuilles sont rapidement séchées dans une étuve à 80°C avant d'être broyées à l'aide d'un broyeur à bille du type Retsch MM2. Toutes les analyses chimiques ont été réalisées sur la poudre ainsi obtenue.

A Montpellier se sont déroulées les analyses chimiques, permettant de déterminer la constitution en C, N, P, Phénols/Polyphénols solubles et insolubles et en matière minérale (par l'analyse des cendres), des échantillons ainsi obtenus.

Le carbone et l'azote contenus dans chaque échantillon de feuilles, sont mesurés avec un analyseur élémentaire C, H, N Carlo Erba 1106. La méthode de Dumas consiste à brûler les échantillons à très haute température sur des systèmes oxydants, afin d'obtenir seulement du CO₂ et du N₂. Puis les pics obtenus sont séparés sur une colonne de chromatographie gazeuse. Enfin à partir d'une solution témoin d'Atropine dont nous connaissons les quantités en carbone, et azote, un logiciel détermine ensuite directement le pourcentage de C et N contenu dans chacun de nos échantillons.

Le phosphore est aussi dosé dans les échantillons de végétaux, par la méthode de coloration au bleu de molybdate (D. Aubry *et al.* com. pers) avec une chaîne colorimétrique automatique à flux continu (Colorimétrie Alliance Instrument évolution 2). Ce protocole comprend une partie minéralisation par voie humide (méthode Kjeldahl) et le dosage colorimétrique qui crée une réaction entre les phosphates et le molybdate d'ammonium pour former sous des conditions de réduction P-molybdate exprimant une coloration bleue. Les résultats de concentrations obtenus permettent de calculer le pourcentage de P contenu dans les feuilles par la formule suivante :

$$\%P = ((C-C_b)/10000) \times (V/m)$$

C : concentration en µg de P par ml

C_b : concentration du blanc (µg/ml)

V : volume total introduit dans le tube de minéralisation

m : poids de la prise d'essai sèche de l'échantillon

Les phénols solubles sont extraits avec de l'eau déminéralisée (60 ml d'eau pour environ 1 g d'échantillon), et les phénols totaux avec l'alcool méthylique (50 ml de cet alcool pour environ 0,5 g d'échantillon). Dans les deux cas les mélanges sont agités pendant 2 heures afin d'homogénéiser au maximum les solutions, et sont filtrés pour séparer les particules

grossières. Alors les solutions méthyliques seuls sont passées au bain marie à 80°C pendant 1 heure, ensuite toutes les solutions suivent un traitement au Carbonate de sodium et au Tanniver qui entraîne une réaction mesurable par la méthode de colorimétrie. Des dilutions sont effectuées lorsque les valeurs sont supérieures aux valeurs maximales du colorimètre. Puis les valeurs obtenues permettent de calculer la quantité de phénols solubles ou totaux contenue dans les feuilles en mg/g avec la formule suivante :

Mesure du colorimètre (en mg/l) ×facteur de dilution×quantité à agiter (en ml)/poids de l'échantillon prélevé (en mg)/1000

Des pesées de cendres sont aussi effectuées pour pouvoir évaluer la quantité de matière minérale contenue dans chaque échantillon, pour cela 3 pesées sont faites : une pour la nacelle (support permettant de passer les échantillons au four) vide, une prenant en compte le poids de l'échantillon seulement (environ 200 mg) après avoir taré, et une troisième réalisée après le passage au four mesurant le poids de la nacelle et des cendres. Ensuite les valeurs obtenues permettent de calculer le pourcentage de matière minérale contenu dans les feuilles par la formule :

((Poids de la nacelle plus cendres-poids de la nacelle vide)/poids de l'échantillon au départ)×100

3- Calculs et statistiques

Les mesures de résorption sont calculées grâce à la formule (L.M. van Heerwaarden *et al.* 2003) :

MRE (measured resorption efficienci) = 100× (1-(quantité de l'élément dans les feuilles sénescents (en g/g)/quantité de l'élément dans les feuilles matures (en g/g)))

L'élément pouvant être C, N, P, Phénols solubles ou insolubles (=phénols totaux-phénols solubles).

Le rapport C/N est aussi calculé pour les feuilles matures et sénescents.

Le coût de construction des feuilles (CC, exprimé en g de glucose/g de matière sèche) est évalué, pour chaque espèce, grâce à la formule suivante (H.Poorter, 1994). C'est une

simplification de la formule de Vertregt & Penning de Vries (1987), lesquels considèrent que le NO_3^- est la source d'azote utilisée par les plantes : : $\text{CC (coût de construction)} = (-1,041 + 5,077 \times \text{Cmo}) \times (1 - \text{Nm}) + (5,325 \times \text{Norg})$

Dans laquelle :

Cmo : carbone contenu dans la biomasse matière organique (en g/g)

Nm : azote minéral contenu dans les feuilles matures estimé = 0 (il n'y a pas de NO_3^- dans les feuilles vertes ayant une concentration en azote comprise entre 12 et 30 mg d'N/g de matière sèche)

Norg : azote organique contenu dans le total de matière sèche (en g/g)

Toutes ces données sont alors utilisées par la méthode de corrélation et les valeurs des coefficients de corrélation sont vérifiées grâce à un test t de Student tel que :

$$t = (r \times (n-2)^{1/2}) / (1-r^2)^{1/2}$$

Avec :

r : coefficient de corrélation déterminé par les données des échantillons

n : est l'effectif de l'échantillon

Les résultats font référence aux t des tables pour n-2 degrés de liberté (R. Webster and M.A. Oliver, 1990).

RESULTATS

1- Composition chimique des feuilles

Les résultats obtenus sont présentés à travers 3 tableaux, le premier tableau concerne la qualité des feuilles vertes pour l'ensemble des espèces classées à la fois par leur type biologique (légumineuses ou non-légumineuses) mais aussi suivant leur quantité d'azote contenu dans les feuilles par ordre décroissant, le deuxième concerne la qualité des feuilles sénescents et dans le troisième tableau sont regroupés les résultats illustrant le phénomène de résorption (exprimé en %) pour l'N, le C, le P et le coût de construction.

Dans ces tableaux apparaissent les moyennes pour chaque composé suivant le type biologique des espèces. Les espèces notées en rouge sont les légumineuses les autres les non-légumineuses. Les valeurs les plus hautes sont grisées et les plus faibles sont en bleu. Tous nos résultats ont pour unité de mesure la masse de matière sèche.

Tableau 2 : Composition chimique des feuilles matures : Pour facilité l'écriture des résultats les abréviations « Fm » et « Fs » seront utilisées pour « feuilles matures » (ou aussi dites vertes) et « feuilles sénescents », ainsi que N pour l'azote, C pour le carbone, P pour le phosphore, m.minérale pour matière minérale, phénols s/i pour phénols solubles et insolubles, et « résorp » pour résorption.

NOM DES ESPECES	% N Fm	% C Fm	% P Fm	% m. minérale Fm	phénols s (en g/g) Fm	phénols i (en g/g) Fm	C/N Fm
<i>Simarouba amara</i>	2,00	50,63	0,069	4,12	0,112	0,123	25,3
<i>Sterculia excelsia</i>	1,74	52,51	0,074	3,84	0,138	0,088	30,2
<i>Jacaranda copaia</i>	1,60	51,71	0,050	2,02	0,034	0,096	32,3
<i>Virola melinonii</i>	1,58	49,81	0,088	6,16	0,079	0,082	31,5
<i>Vochysia densiflora</i>	1,56	41,71	0,056	9,79	0,007	0,027	26,7
<i>Bagassa guianensis</i>	1,49	44,90	0,078	8,29	0,049	0,072	30,1
<i>Carapa guianensis</i>	1,47	51,17	0,053	5,53	0,105	0,086	34,9
<i>Caryocar glabrum</i>	1,45	50,18	0,061	3,90	0,158	0,107	34,6
<i>Goupia glabra</i>	1,43	51,58	0,060	3,52	0,033	0,065	36,1
<i>Pinus caribea</i>	1,38	50,75	0,076	2,11	0,035	0,032	36,8
<i>Qualea coerulea</i>	1,34	41,94	0,051	8,35	0,019	0,029	31,3
<i>Pletonia insignis</i>	1,23	47,81	0,037	4,37	0,018	0,105	39,0
<i>Protium insigne</i>	1,16	46,17	0,062	7,65	0,095	0,081	39,7
<i>Symphonia globulifera</i>	1,03	47,95	0,038	5,41	0,035	0,078	46,7
Moyenne	1,46	48,49	0,061	5,36	0,065	0,077	33,9
<i>Hymenaea courbaril</i>	2,69	51,92	0,115	3,13	0,020	0,133	19,3
<i>Diploptropis purpurea</i>	2,17	52,73	0,052	2,67	0,140	0,094	24,3
<i>Vouacapoua americana</i>	1,93	53,14	0,103	2,64	0,070	0,120	27,5
<i>Dicorynia guianensis</i>	1,91	51,40	0,064	4,17	0,096	0,107	26,9
<i>Andira coriacea</i>	1,85	52,03	0,067	1,75	0,084	0,101	28,1
<i>Eperua falcata</i>	1,81	51,46	0,087	3,66	0,056	0,092	28,4
<i>Peltogyne venosa</i>	1,74	49,38	0,078	5,42	0,081	0,079	28,4
Moyenne	2,01	51,72	0,081	3,35	0,078	0,104	26,1

Il apparaît très nettement que les espèces légumineuses contiennent en moyenne plus d'azote dans leurs Fm que les espèces non-légumineuses (1,46 contre 2,01 respectivement). Cela est appuyé par les études de Roggy *et al.*, en 1999, qui ont montrées que des fortes concentration en azote chez les espèces légumineuses non-fixatrice étaient un trait génétique.

La teneur en azote dans les Fm est plus faible que celles obtenues par Lambert *et al.* (1986) lors d'une étude faite sur des espèces subtropicales de forêt humide mais légèrement plus élevées que celles R.Montes et E. Medina (1977) concernant des arbres de savane du Vénézuëla.

La teneur en phosphore dans les Fm est faible mais apparemment en accord avec les résultats obtenus par R. Montes et E. Medina, 1977, d'après l'étude réalisée sur des arbres de savane au Vénézuëla. Cependant nous pouvons aussi observer que nos concentrations de phosphore dans les Fm sont nettement plus faibles que celles obtenues chez des espèces de milieu tempéré d'après Aerts (1996). Voir **Annexe 1** et **Tableau 2**.

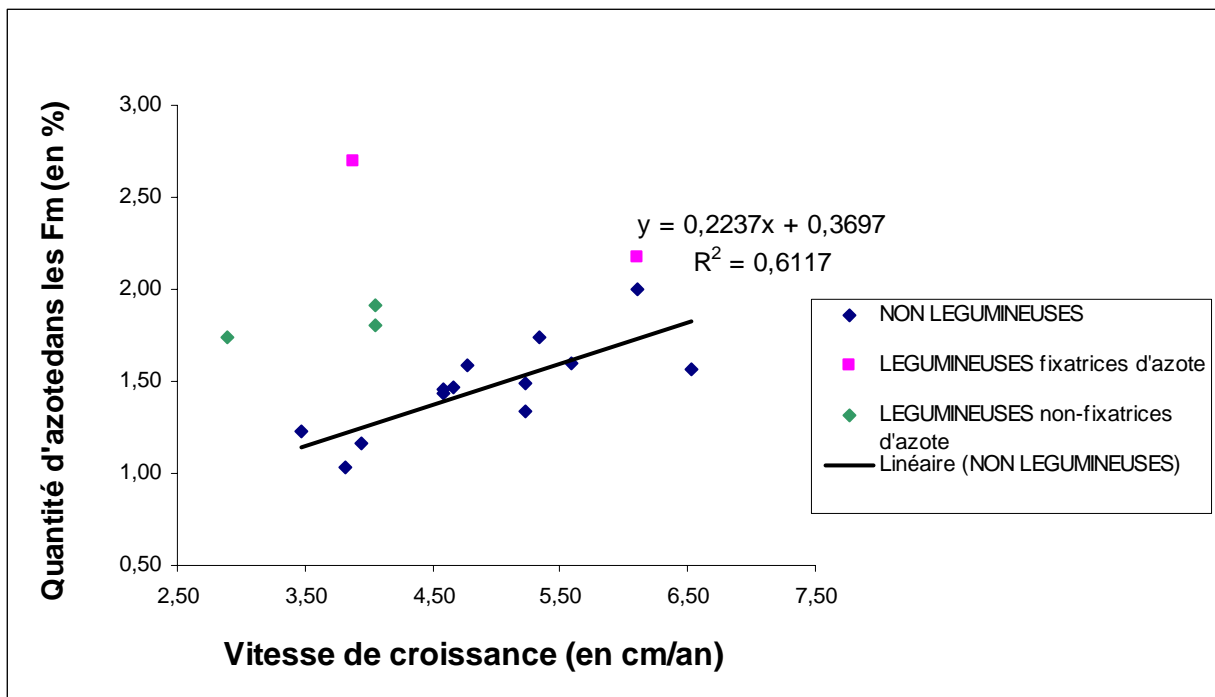
Tableau 3 : Composition chimique des feuilles sénescents :

NOM DES ESPECES	% N Fs	% C Fs	% P Fs	% m. minérale Fs	phénols s (en g/g) Fs	phénols i (en g/g) Fs	C/N Fs
<i>Simarouba amara</i>	1,21	52,04	0,049	4,23	0,092	0,108	43,0
<i>Sterculia excelsia</i>	1,04	52,83	0,024	3,09	0,041	0,052	50,7
<i>Jacaranda copaia</i>	1,17	54,11	0,025	3,47	0,005	0,055	46,4
<i>Virola melinonii</i>	0,79	51,65	0,030	5,41	0,067	0,068	65,0
<i>Vochysia densiflora</i>	0,82	45,80	0,018	7,46	0,008	0,061	55,8
<i>Bagassa guianensis</i>	1,26	47,96	0,035	4,71	0,021	0,034	38,2
<i>Carapa guianensis</i>	1,12	51,63	0,031	4,90	0,099	0,077	46,2
<i>Caryocar glabrum</i>	0,72	51,53	0,013	3,00	0,041	0,141	72,0
<i>Goupia glabra</i>	0,93	51,49	0,028	3,81	0,018	0,037	55,6
<i>Pinus caribea</i>	1,19	49,88	0,065	1,71	0,003	0,014	41,8
<i>Qualea coerulea</i>	0,74	43,69	0,014	7,61	0,016	0,013	58,9
<i>Pletonia insignis</i>	1,35	49,46	0,037	3,95	0,011	0,131	36,8
<i>Protium insigne</i>	1,01	46,74	0,051	7,21	0,024	0,089	46,5
<i>Symphonia globulifera</i>	1,05	50,15	0,018	4,44	0,008	0,037	47,6
Moyenne	1,03	49,93	0,031	4,64	0,032	0,065	50,3
<i>Hymenaea courbaril</i>	1,15	51,63	0,046	4,31	0,020	0,058	44,8
<i>Diploptropis purpurea</i>	1,07	53,22	0,021	2,04	0,109	0,123	49,6
<i>Vouacapoua americana</i>	1,34	52,53	0,024	3,96	0,007	0,059	39,1
<i>Dicorynia guianensis</i>	2,03	52,02	0,074	2,82	0,043	0,068	25,6
<i>Andira coriacea</i>	1,24	53,25	0,017	1,79	0,109	0,109	42,9
<i>Eperua falcata</i>	1,12	51,23	0,037	3,48	0,040	0,084	45,8
<i>Peltogyne venosa</i>	1,53	48,02	0,065	7,98	0,021	0,058	31,3
Moyenne	1,36	51,70	0,040	3,77	0,050	0,080	39,9

D'après les résultats retrouvés dans la littérature, nos résultats concernant les concentrations d'azote contenu dans les feuille sénescents sont plus élevés que ceux de Killingbeck, en 1996, et que ceux obtenus par Lal *et al.*, en 2001 lors d'une étude réalisée sur des arbres de

milieu tropical sec (en Inde). Contrairement à nos valeurs de concentrations pour le phosphore dans les feuilles sénescentes qui apparaissent très faibles comparées aux données de Killingbeck, 1996 ou Lal *et al.*, 2001. Voir **Annexe 1** et **Tableau 3**.

Il est intéressant de pouvoir relier, par la méthode de corrélation, les caractéristiques biologiques de chaque espèce avec leurs qualités chimiques ou physiologiques. Ainsi nous pouvons observer que la vitesse de croissance pour les plus grosses branches (avec un effectif de 1 à 4 grosses branches par arbre et pour chaque espèce) est positivement et significativement corrélée à leur quantité d'azote contenue dans leurs feuilles matures (**graphique 1**) chez les espèces non-légumineuses. Les légumineuses ne présentent pas de corrélation significative.



Graphique 1 : Quantité d'azote dans les feuilles matures en fonction de la vitesse de croissance des plus grosses tiges. Corrélation entre la quantité d'azote et la vitesse de croissance pour les non légumineuses. La corrélation est significative au seuil $\alpha=0,05$ ($t=4,347$; $n=14$).

2- Analyse de la résorption

Tableau 4 : Résorption et coût de construction des feuilles :

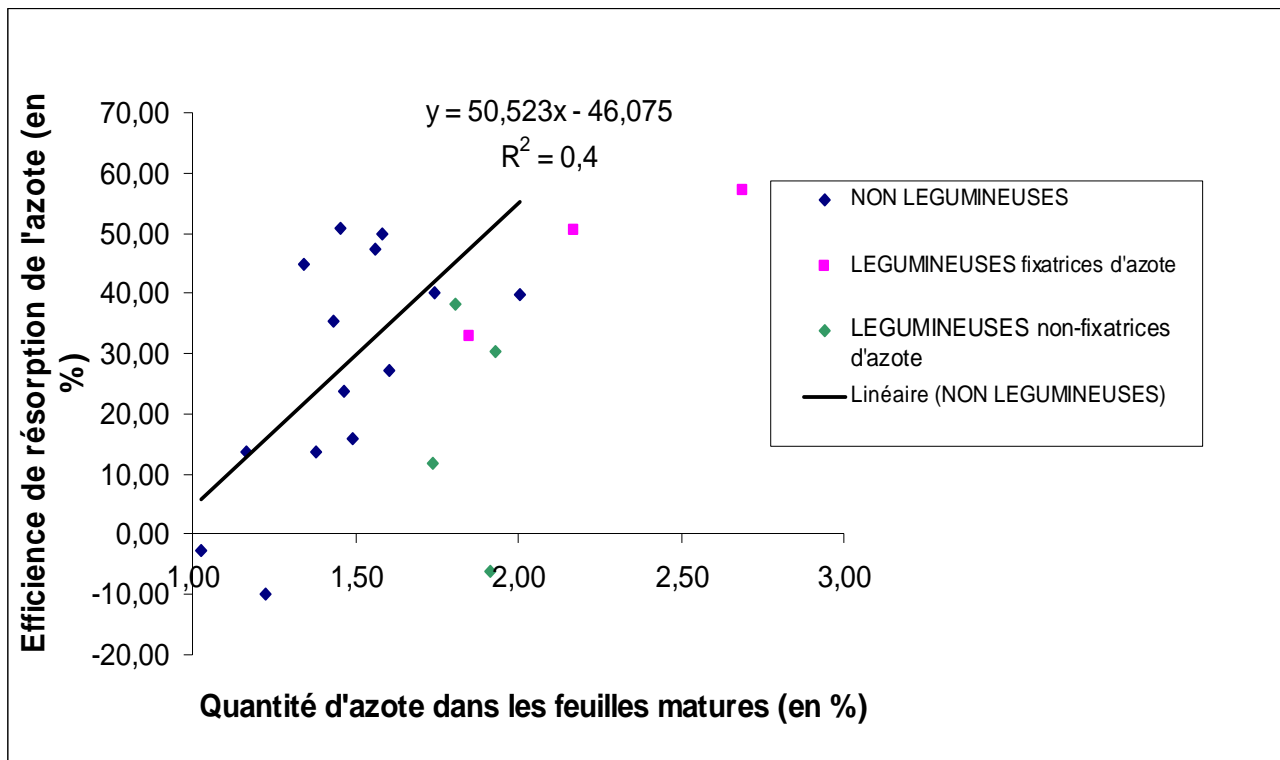
NOM DES ESPECES	resorpN (en%)	resorpC (en%)	resorpP (en %)	CC gluc/g matière) (g
<i>Simarouba amara</i>	39,63	-2,78	27,94	1,64
<i>Sterculia excelsia</i>	40,12	-0,61	68,25	1,72
<i>Jacaranda copaia</i>	27,27	-4,64	50,16	1,67
<i>Virola melinonii</i>	49,85	-3,68	66,12	1,57
<i>Vochysia densiflora</i>	47,45	-9,80	67,27	1,16
<i>Bagassa guianensis</i>	15,74	-6,83	55,57	1,32
<i>Carapa guianensis</i>	23,79	-0,91	42,03	1,63
<i>Caryocar glabrum</i>	50,73	-2,69	79,56	1,58
<i>Goupia glabra</i>	35,24	0,18	53,39	1,65
<i>Pinus caribea</i>	13,57	1,73	14,79	1,61
<i>Qualea coerulea</i>	44,72	-4,16	73,65	1,16
<i>Pletonia insignis</i>	-9,84	-3,45	0,51	1,45
<i>Protium insigne</i>	13,58	-1,23	17,69	1,37
<i>Symphonia globulifera</i>	-2,56	-4,59	53,67	1,45
Moyenne	27,81	-3,10	47,90	1,50
<i>Hymenaea courbaril</i>	57,22	0,56	60,17	1,74
<i>Diploptropis purpurea</i>	50,53	-0,93	60,94	1,75
<i>Vouacapoua americana</i>	30,32	1,14	76,58	1,76
<i>Dicorynia guianensis</i>	-6,07	-1,21	-15,75	1,67
<i>Andira coriacea</i>	32,96	-2,36	74,16	1,70
<i>Eperua falcata</i>	38,12	0,44	57,94	1,67
<i>Peltogyne venosa</i>	11,72	2,77	15,82	1,56
Moyenne	30,69	0,06	47,12	1,69

Notre étude, réalisée sur des espèces de forêt tropicale humide, présente une valeur moyenne de l'efficacité de résorption pour l'azote plus faibles que celles obtenues par Lal *et al.*(2001) lors d'une étude faite sur des arbres en milieu tropical sec (en Inde) avec 58,32% contre 28,77% dans nos résultats. En contre partie notre valeur moyenne de résorption pour le phosphore apparaît identique à celle de Lal *et al.*(2001) dans cette même étude avec 49,57% contre 47,64%. Voir **Annexe 1** et **Tableau 4**.

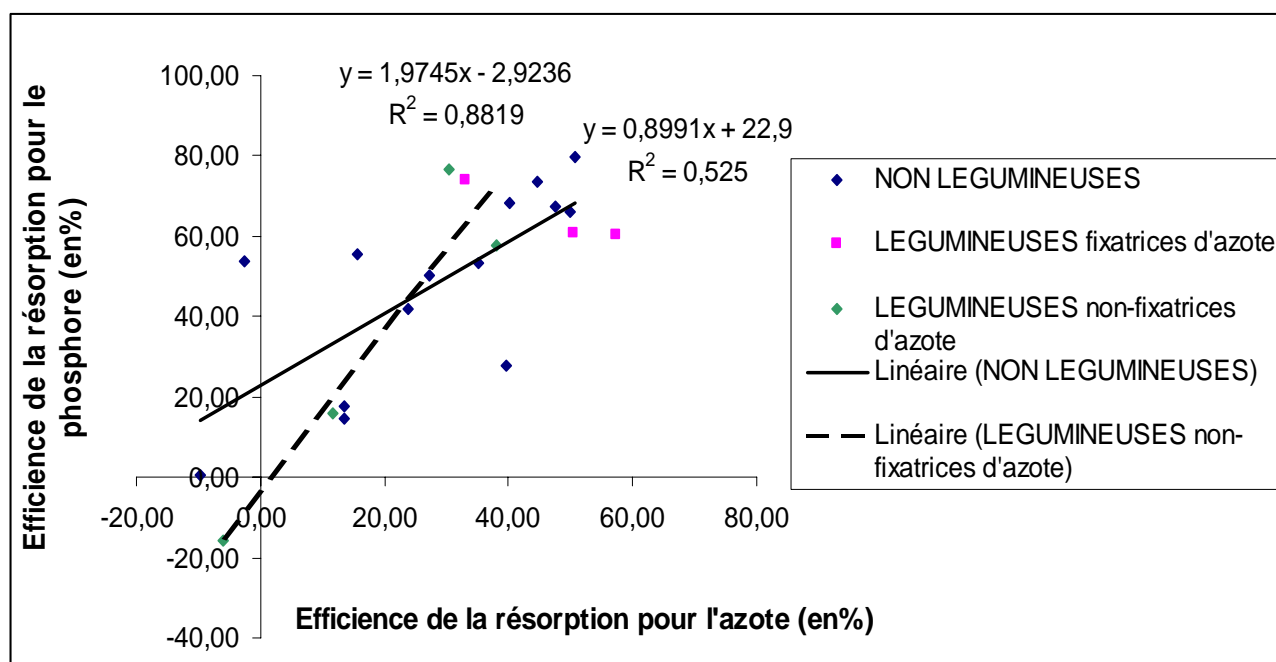
A partir des résultats obtenus dans les 3 tableaux précédents nos hypothèses ont été testées par la méthode de corrélation. La relation entre la concentration de l'azote dans les feuilles matures et l'efficacité de résorption est significative (**graphique 2**). Ainsi plus une plante contient d'azote dans ses feuilles plus la résorption de ce nutriment sera forte avant la phase de sénescence.

De plus le phénomène de résorption observer pour l'azote semble être corrélé à celui du phosphore (**graphique 3**). Cependant la relation entre l'efficacité de résorption pour le carbone et celle des deux éléments précédents n'apparaît pas significative. La résorption du

carbone est même négative pour les non-légumineuses, ce résultat peut être dû à l'unité de mesure utilisée (en g/g de matière sèche) qui crée un biais de 10%.



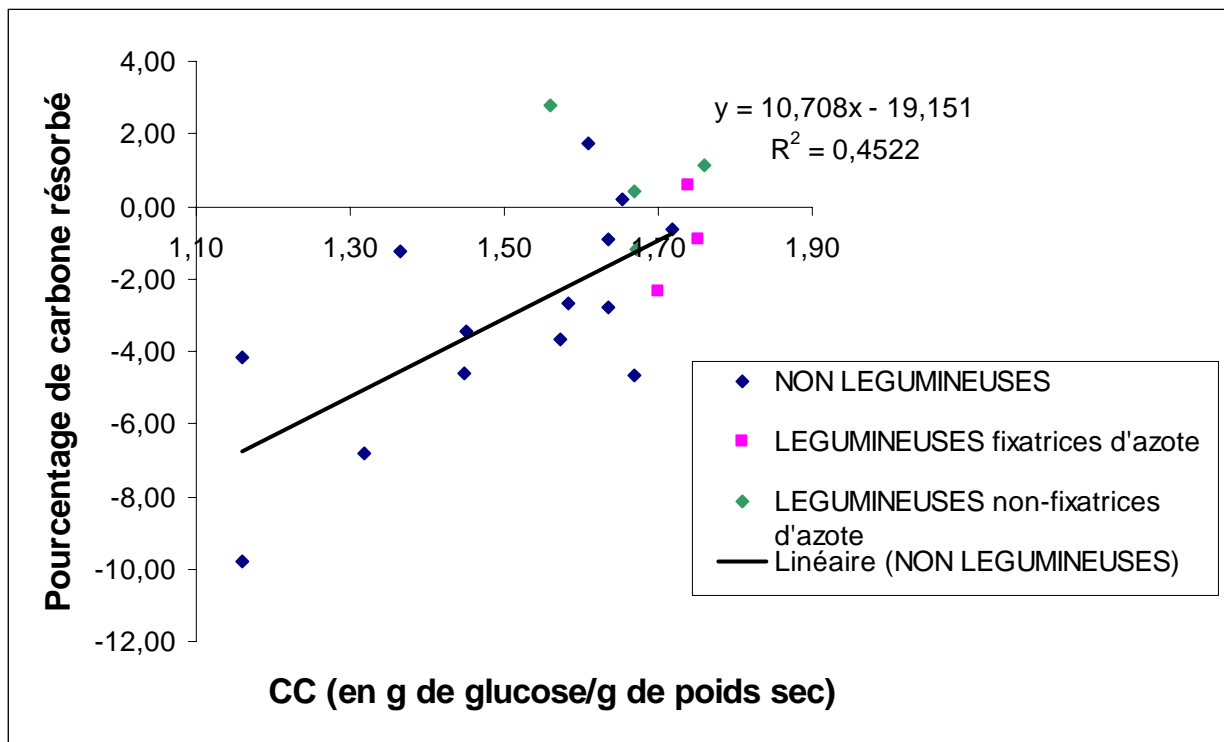
Graphique 2 : Quantité d'azote résorbé en fonction de sa teneur dans les feuilles matures. Corrélation entre l'efficacité de résorption de l'azote et sa quantité dans les feuilles matures pour les non-légumineuses seulement. La corrélation est significative au seuil $\alpha=0,05$ ($t=2,828$; $n=14$).



Graphique 3 : Corrélation entre la résorption de l'azote et celle du phosphore en séparant les légumineuses des non légumineuses. Les deux corrélations sont significatives au seuil $\alpha=0,05$ ($t=3,641$; $n=14$ pour les non légumineuses et $t=3,86$; $n=4$ pour les légumineuses non-fixatrices d'azote).

Comme nous avons pu le voir précédemment l'efficacité de résorption est liée à la concentration de l'élément au départ dans les feuilles matures (**graphique 2**), cela implique donc que les branches d'arbre ayant une vitesse de croissance élevée (**graphique 1**) ont aussi une meilleure efficacité à résorber l'azote et le phosphore (**graphique 3**). Deux autres corrélations (non présentées) ont permis de relier l'efficacité de résorption de l'azote, puis du phosphore, avec la quantité d'azote et de phosphore retrouvée dans les feuilles sénescents, respectivement. La première corrélation est négative et significative au seuil $\alpha=0,05$ ($t=3,654$; $n=21$ (en considérant toutes les espèces car le nuage de point est homogène)), les arbres ayant une efficacité élevée à résorber leur azote libèrent donc des feuilles sénescents pauvres en azote. La deuxième corrélation est aussi négative et significative au seuil $\alpha=0,05$ ($t=6,814$; $n=21$), et suggère également que les arbres présentant une forte efficacité de résorption pour le phosphore libèrent des feuilles sénescents appauvries en phosphore. Ainsi d'une manière générale, les feuilles matures, des branches qui ont une forte vitesse de croissance, ont des concentrations élevées d'azote et de phosphore mais aussi des efficacités de résorption importantes ce qui signifie que ces feuilles vieillies après abscission ont de faibles concentrations pour ces deux éléments. Cette analyse n'est pas significative pour le carbone et les composés phénoliques.

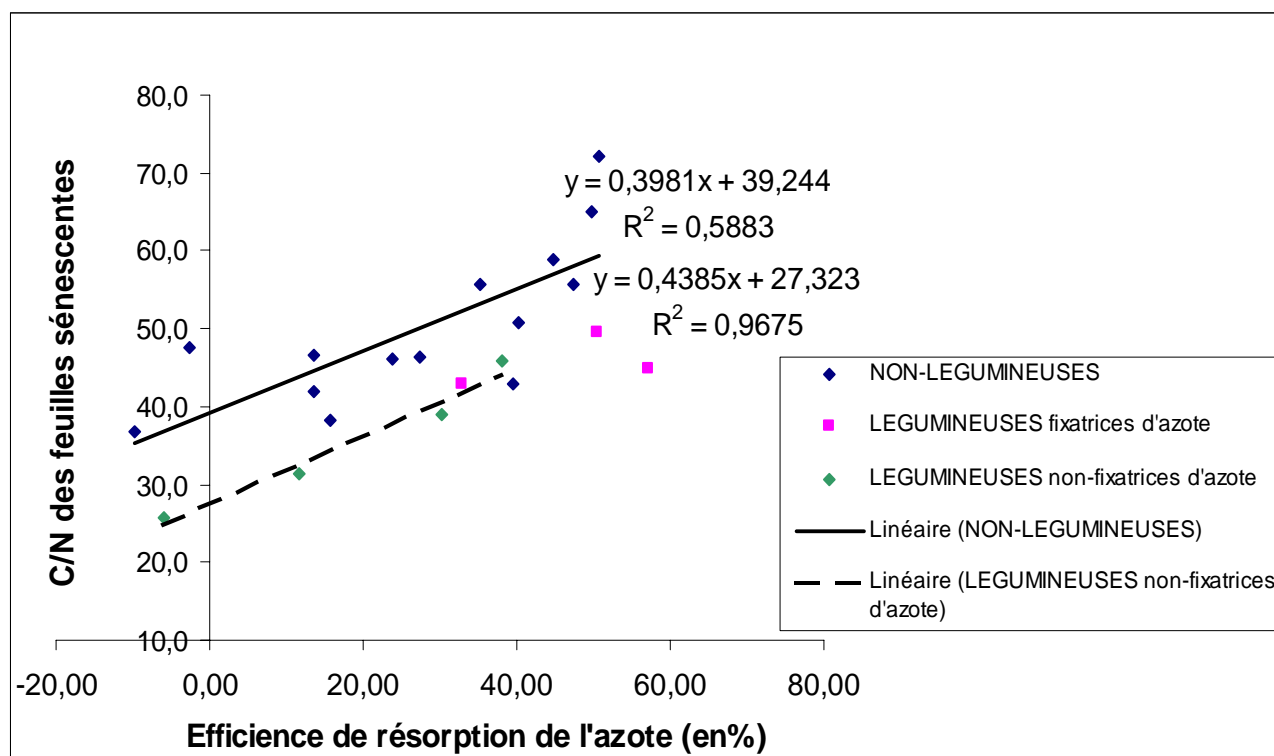
La valeur moyenne du coût de construction pour l'ensemble des espèces est de 1,59 g de glucose par g de feuille sèche (**tableau 4**). Cette valeur est relativement proche de celle trouvée par H. Poorter *et al.* (1999), lors de son étude faite sur la comparaison de la composition chimique de feuille de différentes espèces vivant sur différents types de sols, et qui est de 1,45 g de glucose par g de feuille sèche. De plus d'après H. Poorter *et al.* (1999), plus une feuille contient de protéines plus elle est coûteuse pour l'arbre, et inversement plus elle contient de matière minérale moins elle est cher pour l'arbre. Sachant que, la concentration des protéines contenue dans les feuilles est obtenue à partir de la quantité initiale d'azote dans les feuilles matures (converti en g/g) multiplié par 6,25 (H. Poorter *et al.* 1999). C'est ce que nous a révélé une corrélation négative et significative au seuil $\alpha=0,05$ ($t=8,577$; $n=21$), non présentée. Celle-ci a montré la possibilité de relier la quantité de matière minérale contenue dans les feuilles matures et le coût de construction des feuilles.



Graphique 4 : Efficience de résorption du carbone en fonction du coût de construction des feuilles. Corrélation entre la résorption du carbone et le coût de construction des feuilles pour les non légumineuses. La corrélation est significative au seuil $\alpha=0,05$ ($t=3,147$; $n=14$).

Le coût de construction des feuilles, calculé à partir des valeurs de l'azote et du carbone, est corrélé positivement et significativement à l'efficacité de résorption du carbone pour les espèces non-légumineuses bien que les légumineuses n'apparaissent pas significativement différentes (**graphique 4**). De plus il n'y a pas de corrélation significative entre le coût de construction des feuilles et les valeurs de résorption pour l'azote ou le phosphore.

D'après le **graphique 5**, il y a une corrélation positive et significative entre le rapport C/N des feuilles sénescents (soit la qualité de la litière pour le processus de décomposition) et l'efficacité de résorption de l'azote à la fois pour les espèces légumineuses et les non-légumineuses. Ainsi il apparaît que les espèces ayant une faible efficacité de résorption pour l'azote produisent une litière ayant un faible rapport C/N et au contraire les espèces résorbant en grande proportion l'azote des feuilles sénescents ont un rapport C/N élevé dans les feuilles sénescents.



Graphique 5 : Rapport C/N retrouvé dans les feuilles sénescents en fonction de l'efficacité de résorption de l'azote. Corrélations entre la résorption de l'azote et le rapport C/N des feuilles sénescents en séparant les non-légumineuses des légumineuses. Les corrélations sont positives et significatives au seuil $\alpha=0,05$ ($t=4,14$; $n=14$ pour les non-légumineuses, $t=7,71$; $n=4$ pour les légumineuses non-fixatrices d'azote).

DISCUSSION

Le phénomène de résorption

Comme l'avait suggéré Aerts en 1996, la résorption des nutriments, pour chaque espèce, apparaît être un mécanisme important dans la conservation des nutriments et représente une quantité d'environ 50% de l'azote et du phosphore contenu dans les feuilles matures qui est résorbée lors du phénomène de sénescence. Notre étude a révélé une valeur moyenne de résorption du même ordre pour le phosphore, contrairement à celle de l'azote qui est plus faible avec 29,25%. Par conséquent nous pouvons voir que les 21 espèces d'arbres tropicaux ont une efficacité à résorber le phosphore plus élevée que celle à résorber l'azote. Ceci peut être en partie expliqué par le fait que dans les systèmes tropicaux, le phosphore est l'élément le plus limitant (Vitousek, 1984). Cette efficacité à résorber le phosphore peut aussi être due au fait que nos échantillons concernent principalement des espèces sempervirentes (avec seulement 3 espèces décidues). Les feuilles des espèces sempervirentes d'après Delucia & Schlesinger (1995) présentent une meilleure efficacité à résorber les nutriments que les feuilles des espèces décidues et en particulier pour le phosphore. De même que Killingbeck (1996) explique que les espèces sempervirentes abaisseraient significativement plus la teneur en phosphore dans leurs feuilles sénescents (resorption proficiency de Killingbeck) que ne le font les espèces décidues (0,045% vs. 0,067% de phosphore contenu dans les feuilles sénescents, respectivement).

Pour l'azote, il semble toutefois que les valeurs de résorption soient plus faibles que les moyennes trouvées dans la littérature. En effet notre valeur moyenne de résorption pour l'azote (= 29,25%) apparaît plus faible que celle obtenue en milieu tempéré (= 50% d'azote résorbé) d'après Aerts (1996), et celle obtenue à partir d'espèces de forêt boréale (= 53% pour certaines espèces) d'après Chapin & Kedrowski (1983).

D'un autre côté la résorption d'un nutriment apparaît dépendante de sa concentration initiale dans les feuilles matures. Plus il y a d'azote dans les feuilles matures plus l'efficacité de résorption est forte. Cette corrélation est en accord avec les résultats de Chapin (1983) qui relie positivement la résorption et la concentration des nutriments dans les feuilles. De cette façon il suggère que la concentration de l'azote dans les feuilles peut

partiellement contrôler la re-translocation de ce composé, à condition qu'il y ait une source importante en substances osmotiques actives dans les feuilles sénescences.

Nous avons aussi pu mettre en évidence, comme l'avait trouvé Killingbeck en 1996, que la résorption de l'azote est significativement corrélée à celle du phosphore. Cependant il n'apparaît pas que la résorption du carbone soit reliée à celle des 2 autres éléments, contrairement aux résultats de Lal (2001) concernant des espèces sempervirentes de milieu fertile.

Lors de notre étude nous avons pu observer que les espèces légumineuses ont, pour la majeure partie, des quantités d'azote dans leur feuilles matures plus élevées que les espèces non-légumineuses, cependant à travers l'analyse graphique il est difficile de relier cette caractéristique physiologique avec le processus de résorption. Killingbeck l'avait fait en 1996, au cours de son étude réalisée sur *Comptonia peregrina* qui est une espèce fixatrice d'azote, en suggérant que les plantes capables de fixer l'azote par association symbiotique sont significativement moins efficaces à résorber l'azote que le sont les espèces non-fixatrices (1,6% vs. 0,9% d'azote contenu dans les feuilles sénescences, respectivement). Dans notre cas, notre échantillonnage concernant les espèces légumineuses fixatrices d'azote apparaît insuffisant et ne concerne que 3 espèces parmi les légumineuses.

Comme a pu l'observer Lal *et al.* (2001) dans ses résultats, toutes nos espèces (excepté *Dicorynia*) présentent des valeurs pour le rapport C/N de leurs feuilles sénescences plus élevées que celles pour le rapport C/N des feuilles matures. Cela indique bien une meilleure efficacité à résorber l'azote que le carbone au cours du phénomène de sénescence. Nous avons mis en évidence une relation positive significative entre le rapport C/N des feuilles sénescences et l'efficacité de résorption de l'azote des espèces. Ainsi les espèces présentant une faible résorption pour l'azote produisent une litière ayant un faible taux C/N et au contraire les espèces ayant une forte efficacité de résorption pour l'azote, lors du processus de sénescence, libèrent des feuilles sénescences qui ont un rapport C/N élevé (et une litière de moins bonne qualité). Les 7 espèces suivantes : *Simarouba amara*, *Sterculia excelsia*, *Jacaranda copaia*, *Virola melinonii*, *Vochysia densiflora*, *Caryocar glabrum*, et *Diplotropis purpurea*, ont une plus forte résorption de l'azote, une litière avec C/N plus élevé et donc probablement plus difficilement décomposable. La concentration d'azote et de phosphore contenues dans les feuilles sénescences a un impact direct sur la

vitesse de décomposition de la litière, donc sur les nutriments émis. En effet la décomposition et la re-distribution des nutriments provenant de la litière sont très souvent positivement corrélés aux concentrations d'azote et de phosphore contenus dans la litière et négativement corrélé au rapport C/N ou C/P (Witkamp 1966 ; Coulson & Butterfield 1978 ; Berg & Staaf 1980 ; Taylor *et al.* 1989).

Il est important, dans notre cas, de signaler que l'unité choisie, à savoir le « g/g de matière sèche », est une unité de mesure qui entraîne un biais de 10% environ. Pugnaire et Chapin (1993), dans leur étude, l'avait précisé en expliquant que la masse spécifique des feuilles présente des variations saisonnières. Nous concernant, en plus de la variation saisonnière, il y a aussi le fait que les prélèvements des feuilles matures c'est fait, pour des raisons de difficulté d'accès, dans la portion inférieure de la canopée et correspond donc à des feuilles plutôt d'ombre (bien que le sous-bois soit assez lumineux comparé à celui d'une forêt naturelle), alors que les feuilles sénescentes provenaient probablement de différents endroits de la canopée. Une autre unité plus couramment utilisée est la surface foliaire (en g/m²), celle-ci permet d'obtenir des valeurs rendant mieux compte de la résorption des éléments dans les feuilles. Cependant un autre facteur à prendre en compte, dans ce cas, est le fait que la surface foliaire d'une feuille sénescente est plus faible que sa surface foliaire de feuille mature (Aerts, 2003). Il serait donc important pour la suite du programme de prendre en considération ces paramètres et de pouvoir avoir des échantillons qui regroupent à la fois des feuilles de canopée et de sous-bois pour les feuilles matures, et de récupérer les feuilles sénescentes dès leur chute. Ensuite il serait plus juste de prendre en compte la surface foliaire dans l'unité de mesure mais sans oublier le biais créé par la rétraction de la surface au cours de la sénescence.

Un autre paramètre important à mentionner est que les valeurs de résorption basées sur la comparaison de qualité entre les feuilles matures et les feuilles sénescentes incluent les nutriments qui sont lessivés au travers de la canopée et donc non-résorbés par la plante.

Perspectives de recherche

Ainsi pour la suite il serait important :

- D'analyser plus correctement la résorption, en prenant la surface foliaire comme référence et en estimant le rétrécissement, en échantillonnant des feuilles sur l'ensemble du profil de la canopée et en intégrant la variabilité saisonnière. Mais aussi en

prenant en compte le problème des nutriments lessivés en les mesurant et les soustrayant de la valeur de résorption calculée.

- De compléter l'analyse chimique (lignine, cellulose, tannins spécifiques et non phénols totaux), car en effet, la concentration en lignine ou en tanins dans les feuilles sénescentes(...), n'ont pas été faites, et sont indispensables pour mieux prédire la qualité de la litière sous chaque espèce. D'après Berg (1987) la quantité de lignine, par exemple, est corrélée à la vitesse de décomposition, au même titre que le rapport C/N.

Mettre en relation d'une façon plus solide la composition chimique des feuilles et la résorption avec les caractéristiques biologiques (vitesses de croissance des arbres, durée de vie des feuilles) et écologiques (type d'habitat préférentiel en terme de lumière et de ressources minérales) des espèces. Recherche de paramètres intégrateurs de la qualité des feuilles (c'est-à-dire combinant plusieurs caractéristiques chimiques) à partir d'analyse de type ACP.

- Replacer la résorption dans le contexte du fonctionnement de l'écosystème en mentionnant les 3 autres voies de recyclage des nutriments, qui sont la décomposition de la litière, l'herbivorie et le pluviollessivage des feuilles vertes et en discutant les conséquences probable d'avoir un recyclage plus important au travers de telle ou telle voie. En effet il peut être, par exemple, plus intéressant pour une espèce d'avoir une litière qui se décompose peu si cette faible décomposition fait suite à une résorption très importante. Les nutriments résorbés ne sont pas perdus, au contraire, ils sont sur d'être réutilisés par l'arbre, alors que les nutriments libérés par la décomposition de la litière peuvent être lessivés ou absorbés par une autre espèce. Par contre si une espèce avait à la fois une faible qualité de litière et une faible résorption, sa croissance serait problématique. D'où l'intérêt de ne pas étudier la qualité de la litière indépendamment de la résorption (ce que les biologistes du sol font généralement). Il est important aussi de réaliser que l'optimisation de la fitness d'un individu peut ne pas se faire dans les mêmes configurations que l'optimisation de la productivité de l'écosystème.

Pour finir étant donné que le domaine concernant l'impact de la vitesse de décomposition de la litière sur la fertilité des sols a été peu étudié, il est intéressant modéliser le recyclage des nutriments des feuilles à partir des 4 voies : herbivorie, pluviollessivage des feuilles vertes, résorption et décomposition de la litière en fonction de leur part relative respective 10%, 5%, 40%, et 45% (cela varie en fonction de l'espèce, des nutriments considérés et des conditions climatiques). Cette modélisation peut permettre alors de privilégier telle ou telle voie et donc anticiper les conséquence sur l'écosystème (et fertilité du sol). Mais il est alors

aussi important, de considérer les facteurs qui agissent sur la mobilité des matières organiques et minérales comme le lessivage du sol.

BIBLIOGRAPHIE

- Aber, J.D., and J.M. Melillo. 1982. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Canadian Journal of Botany*, **60**: 2263-2269.
- Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia*, **84**: 391-397.
- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials : Are there general patterns? *J. Ecol.* **84**: 597-608.
- Aerts, R., H. de Caluwe, and B. Beltman. 2003. Plant community mediated vs. nutritional controls on litter decomposition rates in grasslands. *Ecology*, **84** (12): 3198-3208.
- Aerts, R., H. de Caluwe, and B. Beltman. 2003. Is the relation between nutrient supply and biodiversity co-determined by the type of nutrient limitation? *Oikos*, **101**: 489-498.
- Berendse F., Aerts, R. 1987. Nitrogen-use-efficiency: a biological meaningful definition? *Functional Ecology*, **1**: 293-296.
- Berg, B. 1986. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils – a mini review. *Scandinavian Journal of Forestry Research*, **1**: 359-369.
- Berg, B., and Mc Claugherty, C. 1987. Nitrogen release from litter in relation to the disappearance of lignin. *Biogeochemistry*, **4**: 219-224.
- Berg, B. & Staaf, H. 1980. Decomposition rate and changes in decomposing needle litter of Scots pine. 2. Influence of chemical composition. *Structure and function of northern coniferous forest* (ed. T. Persson), *Ecological Bulletins*, **32**: 373-390.
- Bryant J.P., Chapin F.S., Klein D.R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, **40**: 357-368.
- Chabot, B.F., Hicks, D.J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annu Rev Ecol Syst.* **13**: 229-259.
- Chapin, F.S., 3. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 233-260.
- Chapin, F.S., 3, and Kedrowski, R.A. 1983. Seasonal changes in nitrogen and phosphorus fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*, **64**: 376-391.
- Chapin, F.S., 3, and Moilanen, L. 1991. Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology*, **72**: 709-715.
- Chapin, F.S., 3, Groves, R.H., and Evans, L.T. 1989. Physiological determinants of growth rate in response to phosphorus supply in wild and cultivated *Hordeum* species. *Oecologia*, **79**: 96-105.
- Clark, F.E. 1977. Internal cycling of ^{15}N in shortgrass prairie. *Ecology*, **58**: 1322-1333.
- Coulson, J.C. & Butterfield, J. 1978. An investigation of the biotic factors determining the rates of plant decomposition on blanket bog. *Journal of Ecology*, **66**: 631-650.
- Dubus, P. 2001. Comportement de quelques essences forestières plantées en parcelles d'observation. *Cirad-forêt, Programme Arbre & Plantation*, Guyane.
- Eckstein, R.L., Karlsson, P.S., and Weih, M. 1999. Leaf life-span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate-arctic regions. *New Phytol.* **143**: 177-190.
- Forget, P.M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, **12**: 751-761.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
- Hueber, R., Mauranges, P. 1984. Note sur les essais mis en place en 1983 et 1984. *Stations de Paracou et de Combi*, pp. 1-7.
- Killingbeck, K.T. 1993. Inefficient nitrogen resorption in genets of the actinorhizal nitrogen-fixing shrub *Camptonia peregrina* : physiological ineptitude or evolutionary trade-off? *Oecologia*, **94**: 542-549.
- Killingbeck, K.T. 1996. Nutrients in senesced leaves : keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, **77**: 1716-1727.
- Lal, C.B., Annappurna, C., Raghubanshi, A.S., and Singh, J.S. 2001. Effect of leaf habit and soil type on nutrient resorption and conservation in woody species of a dry tropical environment. *Canadian J. of Botany*. **79** (9): 1066-1075.

- Lal, C.B., Annapurna, C., Raghubanshi, A.S., and Singh, J.S. 2001. Foliar demand and resource economy of nutrients in dry tropical forest species. *J. of Vegetation Science*, **12**: 5-14.
- Lambers, H., Chapin, F.S., 3, and Pons, T.L. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Lambert, M.J., and Turner, J. 1986. Nutrient concentrations in foliage of species within a New South Wales subtropical rain-forest. *Ann. Bot.* **58**: 465-478.
- May, J.D., Killingbeck, K.T. 1992. Effects of preventing nutrient resorption on plant fitness and foliar nutrient dynamics. *Ecology*, **73**: 1868-1878.
- Montes, R., and Medina, E. 1977. Seasonal changes in nutrient content of leaves of savanna trees with different ecological behaviour. *Geo-Eco-Trop.* **4**: 295-307.
- Poorter H. 1994. Construction costs and payback time of biomass: a whole plant perspective. In Roy J, Garnier E, eds. *A whole plant perspective of carbon-nitrogen interactions*. The Hague, Netherlands : SPB Academic Publishing, 111-127.
- Poorter H., and de Jong R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytol.* **143**: 163-176.
- Pugnaire, F.I., and Chapin, F.S., 3. 1993. Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen mediterranean species. *Ecology*, **74**: 124-129.
- Pugnaire, F.I., and Chapin, F.S., 3. 1992. Environment and physiological factors governing nutrient resorption efficiency in barley. *Oecologia*, **90**: 120-126.
- Shaver, G.R., and Melillo, J.M. 1984. Nutrient budgets of marsh plants : efficiency concepts and relation to availability. *Ecology*, **65**: 1491-1510.
- Schmitt, L., and Bariteau, M. 1990. Gestion de l'écosystème forestier guyanais. Etude de la croissance et de la régénération naturelle. Dispositif de Paracou. Bois et forêts des tropiques. **220**: 3-23.
- Staaf, H., and Berg, B. 1982. Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter.2. Long-term decomposition in a Scots pine forest. *Canadian Journal of Botany*, **60**: 1561-1568.
- Taylor, B.R., Parkinson, D. & Parsons, W.F.J. 1989. Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, **70**: 97-104.
- Turner, J. 1977. Effect of nitrogen availability on nitrogen cycling in a Douglas-fir stand. *Forest Science*, **23**: 307-316.
- Turner, I.M. 2001. *The Ecology of Trees in the Tropical Rain Forest*. Editors: Ashton, P.S., Hubbell, S.P., Janzen, D.H., Raven, P.H., and Tomlinson, P.B. Singapore Botanic Garden, Cambridge University Press, pp. 58-59.
- Van Heerwaarden, L.M., Toet, S., Aerts, R. 2003. Current measures of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency : facts and solutions. *Oikos*, **101** (3): 664-669.
- Vertregt, N., Penning de Vries, FWT. 1987. A rapid method for determining the efficiency of biosynthesis of plant biomass. *Journal of Theoretical Biology*, **128**: 109-119.
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling and nutrient limitation in tropical forests *Ecology*. **65**: 285-298.
- Webster, R., and Oliver, M.A. 1990. *Statistical Methods in Soil and Land Resource Survey*. General Editors. Spatial Information Systems, Oxford University Press, pp. 81-82.
- Witkamp, M. 1966. Decomposition of leaf litter in relation to environment, microflora and microbial respiration. *Ecology*, **47**: 194-201.
- Wright, I.J., Westoby, M. 2003. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. *Functional Ecology*, **17** (1): 10-19.

Annexe 1 : Tableau résumant les résultats d'analyses chimiques d'études antérieures

	Contexte d'étude	[N] Fm (en%)	[N] Fs (en%)	Nrésop. (en%)	Moyenne de résorption pour N	[P] Fm (en%)	[P] Fs (en%)	Présop. (en%)	Moyenne de résorption pour P	[C] Fm (en%)	[C] Fs (en%)	Crésop. (en%)	Moyenne de résorption pour C
D'après Montes et Medina (1977)	Vénézuéla, arbres de savanne	0,80 à 1,83		29 à 52	44,8	0,035 à 0,145		43 à 81	55,4				
F.S. Chapin <i>et al.</i> (1983)	Alaska, arbre de forêt	1,99 à 2,48		62 à 79	72	0,129 à 0,213		44 à 81	56,6				
D'après S. Jonassen et F.S. Chapin (1985)				0 à 79	52%			0 à 90	43%				
D'après F.L. Pugnaire et F.S. Chapin (1993)	2 sites : arbres de sol fertile et arbres de sol infertile	1,14 à 1,53	0,35 à 0,71	53,59 à 69,3		0,11 à 0,19	0,05 à 0,09	52,53 à 54,55					
D'après Lambert et Turner (1986)	espèces subtropicales de forêt humide	1,10 à 5,21											
D'après Killingbeck (1993)	USA, arbustes fixateurs d'azote par actinorhize	2,02+/-0,04	1,76+/-0,05	11		0,076+/-0,002	0,035+/-0,002	53					
D'après Killingbeck (1996)			0,26 à 1,90				0,01 à 0,21						
D'après Aerts (1996)	espèces pérennes de milieu tempéré	2,22 pour les décidus et 1,37 pour les sempervirents		50 (avec 54% pour les décidus et 47% pour les sempervirents)		0,16 pour les décidus et 0,102 pour les sempervirents		52 (avec 50% pour les décidus et 51% pour les sempervirents)					
D'après C.B Lal et C. Annapurna (2001)	Inde, arbres de milieu tropical sec	0,86 à 4,11	0,49 à 1,90	26 à 83	58,32%	0,08 à 0,59	0,04 à 0,47	16 à 80	49,57%				
D'après notre étude (2004)	Guyane, arbres de forêt tropicale humide	1,03 à 2,69	0,72 à 2,03	"-2,56 à 57,22"	29,25%	0,037 à 0,115	0,013 à 0,074	"-15,75 à 79,56"	47,51%	41,71 à 53,14	43,69 à 54,11	"-9,80 à 2,77"	"-1,52%"

CHEMIN

P A N T A I O N D E P I N 	Saint Martin (<i>Andira coriacea</i>)	1	2	Cœur Dehors (<i>Diplotropis purpurea</i>)	F O R Ê T N A T U R E L L E
	Chawari (<i>Caryocar glabrum</i>)	3	4	Parcouri (<i>Pletonia insignis</i>)	
		1	5	Wacapou (<i>Vouacapoua americana</i>)	
	Courbaril (<i>Hymenaea courbaril</i>)	2	3	Bagasse (<i>Bagassa guianensis</i>)	
	Wana kouali (<i>Vochysia densiflora</i>)	4	5	Simarouba (<i>Simarouba amara</i>)	
	Jacaranda (<i>Jacaranda copaia</i>)	6	7	Manil (<i>Symphonia globulifera</i>)	
	Goupi (<i>Goupia glabra</i>)	8	9		
	Simarouba (<i>Simarouba amara</i>)	1	2	Amarante (<i>Pletogyne venosa</i>)	
	Yayamadou montagne (<i>Virola mélinonii</i>)	3	4	Wapa (<i>Eperua falcata</i>)	
		5	6	Grand Moni (<i>Protium insigne</i>)	
	7	8	Kobe (<i>Sterculia excelsia</i>)		
	9	10	Gonfolo Kouali (<i>Qualea coerulea</i>)		

Echelle : 1/1000 ème

Parcelle 850 (année 1984)

Parcelle 841 (année 1984)

Parcelle 832 (année 1983)

Abstract :

We analysed the chemical composition of mature and senescent leaves of 21 tropical rain forest trees. The trees were planted as seedlings in monospecific stands 20 years ago, in uniform soil conditions, near Kourou, French Guyana. Concentrations of nitrogen, phosphorus, carbon, and polyphenols were measured and C/N ratio as well as nutrient resorption were calculated. Chemical composition varied widely between species both for mature and senescent leaves: mature leaf N and P concentration varied between 1,03% and 2,69% and between 0,037% and 0,115% respectively. The N concentration in senescent leaves varied between 0,72% and 2,03% and P concentration between 0,013% and 0,074%. Tree growth rate was positively correlated with leaf nitrogen content.

Resorption is the withdrawal of nutrients from mature leaves as they age before abscission, and its redistribution elsewhere in the plant. Resorption efficiency varied greatly among species and was higher for P than for N. For N it varied from -9,84% to 57,22% (mean=30,7%) and for P from -15,75% to 79,56% (mean=47,64%). A correlation analyses showed that N and P resorption were significantly positively correlated. There was also a significant positive correlation between resorption efficiency and i) nutrient concentrations in mature leaves and ii) leaf construction cost and tree growth rate. Across species, a strong positive relationship was found between C/N ratio of the litter and N resorption, suggesting that the latter is a main determinant of litter quality. A strong resorption leads to low litter quality and as a consequence to a slow decomposition. Resorption and decomposition, which both are pathways for the recycling of the nutrients in ecosystems, are then negatively correlated. It means that inference for ecosystem or species functioning from the knowledge of only one of them may be erroneous.

Key words : Tropical rain forest, Trees, Leaves Chemical composition, nutrient resorption efficiency, litter quality.

Résumé :

Nous avons analysé la composition chimique de feuilles matures et sénescents de 21 espèces d'arbres de forêt tropicale humide. Ces arbres ont été plantés il y a 20 ans, sur un sol uniforme pour tous, sous forme de jeunes plants. Cette plantation est organisée sous forme de placeaux monospécifiques et est située près de Kourou, en Guyane française. Les mesures de concentration d'azote, de phosphore, de carbone et des polyphénols ont été réalisées et ont permis de calculer le rapport C/N et la résorption des nutriments. Les compositions chimiques varient radicalement entre les espèces à la fois pour les feuilles matures et sénescents : dans les feuilles matures les concentrations en N et P varient de 1,03% à 2,69% et de 0,037% à 0,115%, respectivement. La concentration d'N dans les feuilles sénescents varie de 0,72% à 2,03% et pour le P de 0,013% à 0,074%. La vitesse de croissance est positivement corrélée avec la concentration d'N dans les feuilles.

La résorption est le phénomène suivant lequel les plantes ré-absorbent les nutriments des feuilles avant la période d'abscission pour les re-distribuer à travers ses tissus. L'efficacité de résorption varie fortement en fonction des espèces et est plus élevée pour le P que pour l'N. La résorption de l'N varie de -9,84% à 57,22% (moyenne=30,7%) et celle du P varie de -15,75% à 79,56% (moyenne=47,64%). Une analyse par corrélation montre que les résorptions de N et P sont significativement et positivement corrélées. Il y a aussi une corrélation significative et positive entre l'efficacité de résorption et i) les concentrations en nutriment dans les feuilles vertes et ii) le coût de construction des feuilles et la vitesse de croissance. Parmi les espèces, une forte relation positive est trouvée entre le C/N de la litière et la résorption de l'N, suggérant que celle-ci est un élément déterminant de la qualité de la litière. Une forte résorption entraîne une faible qualité de litière et par conséquent une mauvaise décomposition. La résorption et la décomposition, sont liés dans le recyclage des nutriments dans les écosystèmes, et sont négativement corrélés. Il semble que la connaissance de la résorption seule ou de la décomposition seule peut fausser la compréhension du fonctionnement de l'écosystème ou des espèces.

Mots clés : Forêt tropicale humide, Arbres, Composition chimique des feuilles, Efficacité de résorption des nutriments, Qualité de la litière

