

NOTE BRÈVE

VARIATION MORPHOMÉTRIQUE DES FEUILLES DE *APHLOIA THEIFORMIS* LE LONG D'UN GRADIENT ALTITUDINAL À LA RÉUNION

Jacques TASSIN¹, Géraldine DERROIRE² & Jean-Noël RIVIÈRE³

SUMMARY. — *Morphometric variation of leaves of Aphloia theiformis along an altitudinal gradient on La Réunion Island.* — The variation in length (L), width (l), shape index (L/l) and estimated area ($2/3 L \times l$) of leaves of *Aphloia theiformis* (Flacourtiacées) has been analysed on a sample of 200 individuals along an altitudinal gradient on La Réunion Island (Mascarene archipelago). Leaf area and altitude are not correlated, but the former slightly decreases with the height of the vegetation ($R = 0.254$; $P < 0.001$). Leaf shape index decreases more acutely with the altitude ($R = 0.579$; $P < 0.001$). At this specific level, the altitude does not determine the variation of the leaf area, which remains partially linked with the vegetation structure. On the other hand, the altitude seems to determine more strongly the variation of the leaf shape index.

Les relations fonctionnelles entre les formes des végétaux et l'environnement occupent une place majeure dans l'écologie végétale (Box, 1981 ; Roderick *et al.*, 2000). La taille, la forme et la durée de vie des feuilles, notamment, varient le long de gradients d'humidité et/ou de disponibilité en ressources, de manière semble-t-il à optimiser l'activité photosynthétique (Cunningham *et al.*, 1999 ; Fonseca *et al.*, 2000). Aussi les gradients altitudinaux, qui se superposent à des gradients climatiques marqués par une diminution progressive de la durée de la saison de végétation, de la température de l'air et de la pression en CO₂, constituent-ils des dispositifs naturels opportuns pour caractériser ces modes de variation (Kudo, 1995 ; Kao & Chang, 2001). De manière générale, l'élévation de l'altitude se traduit par une réduction de la surface foliaire (Richards, 1996 ; Tang & Ohsawa, 1999) et de l'aire spécifique foliaire, définie comme le rapport entre la surface et la matière sèche de la feuille (Kudo, 1996 ; Roderick *et al.*, 2000).

Dans la présente étude, nous avons cherché à caractériser la variation altitudinale de variables morphométriques simples des feuilles de *Aphloia theiformis* (Vahl) Benn. (Flacourtiacées). Ce petit arbre aux caractères végétatifs très variables, dont le limbe des feuilles est étroitement à largement elliptique (Sleumer & Bosser, 1980), et qui a la particularité de présenter l'amplitude altitudinale la plus élevée au sein de la flore ligneuse indigène de l'île de la Réunion (Tassin *et al.*, 2004), peut en effet être considéré comme une espèce modèle pour conduire ce type d'étude.

¹ CIRAD, UPR 37, Campus International de Baillarguet, TA 10, 34398 Montpellier Cedex 5, courriel : tassin@cirad.fr

² Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, 14, rue Girardet, CS 4216, F-54042 Nancy Cedex.

³ CIRAD, UMR 53, 7, chemin de l'IRAT, Ligne Paradis, 97410 Saint-Pierre, Ile de La Réunion.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude a été conduite le long d'un gradient altitudinal sur la côte sous-le-vent de l'île de la Réunion (21°06S, 55°36E, 2512 km²), île océanique volcanique rattachée avec Maurice et Rodrigues à l'archipel des Mascareignes. Un ensemble de soixante placettes ont été délimitées dans le cadre d'une étude sur la variation altitudinale de la richesse et de l'endémicité de la flore indigène ligneuse (Tassin *et al.*, 2004). Entre 0 et 2 000 m d'altitude, 40 placettes ont été régulièrement positionnées au sein de reliques de forêt naturelle. Dans chacune de ces placettes, une feuille a été prélevée sur cinq individus de l'espèce considérée, ce qui représente un échantillon total de 200 feuilles mesurées. La récolte des feuilles a toujours été effectuée sur la partie basse de la couronne, de manière à éviter un effet possible du positionnement de la feuille le long du houppier. Afin de prendre en compte l'effet probable de la densité du couvert sur la variation des variables considérées, nous avons également noté la hauteur dominante de la végétation au sein de chaque placette.

La surface du limbe a été estimée à $\frac{2}{3} L \times l$ (L : longueur, l : largeur), ce qui fournit une estimation satisfaisante des feuilles à limbe elliptique (Tang & Ohsawa, 1999 ; Schmitt & Rivière, 2002). L'indice de forme de la feuille est défini par le rapport L/l (Roth, 1984 ; Yáñez-Espinosa *et al.*, 2003). L'analyse de l'effet de l'altitude sur la classe de surface du limbe a été réalisée à l'aide d'une analyse de la variance à un facteur (ANOVA).

RÉSULTATS

La longueur moyenne du limbe est de 77,4 mm, avec un écart-type de 15,4 mm, soit un coefficient de variation (CV) de 0,20. La largeur moyenne du limbe est de 35,3 mm, avec un écart-type de 5,7 mm, soit un CV légèrement plus faible de 0,16 (Tableau I).

TABLEAU I

Statistiques simples liées à la mensuration en mm des feuilles (N = 200 ; CV : coefficient de variation)

	Longueur (L)	Largeur (l)	Surface estimée	Indice de forme
Minimum	30,5	19,0	519	1,13
Maximum	130,6	49,0	4 266	3,18
Moyenne	77,4	35,3	1 861	2,20
Ecart-type	15,4	5,7	611	0,34
Variance	238,7	32,0	373 172	0,12
CV	0,20	0,16	0,33	0,15

La surface du limbe varie plus fortement (CV = 0,33), avec 130 (65 %) échantillons relevant de la classe des espèces microphylles (225-2 025 mm²), et 70 (35 %) de la classe des notophylles (2 025-4 500 mm²) (Webb, 1959). L'ANOVA ne révèle pas d'effet significatif de l'altitude sur l'appartenance des feuilles à l'une ou l'autre de ces deux classes (P > 0,05). La surface du limbe n'apparaît pas non plus corrélée à l'altitude (P > 0,05) : la courbe de variation de la surface foliaire avec l'altitude, non représentée ici, fait en effet apparaître plusieurs valeurs atypiques vers 500 et 1 000 m, pour lesquelles les valeurs de la hauteur du couvert apparaissent également atypiques. En revanche, on observe de fait une corrélation négative faible mais significative entre la surface foliaire et la hauteur du couvert végétal (R = 0,254 ; P < 0,001).

La longueur des feuilles est faiblement et négativement corrélée à l'altitude (R = 0,250, P < 0,001). La largeur est quant à elle faiblement et positivement corrélée à l'altitude (R = 0,247, P < 0,001). Par contre, l'indice de forme est plus fortement corrélé, mais de manière négative, à l'altitude (R = 0,579 ; P < 0,001) (Fig. 1). Le limbe des feuilles apparaît donc de moins en moins effilé au fur et à mesure que l'on progresse en altitude.

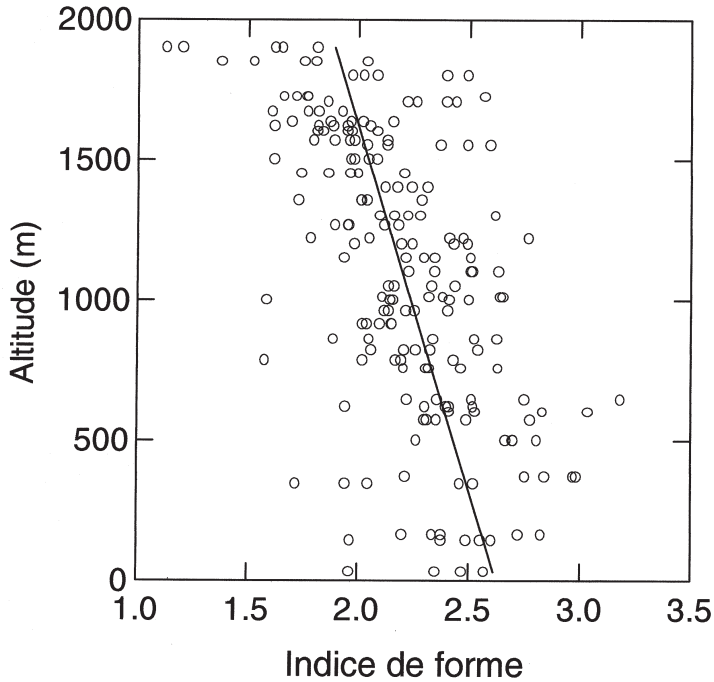


Figure 1. — Variation altitudinale de l'indice de forme (rapport longueur/largeur du limbe).

DISCUSSION

L'étude confirme la forte variabilité des caractères foliaires *A. theiformis* à l'île de la Réunion. La surface estimée du limbe n'apparaît pas directement corrélée à l'altitude mais l'est en revanche, et de manière négative, avec la hauteur du couvert végétal. La largeur du limbe croît avec l'altitude tandis que sa longueur et son indice de forme décroissent.

La variation peu linéaire de la surface foliaire est conforme à d'autres études où la corrélation entre la surface du limbe et l'altitude apparaît peu significative (Kitayama & Aiba, 2002) ou pour le moins non partagée par l'ensemble des espèces (Tang & Ohsawa, 1999). Chez *Aphloia theiformis*, la variation de la surface du limbe avec l'altitude est masquée par l'effet de la hauteur du couvert végétal. D'autres facteurs tels que l'exposition au vent, l'accès aux ressources minérales ou organiques (Kudo, 1995 ; Kitayama & Aiba, 2002) ou la variation altitudinale de l'irradiation solaire (Hovenden & Vander Shoor, 2006) peuvent également interférer mais n'ont pas été pris en compte dans l'étude. Il est possible que ces mêmes facteurs expliquent également les anomalies observées vers 500 m ou 1 000 m d'altitude.

La réduction de l'effilement du limbe avec l'altitude ne suscite pas d'explication satisfaisante à l'intérieur de la gamme d'éléments recueillis. Dans la mesure où la structure de la végétation devient de moins en moins dense au fur et à mesure que l'on progresse en altitude, cette réduction reste néanmoins conforme aux études montrant une élongation croissante du limbe avec l'épaisseur du sous-bois (Roth, 1984 ; Yañez-Espinosa *et al.*, 1982). L'effilement aurait alors notamment pour fonction d'assurer un meilleur drainage de la surface du limbe (Doley, 1981). En outre, une forme longue et étroite se révèle particulièrement avantageuse du point de vue de l'interception des radiations solaires (Teh *et al.*, 2004).

D'une manière générale, la variation altitudinale des mensurations de feuilles ici observée au niveau infra-spécifique ne se superpose pas aux patrons généraux de variation altitudinale observés à l'échelle pluri-spécifique au sein de communautés d'espèces, allant plutôt dans le sens d'une réduction de la taille des feuilles (Richards, 1996 ; Tang & Ohsawa, 1999). L'étude

confirme en outre que le gradient de température lié à l'altitude ne saurait expliquer à lui seul la variation de la surface foliaire au niveau intra-spécifique (Li *et al.*, 2006), la structure du couvert constituant l'un au moins des autres facteurs principaux entrant en jeu. Par contre, la variation plus significative de l'effilement des feuilles avec l'altitude confirme l'implication de paramètres climatiques dans la forme du limbe (Hovenden & Vander Shoor, 2006).

REMERCIEMENTS

Nous sommes reconnaissants à l'Office National des Forêts qui a autorisé l'accès aux sites échantillonnés. L'étude a bénéficié d'un financement de la Région-Réunion.

RÉFÉRENCES

- BOX, E.O. (1981). — *Macroclimate and plant forms : an introduction to predictive modeling in phytogeography*. Tasks for vegetation science I. Dr W. Junk, La Hague, Pays-Bas.
- CUNNINGHAM, S.A., SUMMERHAYES, B.A. & WESTOBY, M. (1999). — Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecol. Monogr.*, 69 : 59-88.
- DOLEY, D. (1981). — Tropical and subtropical forests and woodlands. Pp. 209-323, in T.T. Kozlowski (ed.). *Water deficits and plant growth*. Vol. VI. Academic Press, New York.
- FONSECA, C.R., OVETON, J.M., COLLINS, B. & WESTOBY, M. (2000). — Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *J. Ecol.*, 88 : 343-358.
- HOVENDEN, M.J. & VANDER SCHOOR, K. (2006). — The response of leaf morphology to irradiance depends on altitude of origin in *Nothofagus cunninghamii*. *New Phytol.*, 169 : 291-297.
- KAO, W. & CHANG, K. (2001). — Altitudinal trends in photosynthetic rate and leaf characteristics of *Miscanthus* populations from central Taiwan. *Aust. J. Bot.*, 49 : 509-514.
- KITAYAMA, K. & AIBA, S. (2002). — Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. *J. Ecol.*, 90 : 37-51.
- KUDO, G. (1995). — Altitudinal effects on leaf traits and shoot growth of *Betula platyphylla* var. *japonica*. *Can. J. Forest Res.*, 25 : 1881-1885.
- LI, C., ZHANG, X., LIU, X., LUUKKANEN, O. & BERNINGER, F. (2006). — Leaf morphological and physiological responses of *Quercus aquifolioides* along an altitudinal gradient. *Silv. Fenn.*, 40 : 5-13.
- RICHARDS, P.W. (1996). — *The tropical rain forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- RODERICK, M.L., BERRY S.L., & NOBLE, I.R. (2000). — A framework for understanding the relationship between environment and vegetation based on the surface area to volume ratio of leaves. *Funct. Ecol.*, 14 : 423-437.
- ROTH, I. (1984). — *Stratification of tropical forest as seen in a leaf structure*. Tasks for vegetation science 6. Dr. W. Junk Publishers, La Hague, Pays-Bas.
- SCHMITT, L. & RIVIÈRE, J.-N. (2002). — Traits de vie comparés de deux espèces du genre *Syzygium* (Myrtaceae) : l'une exotique envahissante à la Réunion, l'autre indigène. *Acta Bot. Gall.*, 149 : 457-466.
- SLEUMER, H. & BOSSER, J. (1980). — Flacourtiacées. 26 p, in : R. Antoine, J.-P.-M. Brenan & G. Mangenot (eds). *Flore des Mascareignes — 31. Renonculacées à 50. Théacées*. MSIRI, ORSTOM, Kew Gardens, Paris.
- TANG, C.Q. & OHSAWA, M. (1999). — Altitudinal distribution of evergreen broad-leaved trees and their leaf-size pattern on a humid subtropical mountain, Mt Emei, Sichuan, China. *Plant Ecol.*, 145 : 221-233.
- TEH, C.B.S., HENSON, I.E., GOH, K.J. & HUSNI, M.H.A. (2004). — The effect of leaf shape on solar radiation interception. In : *15th Meeting of the Malaysian Society of Plant Physiology. 14-16 Septembre 2004*, Port Dickson
- TASSIN, J., DERROIRE, G. & RIVIÈRE, J.-N. (2004). — Gradient altitudinal de la richesse spécifique et de l'endémicité de la flore ligneuse indigène à l'île de la Réunion (archipel des Mascareignes). *Acta Bot. Gall.*, 151 : 181-196.
- WEBB, D.A. (1959). — A physiognomic classification of Australian rainforest. *J. Ecol.*, 47 : 551-570.
- YÁÑEZ-ESPINOSA, L., TERRAZAS, T., LÓPEZ-MATA, L. & VALDEZ-HERNÁNDEZ, J. I. (2003). — Leaf trait variation in three species through canopy strata in a semi-evergreen Neotropical forest. *Can. J. Bot.*, 81 : 398-404.