



THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DES ANTILLES ET DE LA GUYANE

Discipline : Science de la vie

Spécialité : Écologie végétale

TITRE

**Phénologie et variations spatiales de la croissance des
peuplements à *Pterocarpus officinalis* Jacq. dans la forêt
marécageuse de Guadeloupe (Antilles Françaises)**

Présentée et soutenue publiquement le 11 décembre 2010

Par

Jonathan MIGEOT

Devant le jury composé de :

M. Francois FROMARD	C.R. HDR, CNRS Toulouse	Rapporteur
M. Etienne SAUR	Pr., ENITAB Bordeaux	Rapporteur
M. Mitchell T. AIDE	Pr., University of Puerto Rico	Examineur
M. Alain ROUSTEAU	M.C.F. HDR, UAG	Examineur
Mme. Annik SCHNITZLER	Pr., Université de Metz	Examinatrice
M. Daniel IMBERT	M.C.F. HDR, UAG	Directeur de thèse

Remerciements

Trois ans et demi après avoir débuté et 147 sorties terrain dans cet environnement surréaliste et magnifique que constitue la forêt marécageuse à *P. officinalis*, ma thèse se termine. Cette aventure aurait sûrement connu une autre tournure sans l'aide, le soutien et l'amitié de nombreuses personnes.

Je tiens tout d'abord à remercier Daniel Imbert qui m'a fait découvrir la forêt marécageuse en 2005 au cours de mon stage de DEA et qui m'a renouvelé sa confiance en me permettant de réaliser cette thèse sous sa direction. Je tiens également à le remercier pour ses conseils, sa patience et son implication dans le suivi de ce travail.

Je souhaite remercier Francois Fromard et Etienne Saur pour avoir accepté de juger ce travail et Annik Schnitzler, T. Mitchell Aide et Alain Rousteau pour avoir bien voulu faire partie du jury.

Je remercie le Parc National de la Guadeloupe et la Direction Régionale de l'Environnement Guadeloupe pour avoir financé ce travail ainsi que Max Louis puis Claude Bouchon pour m'avoir accueilli au sein de l'équipe de recherche DYNECAR.

Je souhaite remercier tous ceux qui m'ont accompagné dans les marécages et qui m'ont aidé à réaliser les travaux de terrain dans des conditions pas toujours évidentes. Stéphane, Alicia et Laetitia qui ont participé à travers leurs stages de licence ou de master à l'inventaire forestier. Aux gardes moniteurs du Parc National de la Guadeloupe et plus particulièrement à Modeste Salignat, toujours motivé et intéressé, qui m'a très souvent accompagné sur le terrain et qui a assuré le suivi de la litière lorsque je ne pouvais le faire. Je remercie également Isabelle Boulogne qui a consacré de nombreuses heures au travail fastidieux du tri de la litière.

Je souhaite remercier les membres du Laboratoire de Biologie Végétale, Maguy Dulormne, Gladys Loranger, Vanessa Virapin et Alain Rousteau pour leur accueil et les discussions fructueuses que nous avons eues.

Je tiens à remercier Jean Christophe Roggy qui m'a initié à la méthode du $\delta^{15}\text{N}$ foliaire et aidé dans l'interprétation des résultats. Je remercie également Yolande Bouchon pour ses conseils précieux sur les analyses multi variées

Merci à mes amis de Guadeloupe et d'ailleurs pour leur soutien et les bon moments passés ensemble tout au long de ce travail.

En Guadeloupe, un clin d'œil spécial à Olivier et Stéphane, des voisins en or toujours prêts à rendre service ou à siroter un ti-punch tout comme la connexion Marie Galantaise : Sylvie et Jessy, Didier, Stéphane, Harold, Séverine, Rony, Kelly, Arthur, Marianne... et à celui qui nous manque tous et qui a rendu possible ses chaleureuses rencontres, Norbert, dont la vie a été volée en décembre 2009.

Sur le vieux continent je remercie tous mes amis réunis autour des « suceraques » qui se reconnaîtront et qui m'ont permis de « recharger les batteries » lors de leurs visites ou de séjours en métropole.

Mes remerciements s'adressent aussi à ma famille et en particulier à mes parents et à mon frère qui m'ont toujours soutenu et encouragé et sans qui je n'aurais pas pu entreprendre cette thèse.

Un dernier Merci pour ma doudou Valérie qui m'a suivi en Guadeloupe loin de son Cantal natal et qui m'a encouragé et soutenu durant ces trois ans et demi.

Résumé

Les forêts marécageuses tropicales sont très peu étudiées. Dans les Antilles, la forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis* constitue la principale formation végétale « climacique » en milieu côtier inondable peu salé. Ce type forestier original, dont il ne reste plus que quelques milliers d'hectares, joue notamment un rôle important dans la régulation des écoulements terrigènes qui affectent les écosystèmes marins côtiers. Dans le contexte du réchauffement climatique en cours et de ses effets attendus à moyen terme, cette formation paraît particulièrement menacée car elle se trouverait prise en étau entre l'expansion des formations halophytes accompagnant le relèvement de niveau marin, en aval, et les contraintes orographiques et anthropiques empêchant sa progression vers l'amont.

Cette étude avait pour but d'étudier *in situ* l'influence des facteurs climatiques, édaphiques et biologiques (notamment la symbiose bactérienne) sur la variabilité spatiale et saisonnière de la croissance de *P. officinalis*. Pour atteindre ces objectifs, un dispositif expérimental a été mis en place dans un massif de forestier d'une centaine d'hectares situé en Guadeloupe, île où subsistent les plus vastes étendues de forêt marécageuse à *P. officinalis*. Le dispositif, constitué de 16 parcelles regroupées en 5 stations d'études, a été conçu à partir de la combinaison de trois facteurs édaphiques (niveau d'inondation, salinité et nature du sol) identifiés lors d'une étude préliminaire comme les principaux déterminants de la structuration des peuplements. Ce dispositif a permis d'aborder les variations spatio-temporelles de la croissance épigée selon deux axes principaux : la production de litière et l'accroissement cambial des troncs. Au sein de chaque parcelle des collecteurs de litière ont été installés et des arbres ont été équipés de ruban dendrométriques. La litière a été récoltée toutes les deux semaines pendant deux ans, alors qu'une lecture des rubans a été effectuée tous les mois pendant deux ans et demi. Les variations de certains facteurs édaphiques (inondation et salinité) et des facteurs climatiques ont été suivies parallèlement. La végétation de chaque parcelle a été caractérisée lors de deux inventaires forestiers réalisés à deux ans d'intervalles. Enfin, les variations spatio-temporelles de la fixation d'azote atmosphérique par la symbiose *P. officinalis* - *Bradyrhizobium* ont été étudiées par la méthode du $\delta^{15}\text{N}$ foliaire.

La forêt marécageuse à *P. officinalis* est apparue comme l'écosystème forestier produisant le plus de litière, en Guadeloupe et probablement dans l'ensemble des Petites Antilles. Sa production de litière fine et de gros bois était supérieure dans les parcelles les plus inondées. La production litière, le taux de réussite de la fructification et la croissance cambiale de *P.*

officinalis diminuent lorsque cette espèce se développe sur un substrat tourbeux exondé. La salinité ou l'inondation élevée ont plutôt tendance à augmenter la mortalité. Les phénomènes végétatifs et reproductifs ont présenté une saisonnalité marquée chez *P. officinalis*. Cette espèce perd une partie de ses feuilles de mars à juin, pendant la transition saison sèche-saison humide, et les renouvelle rapidement en fin de cette période. De juillet à février s'étend une longue phase de reproduction qui inclue deux floraisons massives. La croissance cambiale connaît un pic pendant la saison humide, de juillet à novembre, et un minimum situé entre les mois de mars et mai, pendant la période sèche. *P. officinalis* est apparu très sensible aux conditions climatiques qui exigent une forte évapotranspiration. Les précipitations semblent jouer un rôle important dans la croissance en diamètre comme dans la phénologie foliaire de cette espèce, malgré la présence d'eau accessible dans le sol toute l'année. La croissance du diamètre des troncs de *P. officinalis* est apparue fortement dépendante de la phénologie foliaire qui joue probablement un rôle au moins aussi important que les conditions climatiques immédiates dans le déterminisme des pics de croissance. Les floraisons synchrones de *P. officinalis* seraient induites par l'interaction de plusieurs variables environnementales, lors des transitions saison sèche - saison humide et saison humide - saison sèche. L'élévation du soleil et les variations de l'intensité du rayonnement global pourraient constituer deux facteurs environnementaux clefs dans la synchronisation des floraisons. *P. officinalis* fixe nettement plus d'azote atmosphérique sur les sols tourbeux exondés au fonctionnement oligotrophe. Pendant les périodes de croissance la contribution de l'azote atmosphérique dans les feuilles diminue.

Cette étude a permis d'améliorer la connaissance du fonctionnement de la forêt marécageuse antillaise et en particulier de son espèce structurante *P. officinalis*. Les résultats de ce travail ouvrent de nombreuses perspectives de recherches complémentaires.

Mots clefs : Forêt marécageuse / Antilles / Croissance cambiale / Fixation du N₂ / Inondation / Phénologie / Production de litière / *Pterocarpus officinalis* / Salinité / Tourbe

Phenology and spatial variations of the growth of *Pterocarpus officinalis* Jacq. stands in the swamp forest of Guadeloupe (French West Indies)

Abstract

Tropical swamp forests are poorly studied. In the coastal floodplains of most Caribbean islands, the monodominant *Pterocarpus officinalis* Jacq. swamp forest constitutes the typical vegetation of undisturbed freshwater to slightly brackish swamps. This forest, which presently covers only a few thousand hectares, plays an important role in the regulation of upland runoff affecting coastal marine ecosystems. In the context of the current global warming and its expected medium-term effects, this forest seems particularly threatened due to the landward expansion of halophytic vegetation accompanying the increase in sea level whereas orographic and anthropogenic constraints prevent its progression upstream.

This study aimed at investigating *in situ* the influence of climatic, edaphic and biological variables (including the symbiotic bacteria), on the spatial and seasonal growth of *P. officinalis*. To achieve these objectives, an experiment was set up in a 100-ha forest tract located in Guadeloupe, an island where are found the largest stands of the *P. officinalis* swamp forest. The experimental setting consisted of 16 forest plots distributed among five study stands which were designated according to the combination of three edaphic factors (flooding, salinity and soil type) identified in a preliminary study as the main determinants of forest structure. The spatial and temporal variation of the aboveground growth was studied in two main ways: litter production and cambial growth of trunks. Litter traps were installed within each plot and trees were equipped with dendrometer tapes. Fine litter has been collected every two weeks for two years, while diametric growth has been measured monthly for two years and a half. Changes in some soil (flood and salinity) and climatic factors have been monitored in the meantime. Vegetation structure and stand growth have been characterized within a two years interval. Finally, spatial and temporal variations of atmospheric nitrogen fixation by the *P. officinalis* - *Bradyrhizobium* symbiosis were studied by means of foliar $\delta^{15}\text{N}$ analyses.

Regarding litterfall, *P. officinalis* swamp forest appeared as the most productive forest ecosystem in Guadeloupe and probably throughout the Lesser Antilles. Its production of fine litter and large wood was higher in the most flooded plots. Litter production, cambial growth and the success rate of fruiting of *P. officinalis* decreased on less flooded, peaty plots. Higher

salinity or flooding tended to increase stem mortality. *P. officinalis* vegetative and reproductive phenomena showed a marked seasonality. This species lost much of its leaves from March to June, during the transition dry/wet seasons, and new leaves rapidly occurred at the end of this period. A long reproductive phase, including two massive blooms, extended from July to February. Cambial growth peaked during the wet season, from July to November, and showed minimum values during the dry period, between March and May. *P. officinalis* appeared very sensitive to climatic conditions that are conducive to high evapotranspiration rates. Rainfall appeared to play an important role regarding cambial growth and leaf phenology of this species, despite the presence of available ground water all the year. Stem growth of *P. officinalis* appeared strongly dependent on leaf phenology, which in turn probably played a role at least as important in determining growth peaks as current weather conditions did. Synchronous blooms of *P. officinalis* would be induced by the interaction of several environmental variables during transitions between dry/wet seasons and wet/dry seasons. Sun elevation and variations in the intensity of global radiation could be two key environmental factors conducive to flowering. *P. officinalis* fixed significantly more atmospheric nitrogen on raised peat soils which are regarded as oligotrophic. During periods of vegetative growth, the contribution of atmospheric nitrogen to leaf N-content decreased.

This study contributed to improve the understanding of the *P. officinalis* swamp forest functioning, with special emphasis on the growth of its keystone tree species. These results give way to many complementary research perspectives.

Keywords : Cambial growth / Flooding / Litterfall / N₂ Fixation / Peat / Phenology / *Pterocarpus officinalis* / Salinity / Swamp forest / West Indies.

SOMMAIRE

SOMMAIRE	1
LISTE DES FIGURES	4
LISTE DES TABLEAUX	7
INTRODUCTION	9
CHAPITRE I : CONTEXTE DE L'ÉTUDE	15
1 Cadre institutionnel et contexte opérationnel.....	17
2 Milieu physique.....	18
2.1 Situation géographique et géomorphologie	18
2.2 Contexte climatique	19
2.2.1 Caractéristiques générales du climat des Antilles	19
2.2.2 Le climat en Guadeloupe	20
2.2.3 Précipitations et événements climatiques marquants de la période d'étude.....	24
2.3 Sols et hydrologie	25
2.3.1 Sols	25
2.3.2 Hydrologie	25
3 Formations végétales de la Guadeloupe.....	27
3.1 Les formations végétales de terre ferme	27
3.2 Les formations végétales des zones humides.	28
3.2.1 La mangrove	29
3.2.2 Les marais à Cypéracées.....	30
3.2.3 Les prairies humides pâturées.....	30
3.2.4 La forêt marécageuse et son espèce dominante, <i>Pterocarpus officinalis</i>	31
4 La forêt marécageuse à <i>Pterocarpus officinalis</i> et les Hommes.....	35
4.1 Introduction.....	35
4.2 Utilisation de la forêt marécageuse.....	35
4.2.1 Déforestation et exploitation.....	35
4.2.2 Exploitation des ressources animales	38
4.2.3 Utilisation du milieu	39
4.3 Statut juridique et protection de la forêt marécageuse en Guadeloupe.....	42
5 Typologie écologique en forêt marécageuse : la forêt de Golconde (site d'étude)	43
5.1 Introduction.....	43
5.2 Publication 1 : Structural and floristic patterns in tropical swamp forests: a case study from the <i>Pterocarpus officinalis</i> (Jacq.) forest in Guadeloupe, French West Indies	43

CHAPITRE II : DISPOSITIF GÉNÉRAL ET CARACTÉRISATION DES CONDITIONS MÉSOLOGIQUES (SOL, EAU ET VÉGÉTATION) 65

1	Introduction	67
2	Matériel et Méthodes.....	68
2.1	Dispositif expérimental.....	68
2.2	Caractérisation physico-chimique des conditions édaphiques	70
2.2.1	Le sol	70
2.2.2	L'eau de nappe.....	74
2.3	Caractérisation de la végétation.....	76
2.3.1	Structure.....	76
2.3.2	Floristique	76
2.4	Analyses statistiques	77
3	Résultats	78
3.1	Conditions édaphiques.....	78
3.1.1	Physico-chimie du sol.....	78
3.1.2	Physico-chimie de l'eau de nappe	83
3.1.3	Synthèse.....	93
3.2	Végétation.....	96
3.2.1	Structure.....	96
3.2.2	Floristique	102
3.2.3	Synthèse.....	104
4	Discussion	107
4.1	Fonctionnement hydrologique du site d'étude	107
4.1.1	Fluctuations saisonnières	107
4.1.2	Variations spatiales de l'amplitude du niveau de la nappe.....	110
4.2	Végétation.....	111
4.2.1	Structure.....	111
4.2.2	Floristique	113
5	Conclusion.....	114

CHAPITRE III : PRODUCTION DE LITIÈRE, CROISSANCE CAMBIALE ET PHÉNOLOGIE 115

1	Production de litière et phénologie	117
1.1	Introduction.....	117
1.2	Publication 2: Phenology and litter production in the <i>Pterocarpus officinalis</i> swamp forest in Guadeloupe (Lesser Antilles).....	118

2	Dynamique des peuplements et croissance cambiale	148
2.1	Introduction.....	148
2.2	Matériel et méthodes.....	148
2.2.1	Ré-inventaire des tiges (dbh \geq 1 cm).....	148
2.2.2	Suivi saisonnier de la croissance de <i>P. officinalis</i>	150
2.2.3	Variables environnementales.....	150
2.2.4	Analyses statistiques	151
2.3	Résultats.....	152
2.3.1	Dynamique des peuplements	152
2.3.2	Variations spatiales de la croissance cambiale individuelle.....	157
2.3.3	Accroissement cambial et dynamique des populations de <i>P. officinalis</i>	160
2.3.4	Suivi saisonnier de la croissance	167
2.4	Discussion.....	176
2.4.1	Variations spatiales de l'accroissement cambial de <i>P. officinalis</i>	176
2.4.2	Dynamique des peuplements	180
2.4.3	Variations saisonnières de l'accroissement cambial de <i>P. officinalis</i>	185
3	Croissance cambiale, production de litière et phénologie de <i>P. officinalis</i>	190
3.1	Approche multidimensionnelle des variations spatiales de la croissance.....	190
3.1.1	Méthode et résultats.....	190
3.1.2	Discussion.....	193
3.2	Relations intra-individu et déterminisme des traits phénologiques.....	194
3.2.1	Relation entre la croissance cambiale et la croissance végétative et reproductive du houppier au sein de l'individu	194
3.2.2	Déterminisme exogène et/ou endogène de la rythmicité.....	197
4	Approche exploratoire des variations spatio-temporelles de l'activité fixatrice d'azote issue de la symbiose <i>P. officinalis</i> – <i>Bradyrhizobium</i> sp. ..	204
4.1	Introduction.....	204
4.2	Matériel et méthode	206
4.2.1	Stratégie d'échantillonnage et mesures du $\delta^{15}\text{N}$	206
4.2.2	Analyses statistiques	207
4.3	Résultats et discussion	208
4.3.1	Variabilité spatiale et interspécifique du $\delta^{15}\text{N}$	208
4.3.2	Suivi saisonnier du $\delta^{15}\text{N}$, du % Ndfa et de la quantité de nodosités.....	211
CHAPITRE IV : SYNTHÈSE - CONCLUSIONS - PERSPECTIVES		217
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....		227

ANNEXES

Liste des Figures

FIGURE 1. CHRONOGRAMME DU DÉROULEMENT DES PRINCIPALES ACTIVITÉS DE LA THÈSE.	18
FIGURE 2. A. ARC DES PETITES ANTILLES (D'APRÈS FOURNET ET HAMMERTON, 1991). B. LOCALISATION DU SITE D'ÉTUDE AU SEIN DE L'ARCHIPEL GUADELOUPÉEN.....	19
FIGURE 3. PLUVIOMÉTRIE MOYENNE ANNUELLE EN GUADELOUPE. LES ILES PROCHES DE MARIE GALANTE, DÉSIRADE ET DES SAINTES ONT ÉTÉ RASSEMBLÉES ARBITRAIREMENT. (SOURCE : MÉTÉO FRANCE).....	21
FIGURE 4. ÉVOLUTION DE LA PLUVIOMÉTRIE ANNUELLE AU RAIZET DE 1951 À 2009 (ÉCART À LA MOYENNE) EXPRIMÉ EN L/M ² (1 L/M ² = 1 MM). (SOURCE : MÉTÉO FRANCE).....	22
FIGURE 5. RAYONNEMENT GLOBAL (J.M ⁻²) MOYEN MESURÉE À LA STATION MÉTÉOROLOGIQUE DU RAIZET POUR LA PÉRIODE 2007 À 2009. (DONNÉES SOURCE : MÉTÉO FRANCE).....	23
FIGURE 6. PLUVIOMÉTRIE MENSUELLE (MM) À LA STATION DU RAIZET POUR LA PÉRIODE 2007 À 2009 ET MOYENNE SUR LA PÉRIODE 1971 À 2000. (DONNÉES SOURCE : MÉTÉO FRANCE).....	24
FIGURE 7. ÉTAGEMENT DES FORMATIONS VÉGÉTALES DE LA BASSE TERRE ET FONCTIONNEMENT DU SYSTÈME DE PLUVIOSITÉ OROGRAPHIQUE. D'APRÈS ROUSTEAU (1995) ET SASTRE ET BREUIL (2007).....	28
FIGURE 8. ORGANISATION DES FORMATIONS VÉGÉTALES DES ZONES HUMIDES CÔTIÈRES DE GUADELOUPE (D'APRÈS IMBERT ET AL., 1988).....	29
FIGURE 9. LISIÈRE FORÊT MARÉCAGEUSE – MANGROVE PROCHE DU CANAL PERIN. SOUCHES DE <i>P. OFFICINALIS</i> QUI N'ONT PAS RÉSIDÉ À L'AUGMENTATION DE LA SALINITÉ ENTOURÉES DE NOMBREUX PNEUMATOPHORES DE <i>LAGUNCULARIA RACEMOSA</i> . (PHOTOS : J. MIGEOT).....	32
FIGURE 10. LA FORÊT MARÉCAGEUSE À <i>P. OFFICINALIS</i> EN PÉRIODE D'INONDATION ET EN PÉRIODE SÈCHE. LA RÉGÉNÉRATION DENSE DE <i>P. OFFICINALIS</i> EST VISIBLE AUTOUR DES CUVETTES ASSÉCHÉES. (PHOTOS : J. MIGEOT).....	33
FIGURE 11. CHUTE MASSIVE DE FLEURS EN PÉRIODE INONDÉE ET DÉTAIL DES FLEURS DE <i>P. OFFICINALIS</i> . (PHOTOS : J. MIGEOT).....	33
FIGURE 12. DISSÉMINATION DES GRAINES DE <i>P. OFFICINALIS</i> PAR FLOTTAISON. LES FRUITS S'ACCUMULENT SUR LES BORDS DES CUVETTES PUIS GERMENT LORSQUE LE NIVEAU D'EAU BAISSÉ POUR FORMER DES BROSSES DE SEMIS TRÈS DENSES. (PHOTOS : J. MIGEOT).....	34
FIGURE 13. <i>COLOCASIA ESCULENTA</i> CULTIVÉ EN FORÊT MARÉCAGEUSE. (PHOTOS : J. MIGEOT).....	41
FIGURE 14. REPRÉSENTATION SPATIALE DES DIFFÉRENTS FACIÈS DE LA FORÊT MARÉCAGEUSE DE GOLCONDE (MIGEOT, 2005).....	68
FIGURE 15. REPRÉSENTATION SPATIALE DES STATIONS D'INVENTAIRE. LES PARCELLES DE MÊME COULEUR APPARTIENNENT À UNE MÊME STATION.	69
FIGURE 16. PROFILS TOPOGRAPHIQUES DES PARCELLES SELON LA DIAGONALE NORD-EST / SUD-OUEST (28 M), REPRÉSENTÉS AVEC LA MÊME ÉCHELLE POUR CHAQUE STATION. LE NIVEAU « 0 » REPRÉSENTE LA SURFACE DE LA NAPPE POUR CHACUNE DES PARCELLES (NIVEAU DE RÉFÉRENCE DU 14/10/2007, CF. FIGURE 17).....	84
FIGURE 17. ÉVOLUTION SUR 64 MOIS DU NIVEAU MOYEN DE LA SURFACE DE LA NAPPE MESURÉE DANS LES ANCIENS PIÉZOMÈTRES (AP) POUR LA PÉRIODE 2003-2007 (RELEVÉS MENSUELS) ET DANS CHAQUE STATION POUR LA PÉRIODE 2007-2009 (RELEVÉS TOUTS LES 14 JOURS). LA VALEUR « 0 » CORRESPOND AU NIVEAU MOYEN DE LA SURFACE DU SOL DE CHACUNE DES STATIONS.	86
FIGURE 18. ÉVOLUTION SUR 64 MOIS DE LA SALINITÉ MOYENNE (G.L ⁻¹) DE LA NAPPE À 20 ET 60 CM DE PROFONDEUR PAR RAPPORT À LA SURFACE DU SOL. LES MARQUEURS TRIANGULAIRES CORRESPONDENT AUX MESURES EFFECTUÉES DANS LES ANCIENS PIÉZOMÈTRES (AP) POUR LA PÉRIODE 2003-2007 (RELEVÉS MENSUELS) ALORS QUE LES MARQUEURS CIRCULAIRES CORRESPONDENT AUX MESURES EFFECTUÉES DANS CHAQUE STATION POUR LA PÉRIODE 2007-2009 (RELEVÉS TOUTS LES 14 JOURS). LES COULEURS INDIQUENT LE TYPE DE STATION DONT LES ANCIENS PIÉZOMÈTRES SONT LES PLUS PROCHE. LES POINTS NE SONT PAS RELIÉS LORSQUE DES DONNÉES SONT MANQUANTES.....	88

FIGURE 19. ÉVOLUTION DU NIVEAU MOYEN (CM) DE LA SURFACE DE LA NAPPE ET DE LA SALINITÉ (G.L ⁻¹) DE LA NAPPE MESURÉE À DIFFÉRENTES PROFONDEURS PAR RAPPORT À LA SURFACE DU SOL (SURFACE, 5 CM, 20 CM, 60 CM ET 100 CM) DANS CHAQUE STATION, POUR LA PÉRIODE 2007-2009 (RELEVÉS TOUTS LES 14 JOURS).....	90
FIGURE 20. ÉVOLUTION SUR 17 MOIS DU NIVEAU MOYEN DE LA NAPPE PAR RAPPORT AU SOL (CM), DE LA TEMPÉRATURE MOYENNE DE L'AIR ET DE LA NAPPE (°C) EN SURFACE, À 5 CM, 20 CM, 60 CM ET 100 CM DE PROFONDEUR POUR L'ENSEMBLE DES STATIONS. LA TEMPÉRATURE MOYENNE DE L'AIR A ÉTÉ CALCULÉE EN FAISANT LA MOYENNE DES TEMPÉRATURES HORAIRES MESURÉES À LA STATION MÉTÉOROLOGIQUE DU RAIZET PAR MÉTÉO FRANCE ENTRE DEUX MESURES DE TEMPÉRATURES DE NAPPE. LE NIVEAU DE LA NAPPE REPRÉSENTÉ EST UNE INDICATION DES FLUCTUATIONS RELATIVES DE SON NIVEAU CALCULÉE PAR LA MOYENNE DES SUIVIS DE CHAQUE STATION.	91
FIGURE 21. SURFACE TERRIÈRE (A) ET DENSITÉ DE TIGES (B) TOTALE, DE <i>P. OFFICINALIS</i> , DES AUTRES ESPÈCES D'ARBRES ET DES LIANES, POUR LES CINQ STATIONS ÉTUDIÉES. LES BARRES D'ERREURS INDIQUENT LES VALEURS EXTRÊMES. DANS UNE CATÉGORIE DONNÉE, LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUÉMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$	97
FIGURE 22. CONTRIBUTION DES TIGES MORTES À LA SURFACE TERRIÈRE (A) ET À LA DENSITÉ (B) TOTALE, DE <i>P. OFFICINALIS</i> , DES AUTRES ESPÈCES D'ARBRES ET DES LIANES, POUR LES CINQ STATIONS ÉTUDIÉES.....	98
FIGURE 23. DIAMÈTRE MOYEN (CM) DES TIGES VIVANTES ET MORTES DE <i>P. OFFICINALIS</i> DANS CHAQUE STATION. LES BARRES D'ERREURS INDIQUENT LES VALEURS EXTRÊMES. DANS UNE CATÉGORIE DONNÉE, LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUÉMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$	99
FIGURE 24. DISTRIBUTION DES TIGES DE <i>P. OFFICINALIS</i> (TIGES.HA ⁻¹) PAR CLASSES DE DIAMÈTRE POUR LES CINQ STATIONS.	100
FIGURE 25. DISTRIBUTION DES POURCENTAGES DE TIGES MORTES DE <i>P. OFFICINALIS</i> (%) PAR CLASSES DE DIAMÈTRE POUR LES CINQ STATIONS.	101
FIGURE 26. TAILLE (M) DE QUELQUES INDIVIDUS DE <i>P. OFFICINALIS</i> REPRÉSENTATIFS DE LA HAUTEUR DE LA VOÛTE DANS CHAQUE STATION. LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUÉMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$	102
FIGURE 27. DENSITÉ (TIGE.HA ⁻¹) DE <i>P. OFFICINALIS</i> EN FONCTION DE SA SURFACE TERRIÈRE (M ² .HA ⁻¹) POUR CHAQUE STATION. LES BARRES D'ERREUR REPRÉSENTENT LES VALEURS EXTRÊMES.	106
FIGURE 28. VARIATIONS ENTRE DEUX MESURES DU NIVEAU MOYEN DE LA NAPPE EN FONCTION DES VARIATIONS DES PRÉCIPITATIONS AU RAIZET (CM).	108
FIGURE 29. PRÉCIPITATIONS MENSUELLES (CM) AU RAIZET ET ÉVOLUTION DU NIVEAU MOYEN DE LA NAPPE POUR LA PÉRIODE 2007-2009 EN RELATION AVEC L'ÉVAPOTRANSPIRATION POTENTIELLE (MÉTHODE PENMAN) MENSUELLE MOYENNE (ETP) AU RAIZET (MÉTÉO FRANCE) ET L'ÉVOLUTION BAROMÉTRIQUE DU NIVEAU MARIN (ROUSTEAU ET LEBLOND, 2005).....	108
FIGURE 30. SCHÉMA DE SYNTHÈSE DES FACTEURS QUI INFLUENCENT LES VARIATIONS DU NIVEAU DE LA NAPPE DANS LA FORÊT MARÉCAGEUSE DE GOLCONDE.....	110
FIGURE 31. RELATION HAUTEUR / DIAMÈTRE POUR QUELQUES <i>P. OFFICINALIS</i> DE LA VOÛTE DES DIFFÉRENTES STATIONS. LA DROITE INDIQUE LA RELATION GÉNÉRALE SELON OLDEMAN (1974) : $H = 100 D$	112
FIGURE 32. ACCROISSEMENT DE LA SURFACE TERRIÈRE (M ² /HA) DANS LES CINQ STATIONS D'ÉTUDE ENTRE 2008 ET 2010, POUR L'ENSEMBLE DES ESPÈCES, POUR <i>P. OFFICINALIS</i> SEUL, ET POUR LES AUTRES ESPÈCES D'ARBRE. LES BOITES SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUÉMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL DE $P > 0,05$	152
FIGURE 33. ACCROISSEMENT RELATIF DE LA SURFACE TERRIÈRE (%) DANS LES CINQ STATIONS D'ÉTUDE ENTRE 2008 ET 2010, POUR L'ENSEMBLE DES ESPÈCES, POUR <i>P. OFFICINALIS</i> SEUL, ET POUR LES AUTRES ESPÈCES D'ARBRE. LES BOITES SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUÉMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$	153
FIGURE 34. TAUX DE MORTALITÉ ET DE RECRUTEMENT (%) DES TIGES DANS LES CINQ STATIONS D'ÉTUDE ENTRE 2008 ET 2010, POUR L'ENSEMBLE DES ESPÈCES, POUR <i>P. OFFICINALIS</i> SEUL, ET POUR LES AUTRES ESPÈCES D'ARBRE. LES HISTOGRAMMES SUIVIS PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUÉMENT DIFFÉRENTS AU SEUIL $P > 0,05$	154
FIGURE 35. DIAMÈTRE MOYEN DES TIGES MORTES ENTRE 2008 ET 2010 POUR L'ENSEMBLE DES ESPÈCES, POUR <i>P. OFFICINALIS</i> SEUL, ET POUR LES AUTRES ESPÈCES D'ARBRE. LES BARRES D'ERREURS INDIQUENT L'ERREUR STANDARD (SE). AU SEIN DE CHAQUE CATÉGORIE IL N'Y A PAS DE DIFFÉRENCES SIGNIFICATIVES ENTRE LES STATIONS ($P > 0,05$).	155

- FIGURE 36.** ÉVOLUTION RELATIVE DU NOMBRE DE TIGES (%) DANS LES STATIONS D'ÉTUDE ENTRE 2008 ET 2010 POUR L'ENSEMBLE DES ESPÈCES, POUR *P. OFFICINALIS* SEUL, ET POUR LES AUTRES ESPÈCES D'ARBRE. LES HISTOGRAMMES SUIVIS PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 156
- FIGURE 37.** ACCROISSEMENT CAMBIAL NET (MM/AN) ET RELATIF AU DIAMÈTRE (%/AN) DE *P. OFFICINALIS* DANS LES CINQ STATIONS D'ÉTUDE. LES BOITES SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 158
- FIGURE 38.** ACCROISSEMENT CAMBIAL NET (MM/AN) ET RELATIF AU DIAMÈTRE (%/AN) DES PRINCIPALES ESPÈCES DES STATIONS I, III, ET IV. LES BOITES SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$. (Po : *P. OFFICINALIS*, Sg : *SYMPHONIA GLOBULIFERA*, Sc : *STERCULIA CARIBAEA*, Cs : *COCCOLOBA SWARTZII*, Gs : *GUETTARDA SCABRA* ET Ci : *CHRYSOBALANUS ICACO*). 159
- FIGURE 39.** DISTRIBUTION DES ACCROISSEMENTS CAMBIAUX NETS (MM/AN) ET RELATIFS (%/AN) DE *P. OFFICINALIS*, EN FONCTION DES CLASSES DE DIAMÈTRE. LES BOITES SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 162
- FIGURE 40.** DISTRIBUTION DES ACCROISSEMENTS CAMBIAUX NETS (MM/AN) DE *P. OFFICINALIS* DANS DEUX CLASSES DE DIAMÈTRES (GROS ET PETITS) PAR STATION. LES BOITES SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 163
- FIGURE 41.** EFFECTIF 2010 (TIGE/HA), TAUX DE MORTALITÉ (%/AN), ACCROISSEMENT CAMBIAL NET MOYEN (MM/AN) ET ACCROISSEMENT CAMBIAL RELATIF MOYEN (%) DE *P. OFFICINALIS* EN FONCTION DES CLASSES DE DIAMÈTRE. LES BARRES D'ERREURS INDIQUENT 1 SE. 166
- FIGURE 42.** TAUX DE MORTALITÉ ANNUEL DE *P. OFFICINALIS* SELON LE DIAMÈTRE PRÉ-COMPTABLE (1 CM ET 10 CM) DANS CHAQUE STATION. 167
- FIGURE 43.** ACCROISSEMENT CAMBIAL (GAUCHE) ET ACCROISSEMENT CAMBIAL CUMULÉ (DROITE) NET (HAUT) ET RELATIF AU DIAMÈTRE (BAS) DE *P. OFFICINALIS* DANS LES STATIONS I, II, III ET V. LES VALEURS DU MOI D'AVRIL 2010 ONT ÉTÉ MESURÉES AU COURS DU RÉ-INVENTAIRE GLOBAL. 169
- FIGURE 44.** ACCROISSEMENT CAMBIAL (GAUCHE) ET ACCROISSEMENT CAMBIAL CUMULÉ (DROITE) NET (HAUT) ET RELATIF AU DIAMÈTRE (BAS) DE *P. OFFICINALIS* ET DE *S. GLOBULIFERA* DANS LA STATION III, ET DE *P. OFFICINALIS* SEUL DANS LES STATIONS I, II ET V. 171
- FIGURE 45.** ACCROISSEMENT CAMBIAL MOYEN NET DE *P. OFFICINALIS* (MM/AN) ET VARIATION DU NIVEAU DE LA NAPPE (CM) DANS CHAQUE STATION DE SUIVI (PLUS *S. GLOBULIFERA* POUR LA STATION III). 173
- FIGURE 46.** PRÉCIPITATIONS (MM/JR) ET ACCROISSEMENT CAMBIAL MOYEN NET DE *P. OFFICINALIS* ET *S. GLOBULIFERA* (MM/AN) DANS LA STATION III (RESP. N=9 ET N=4) ET DE *P. OFFICINALIS* DANS LES STATIONS I, II ET V (N=27). 175
- FIGURE 47.** ACCROISSEMENT CAMBIAL MOYEN NET DE *P. OFFICINALIS* ET DE *S. GLOBULIFERA* PENDANT LES TROIS PÉRIODES DE FORTE CROISSANCE (SAISON HUMIDE) RELEVÉES AU COURS DE L'ÉTUDE. LES BARRES D'HISTOGRAMME POSSÉDANT UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ POUR *P. OFFICINALIS* ET $P > 0,10$ POUR *S. GLOBULIFERA*. LES BARRES D'ERREUR REPRÉSENTENT 1 SE. 176
- FIGURE 48.** REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DE LA RDA. LES VARIABLES DÉPENDANTES (FLÈCHE EN POINTILLÉS) SONT REPRÉSENTÉES PROPORTIONNELLEMENT À LEUR VALEUR PROPRE. LES FLÈCHES BLEUES REPRÉSENTENT LES VARIABLES EXPLICATIVES. **L.** : PRODUCTION DE LITIÈRE SANS LE PETIT BOIS (**N.** : NETTE, **R.** : RELATIVE À LA SURFACE TERRIÈRE), **A.** : ACCROISSEMENT CAMBIAL (**N.** : NET, **R.** : RELATIF AU DIAMÈTRE), **Bois** : PRODUCTION DE PETIT BOIS, **M.** : MORTALITÉ, **R.** : RECRUTEMENT, **S.** : ACCROISSEMENT DE LA SURFACE TERRIÈRE ; **Po** : *P. OFFICINALIS* (**G** : GROS ET **P** : PETIT), **TOT** : TOUTES ESPÈCES CONFONDUES, **AUTRE** : TOUTES ESPÈCES SANS *P. OFFICINALIS*, **PM** : *PSITTACANTHUS MARTINICENSIS*. 192
- FIGURE 49.** SUIVI SAISONNIER DE LA PRODUCTION DE LITIÈRE (FEUILLES, FLEURS ET FRUITS) SUR UNE PÉRIODE DE 25 MOIS ET DE L'ACCROISSEMENT DU DIAMÈTRE DE *P. OFFICINALIS* SUR UNE PÉRIODE DE 29 MOIS, DANS LES STATIONS I ET II, III, V ET POUR LES QUATRE STATIONS RÉUNIES. 195
- FIGURE 50.** A) PHÉNOLOGIE FLORALE DE *P. OFFICINALIS* EXPRIMÉE EN KG/HA/JR DE FLEURS SÈCHES À PARTIR DE LA PRODUCTION MOYENNE (P) RÉCOLTÉE DANS LES 64 COLLECTEURS DE LITIÈRE SUR UNE PÉRIODE DE 25 MOIS ; B) ALTITUDE MAXIMALE DU SOLEIL ET C) DURÉE DU JOUR EN GUADELOUPE POUR LA PÉRIODE 2007-2009. (SOURCE : [HTTP://PTAFF.CA](http://PTAFF.CA)) 202
- FIGURE 51.** RELATION ENTRE LES MOYENNES ANNUELLES DE L'ABONDANCE NATURELLE FOLIAIRE ($\Delta^{15}\text{N}$) ET DE LA TENEUR TOTALE EN N FOLIAIRE DE *P. OFFICINALIS*, ET LES MOYENNES ANNUELLES DES ESPÈCES DE RÉFÉRENCE NON FIXATRICES DANS LES STATIONS II,

III ET V. LES BARRES D'ERREURS INDIQUENT 1 SE. PO : *PTEROCARPUS OFFICINALIS*, PF : *PISONIA FRAGRANS*, TC : *TABERNAEMONTANA CITRIFOLIA*, MS : *MYRCIA SPLENDENS* ET SG : *SYMPHONIA GLOBULIFERA* 208

FIGURE 52. VARIATIONS SAISONNIÈRES DU $\Delta^{15}\text{N}$ DE *P. OFFICINALIS* ET DES ESPÈCES NON FIXATRICES SUR UNE PÉRIODE DE 12 MOIS, ET DU NIVEAU DE NAPPE SUR UNE PÉRIODE DE 8 MOIS DANS LES STATIONS II, III ET V. LA COURBE NOIRE REPRÉSENTE LA VALEUR MOYENNE DES TROIS INDIVIDUS ; LEURS PROPRES VALEURS SONT INDIQUÉES PAR DES POINTS. 213

FIGURE 53. VARIATIONS TEMPORELLES DU POURCENTAGE D'AZOTE D'ORIGINE ATMOSPHÉRIQUE PAR RAPPORT À LA TENEUR TOTALE EN AZOTE DES FEUILLES (% NDFA) DE *P. OFFICINALIS* DANS LES STATIONS II ET III. CALCUL DU % NDFA À PARTIR DE $\Delta^{15}\text{N}_a = -2$ 215

FIGURE 54. ÉVOLUTION SUR 12 MOIS DU POURCENTAGE D'INDIVIDUS DE *P. OFFICINALIS* (N=36) APPARTENANT À LA CLASSE DE NODOSITÉ « >50 » ET DU NIVEAU MOYEN DE LA NAPPE SUR 8 MOIS DANS LES STATIONS I, II, III ET V. 216

Liste des Tableaux

TABLEAU 1. DENSITÉ APPARENTE (DA), HUMIDITÉ PONDÉRALE (Hp), HUMIDITÉ VOLUMIQUE (Hv) ET TAUX DE MATIÈRE ORGANIQUE (MO) DU SOL DES STATIONS À 10 ET 40 CM DE PROFONDEUR. LA DA EST EXPRIMÉE EN G.DM^{-3} ALORS QUE L'Hp, L'Hv ET MO SONT EXPRIMÉS EN POURCENTAGE. LES PRINCIPAUX RÉSULTATS DES ANOVA EFFECTUÉES SUR LES RANGS SONT INDIQUÉS EN BAS DE CHAQUE VARIABLE. DANS UNE COLONNE DONNÉE, LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 79

TABLEAU 2. SALINITÉ DE L'EAU INTERSTITIELLE DU SOL (G.L^{-1}) À DIFFÉRENTES PROFONDEURS. LES MESURES À 10 CM COMPRENNENT LES DONNÉES DE G. LORANGER POUR LES STATIONS II, III ET V. LES PRINCIPAUX RÉSULTATS DES ANOVA EFFECTUÉES SUR LES RANGS SONT INDIQUÉS EN BAS DE CHAQUE VARIABLE. DANS UNE COLONNE DONNÉE, LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 80

TABLEAU 3. MESURES ÉLECTROCHIMIQUES À 10 CM DE PROFONDEUR. POTENTIEL HYDROGÈNE (EAU ET KCL) EN SAISON SÈCHE POUR LES 5 STATIONS, PH (EAU) POUR LES DEUX SAISONS (DONNÉES G. LORANGER) DANS LES STATIONS II, III, V ET POTENTIEL REDOX (EH) EN SAISON SÈCHE (MV) POUR LES 5 STATIONS. LES PRINCIPAUX RÉSULTATS DES ANOVA EFFECTUÉES SUR LES RANGS SONT INDIQUÉS EN BAS DE CHAQUE VARIABLE. DANS UNE COLONNE DONNÉE, LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 81

TABLEAU 4. CAPACITÉ D'ÉCHANGE CATIONIQUE (CEC), SOMME DES CATIONS (SC), TAUX DE SATURATION SANS Na^+ (TS) ET CONCENTRATION DES CATIONS MAJEURS (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} ET Mg^{2+}) DES 20 PREMIERS CM DU SOL DES STATIONS D'ÉTUDE EXPRIMÉS EN MMOL.DM^{-3} . LES PRINCIPAUX RÉSULTATS DES ANOVA EFFECTUÉES SUR LES RANGS SONT INDIQUÉS EN BAS DE CHAQUE VARIABLE. DANS UNE COLONNE LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 82

TABLEAU 5. CONCENTRATIONS EN AZOTE TOTAL (N), CARBONE TOTAL (CTOT), CARBONE ORGANIQUE (CORG), EXPRIMÉ EN G.DM^{-3} , ET RAPPORT CARBONE AZOTE (C/N) DANS LES 20 PREMIERS CM DU SOL DES STATIONS D'ÉTUDE. LES PRINCIPAUX RÉSULTATS DES ANOVA EFFECTUÉES SUR LES RANGS SONT INDIQUÉS EN BAS DE CHAQUE VARIABLE. DANS UNE COLONNE DONNÉE, LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 83

TABLEAU 6. SALINITÉ MOYENNE (G.L^{-1}) SUR 24 MOIS DE LA NAPPE EN SURFACE, À 5 CM, 20 CM, 60 CM ET 100 CM DE PROFONDEUR POUR CHAQUE STATION. LES PRINCIPAUX RÉSULTATS DES ANOVA EFFECTUÉES SUR LES RANGS SONT INDIQUÉS EN BAS DE CHAQUE VARIABLE. DANS UNE COLONNE LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 87

TABLEAU 7. TEMPÉRATURE MOYENNE ($^{\circ}\text{C}$) DE L'AIR SUR 17 MOIS ET, POUR CHAQUE STATION, DE LA NAPPE : EN SURFACE, À 5 CM, 20 CM, 60 CM ET 100 CM DE PROFONDEUR PAR RAPPORT À LA SURFACE DU SOL. DANS UNE COLONNE DONNÉE, LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 92

TABLEAU 8. POTENTIEL HYDROGÈNE (PH) ET CONCENTRATIONS (MG.L^{-1}) DES CATIONS MAJEURS (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} ET Mg^{2+}) ET DU PHOSPHORE (P) DANS L'EAU DE NAPPE À 10 ET 60 CM DE PROFONDEUR DES STATIONS I, II ET III. LES PRINCIPAUX RÉSULTATS

DE L'ANOVA EFFECTUÉE SUR LES RANGS SONT INDIQUÉS EN BAS DE CHAQUE VARIABLE. DANS UNE COLONNE DONNÉE, LES VALEURS SUIVIES PAR UNE MÊME LETTRE NE SONT PAS STATISTIQUEMENT DIFFÉRENTES AU SEUIL $P > 0,05$ 93

TABLEAU 9. VALEURS POUR CHAQUE STATION DES TROIS VARIABLES AYANT ÉTÉ UTILISÉES POUR LA MISE EN PLACE DU DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL. LE NIVEAU D'INONDATION CORRESPOND À LA VALEUR MOYENNE SUR DEUX ANS DU NIVEAU DE LA NAPPE PAR RAPPORT AU SOL (CM). LA SALINITÉ CORRESPOND À LA VALEUR MOYENNE SUR DEUX ANS DE LA SALINITÉ DE LA NAPPE À 20 ET 60 CM DE PROFONDEUR ($G.L^{-1}$). LA TEXTURE DU SOL EST DONNÉE POUR 10 ET 40 CM DE PROFONDEUR (T : TOURBE ; A : ARGILE ; A-T : ARGILE TOURBEUSE).	94
TABLEAU 10. INDICES DE DIVERSITÉ, RICHESSE SPÉCIFIQUE ET SURFACE INVENTORIÉE POUR LES TIGES D'ARBRES ET DE LIANES (DBH ≥ 1 CM) DANS LES CINQ STATIONS ÉTUDIÉES.	103
TABLEAU 11. NOMBRE D'ESPÈCES (PTÉRIDOPHYTES ET SPERMAPHYTES) RECENSÉES POUR CHAQUE STATION ET POUR L'ENSEMBLE DE L'INVENTAIRE EN FONCTION DES TYPES BIOLOGIQUES. LES CONTRIBUTIONS (%) SONT INDIQUÉES ENTRE PARENTHÈSE.	104
TABLEAU 12. DIAMÈTRE MINIMAL DES ARBRES (<i>P. OFFICINALIS</i>) SITUÉS DANS LA VOÛTE ET HAUTEUR CORRESPONDANTE.	149
TABLEAU 13. COMPARAISON INTRA-STATIONNELLE ENTRE LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE <i>P. OFFICINALIS</i> (Po) ET CELLE DES AUTRES ESPÈCES D'ARBRE (AUTRE). M&W : TEST DE MANN ET WHITNEY ; χ^2 : TEST DU χ^2	157
TABLEAU 14. POURCENTAGE DE TIGES DE <i>P. OFFICINALIS</i> PAR CLASSE D'ACCROISSEMENT ANNUEL MOYEN DU DIAMÈTRE.	159
TABLEAU 15. PRINCIPAUX ÉLÉMENTS CARACTÉRISANT LA DYNAMIQUE DE <i>P. OFFICINALIS</i> DANS LES CINQ STATIONS D'ÉTUDE. LES VALEURS EXPRIMÉES EN % ONT ÉTÉ RELATIVISÉES PAR LES MESURES EFFECTUÉES EN 2008 (CF. CHAPITRE II). LES VALEURS ENTRE PARENTHÈSES INDIQUENT 1 SE (ERREUR STANDARD).	161
TABLEAU 16. COMPARAISON ENTRE LES ACCROISSEMENTS CAMBIAUX DES PETITS ET DES GROS DIAMÈTRES DE <i>P. OFFICINALIS</i> POUR CHAQUE STATION. LES ACCROISSEMENTS RELATIFS AUX DIAMÈTRES SONT INDIQUÉS ENTRE PARENTHÈSE.	163
TABLEAU 17. COMPARAISON ENTRE L'ACCROISSEMENT CAMBIAL MOYEN NET (MM/AN) DE LA PREMIÈRE ET DE LA DEUXIÈME ANNÉE DE SUIVI POUR <i>P. OFFICINALIS</i> (<i>P. O.</i>) ET <i>S. GLOBULIFERA</i> (<i>S. G.</i>), ET L'ACCROISSEMENT ANNUEL CALCULÉ À PARTIR DU RÉ-INVENTAIRE DES CLASSES DE DIAMÈTRES CORRESPONDANT AUX ARBRES ÉQUIPÉS DE RUBANS DENDROMÈTRES.	172
TABLEAU 18. CORRÉLATIONS (PEARSON) ENTRE LES PRINCIPALES VARIABLES MÉTÉOROLOGIQUES (CALCULÉES POUR CHAQUE PÉRIODE DE MESURE) ET L'ACCROISSEMENT CAMBIAL DE <i>P. OFFICINALIS</i> (<i>P.O.</i>) ET <i>S. GLOBULIFERA</i> (<i>S.G.</i>).	174

INTRODUCTION

Introduction

Les forêts tropicales font partie des écosystèmes les plus riches de la planète. Elles pourraient concentrer jusqu'à 90 % de l'ensemble des espèces terrestres (Burley, 2002). Un seul hectare de forêt tropicale humide peut contenir plus de 250 espèces d'arbres. Une parcelle de 25 hectares en Équateur, ou 52 hectares à Bornéo, peut rassembler plus de 1100 espèces d'arbre différentes (dbh>1cm), soit autant que pour la zone tempérée comprenant l'Europe, l'Amérique du Nord et l'Asie (Wright, 2002). Or, du fait des activités humaines, la sixième extinction de masse est en cours (May, 1999 ; Chapin et al., 2000) et les forêts tropicales font partie des écosystèmes les plus menacés (Morneau, 2007). Dans un contexte de changements globaux où les forêts tropicales humides sont au cœur de l'attention (rôle dans le cycle du carbone, biodiversité...), les stratégies de gestion à long-terme des forêts nécessitent une meilleure compréhension de leur fonctionnement (Clark and Clark, 1999 ; Madeleine-Antin, 2009).

La majorité des zones humides tropicales est occupée par des forêts marécageuses (Lugo et al., 1990). Selon la définition de l'UNESCO (1973) la caractéristique majeure de ces formations est de se développer sur un sol inondé en eau douce ou en eau saumâtre pendant au moins une partie de l'année. Elles sont en général plus pauvres en espèces arborées que la forêt ombrophile tropicale de terre ferme et possèdent de nombreux arbres à contreforts ou pneumatophores, la plupart dépassant 20 m de haut (UNESCO, 1973). Dans de nombreux milieux côtiers tropicaux, la forêt marécageuse se développe en amont de la mangrove et précède les formations des terres émergées (Ewel, 2010). La juxtaposition de ces deux écosystèmes forestiers inondés est présente dans les îles du Pacifique Ouest et de l'est de l'océan Indien, le long de la côte ouest de l'Inde, en Afrique équatoriale de l'ouest, le long des côtes de l'Amérique Centrale et de l'Amérique du Sud (Saenger, 2002), et dans certaines îles antillaises (Bacon, 1990).

Dans les Antilles, la forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis* constitue la principale formation végétale « climacique » en milieu côtier inondable peu salé (Alvarez-Lopez, 1990). Depuis le début de la période coloniale, les activités agricoles et les aménagements côtiers ont considérablement fait régresser cette forêt (Eusse et Aide, 1999). Pourtant, outre les ressources directes qui peuvent en être tirées (bois, crabes...), cette forêt côtière présente des intérêts non négligeables pour les populations humaines insulaires. Elle joue non seulement

un rôle de rempart face à la fureur de la mer (marée de tempête, tsunami), mais, par son rôle de bassin de décantation naturel, elle préserve également le milieu marin en limitant le transit des sédiments terrigènes en direction des herbiers sous-marins et des récifs coralliens. Les sédiments participent en effet à l'opacification des eaux côtières, limitant ainsi la capacité photosynthétique du phytoplancton, des Phanérogames marines et du corail, et altèrent par voie de conséquence le renouvellement des ressources halieutiques (Muller, 2006).

La conjonction entre les activités anthropiques (défrichements, élevage, agriculture, urbanisation) et certaines conséquences déjà observées et/ou attendues du changement climatique global (augmentation de la vitesse de la hausse du niveau marin, récurrence des événements météorologiques exceptionnels) est préoccupante pour le devenir des formations végétales côtières des Antilles (Maul, 1989 ; Parkinson et al., 1994 ; Snedaker, 1995 ; Stumpf et Haines, 1998). Dans les vastes plaines de Floride dépourvues de reliefs importants, Williams et al. (1999) ont observé un recul vers les terres des écosystèmes forestiers côtiers en fonction de la hausse récente du niveau marin. En ce sens, la forêt marécageuse paraît particulièrement menacée dans les îles où elle se trouve prise en étau entre l'expansion des formations halophytes accompagnant le relèvement de niveau marin, en aval, et les contraintes orographiques et anthropiques empêchant sa progression vers l'amont (Rivera-Ocasio et al., 2007). Si aucune mesure n'est prise, cette forêt semble vouée à une régression inéluctable. Il paraît donc crucial de bien connaître la biologie de son espèce structurante, *P. officinalis*, pour envisager des mesures conservatoires permettant non seulement de réduire la pression anthropique sur cette forêt, mais aussi de favoriser sa restauration (Eusse et Aide, 1999 ; Aide et Cubina, 2004), voire son expansion vers l'amont.

L'architecture de *P. officinalis* a été décrite par Lescure (1980) qui a souligné son importante capacité à réitérer et par Lewis (1988) qui a étudié ses contreforts et mis en évidence leur rôle adaptatif de maintiens du port dressé sur les sols marécageux instables. La symbiose fixatrice d'azote qu'il entretient avec la bactérie *Bradyrhizobium sp* a été décrite par Saur et al. (1998) puis a fait l'objet d'une thèse (Muller, 2006). La diversité des microorganismes symbiotiques de *P. officinalis* a été caractérisée par Ba et al. (2004) puis Saint Etienne et al. (2006) ont mis en évidence la présence d'une mycorhization par des champignons à arbuscules. Selon Fougny et al. (2006) les symbiontes (bactériens et mycorhiziens) de *P. officinalis* lui confère un avantage adaptatif à l'inondation. L'effet de la salinité sur *P. officinalis* a été abordé sous plusieurs aspects. Le long d'un gradient croissant de salinité en milieu naturel, Eusse et Aide (1999) ont mis en évidence une diminution de la production de litière fine et de fleurs, et

Rivera-Ocasio et al. (2007) une diminution de sa vitesse de croissance et une augmentation de sa mortalité. Medina et al. (2007) indiquent que *P. officinalis* concentre le sodium dans les rachis de ses feuilles, ce qui limite les dommages causés par le sel sur les tissus photosynthétiques du limbe. En conditions contrôlées, Dulormne et al. (2010) ont mis en évidence une toxicité du sel dès 10 g.L^{-1} sur les bactéries symbiotiques alors que la physiologie des plantules de *P. officinalis* n'est pas affectée par une telle salinité. L'importante capacité de résilience de l'écosystème suite à l'abandon de la culture traditionnelle du Taro (*Colocasia esculenta*) a été montrée par Imbert et al. (2004). Enfin, la génétique des populations de *P. officinalis* a été étudiée par Rivera-Ocasio et al. (2002) et Muller et al. (2006) qui ont tenté de retracer son histoire biogéographique.

P. officinalis est présent dans les forêts marécageuses tropicales du continent américain, en association avec plusieurs autres espèces qui partagent avec lui la suprématie de la strate arborescente. Dans les Antilles, *P. officinalis* constitue des peuplements monodominants. C'est en Guadeloupe qu'en subsistent les plus vastes étendues (2600 ha), essentiellement autour du lagon du Grand Cul-de-sac Marin (Bonhème et al., 1998). Beard (1944) a été le premier à décrire cette formation, suivi par Portecop et Crisan (1978), Lescure (1980) puis Imbert et al. (2000) pour la Guadeloupe, Alvarez-Lopez (1990) pour Porto Rico, et Bacon (1990) pour l'ensemble de la Caraïbe. Tous ces auteurs ont observé et décrit une importante variabilité spatiale dans la structure des peuplements. En dépit de l'omniprésence de *P. officinalis*, cette forêt recèle une assez grande richesse floristique dans son sous-bois : 178 espèces de Phanérogames et de Fougères ont été recensées en Guadeloupe, avec une moyenne de 22 espèces pour 400 m^2 (Imbert et al., 2000). Plusieurs espèces endémiques animales (oiseaux, insectes) et végétales (épiphytes) sont hébergées dans cette forêt, renforçant ainsi son caractère patrimonial (Imbert et al., 2000).

Malgré l'abondance et la diversité des études évoquées précédemment, plusieurs questions importantes concernant la croissance des peuplements à *P. officinalis* restent encore en suspens : Quelle est l'influence des facteurs climatiques et édaphiques (sachant que la part de la salinité est, elle, relativement bien documentée) sur les aspects végétatifs et reproductifs de la croissance ? Quelles relations y a-t-il entre les variations spatiales de la structure du couvert végétal et la croissance des arbres ? Y a-t-il une rythmicité (endogène et/ou environnementale) de la croissance et de la reproduction ? Quelle est la contribution de la symbiose bactérienne à la croissance de *P. officinalis* et à sa compétitivité face aux autres espèces ? L'objectif principal de ce travail a été de tenter de répondre à ces questions en

étudiant *in situ* l'influence des principales caractéristiques climatiques, édaphiques et biologiques de l'environnement de *P. officinalis* sur la croissance en diamètre, la production de litière et la phénologie de la reproduction de cette espèce. Un objectif secondaire a été d'étudier les variations spatio-temporelles de l'efficacité de la symbiose *P. officinalis* / *Bradirhizobium* en conditions naturelles, afin de préciser l'avantage adaptatif de cette association. Outre son intérêt pour la gestion conservatoire de la forêt marécageuse des Antilles, cette étude s'inscrit également dans les thématiques plus générales de la croissance et de la phénologie des arbres tropicaux. Pour atteindre ces objectifs, un dispositif expérimental constitué de 16 parcelles d'études a été mis en place dans un massif de forêt marécageuse d'une centaine d'hectares. Ces parcelles viennent compléter le réseau local de parcelles permanentes intégrant déjà la mangrove, la forêt sèche et la forêt de montagne.

Ce mémoire est organisé en quatre chapitres. Le premier chapitre présente le contexte scientifique et environnemental (physique, humain et végétal) de l'étude. Le second chapitre est consacré au dispositif expérimental général et à la caractérisation des conditions mésologiques (sol, eau, végétation) des stations d'étude. Le troisième chapitre s'intéresse à la production de litière et à la croissance en diamètre de *P. officinalis* qui sont confrontées aux résultats obtenus au chapitre précédant. Enfin, le chapitre IV présente la synthèse, les conclusions de ce travail ainsi que les perspectives de recherches.

CHAPITRE I :
CONTEXTE DE L'ÉTUDE

CHAPITRE I : CONTEXTE DE L'ÉTUDE

*Ce chapitre présente dans un premier temps le contexte scientifique et institutionnel de ce travail (§ 1.1.) puis le cadre physique du milieu naturel dans lequel cette étude a été menée (§ 1.2. : situation géographique, climat, sol, hydrologie). Nous nous intéressons ensuite à la végétation de la Guadeloupe, plus particulièrement à la forêt marécageuse à *P. officinalis* (§ 1.3.). Les impacts des activités anthropiques sont abordés (§ 1.4.) avant de présenter, sous la forme d'une publication acceptée dans « Aquatic Botany », une typologie écologique du massif forestier qui a servi de site d'étude (§ 1.5.).*

1 CADRE INSTITUTIONNEL ET CONTEXTE OPÉRATIONNEL

Ce travail a été réalisé au sein de l'équipe de recherche DYNECAR (EA 926) basée à l'Université des Antilles et de la Guyane, à Pointe à Pitre (Guadeloupe). L'équipe travaille sur la dynamique des écosystèmes caraïbes (marins et terrestres) et sur la biologie des espèces qui leur sont inféodées. Le laboratoire de biologie végétale de l'Université, où sont installés les « végétalistes » de l'équipe, s'intéresse depuis de nombreuses années aux milieux humides et en particulier à la forêt marécageuse à *P. officinalis* (Portecop et Crisan, 1978 ; Saur et al., 1998 ; Bonhème et al., 1998 ; Imbert et al., 2000 ; Saur et Imbert, 2003 ; Dulormne et al., 2010). Plusieurs stages de licence et maîtrise ainsi que deux stages de DESS (Bonhème, 1997 ; Dolidon, 2004) et un stage de DEA (Migeot, 2005) ont été effectués sur ce sujet. Le travail de thèse s'inscrit dans la continuité du stage de DEA en poursuivant les recherches entreprises sur le massif forestier de Golconde. La publication présentée à la fin de ce chapitre est principalement issue du travail de terrain effectué en 2005. Des mesures et traitements de données complémentaires, ainsi que la rédaction de l'article, ont été réalisés au cours de la thèse.

La bourse d'étude a été financée à parts égales pendant trois ans (mai 2007-juin 2010) par le Parc National de la Guadeloupe (PNG) et la Direction Régionale de l'Environnement de la Guadeloupe (DIREN-G). Ces deux organismes étaient intéressés par une meilleure connaissance de la biodiversité et du fonctionnement de la forêt marécageuse pour en améliorer la gestion. L'intérêt du PNG était particulièrement motivé par le fait que les expérimentations ont été effectuées dans l'ancienne Réserve Naturelle du Grand Cul-de-sac Marin ayant aujourd'hui le statut de « cœur de parc » ; plusieurs agents du Parc m'ont assisté

dans la mise en place et le suivi du dispositif expérimental. Pour la DIREN-G, le projet entre dans le cadre des Orientations Régionales de Gestion et de conservation de la Faune sauvage et de ses Habitats (ORGFH) pour les zones humides ; ce projet constitue également une des actions prioritaires du Plan d'Action Régional pour la Biodiversité en Guadeloupe qui coordonne tous les organismes qui ont pour mission la préservation et la conservation du patrimoine naturel.

La thèse a commencé en mai 2007 dès l'octroi des financements nécessaires. Le mémoire a été remis au jury en octobre 2010. Le déroulement des principales activités de ce travail est présenté sous forme de chronogramme dans la Figure 1.

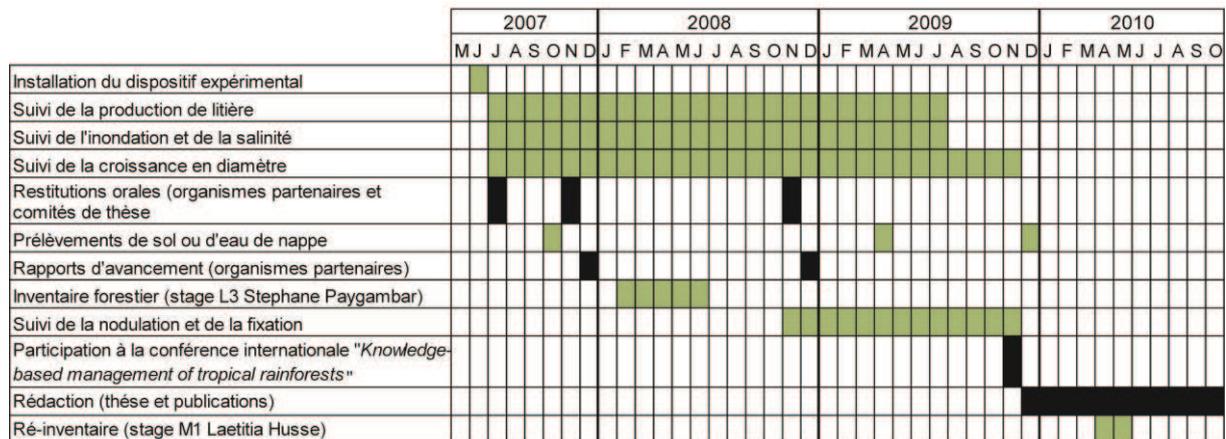


Figure 1. Chronogramme du déroulement des principales activités de la thèse.

2 MILIEU PHYSIQUE

2.1 SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET GÉOMORPHOLOGIE

La Guadeloupe est un archipel situé au milieu de l'arc des Petites Antilles, par 61° de longitude ouest et 16° de latitude nord, entre l'Atlantique tropical et la Mer des Caraïbes. Sa superficie est de 1780 km² (Figure 2 a et b). L'archipel guadeloupéen se compose notamment de deux îles principales séparées par un étroit chenal appelé Rivière salée. D'un côté la Basse-Terre, une île volcanique montagneuse qui culmine à 1467 m au sommet du volcan de la Soufrière, et de l'autre la Grande-Terre, une île calcaire sans grand relief (Figure 2b). À proximité, sont situées la grande île de Marie-Galante, la Désirade, et les Saintes (Figure 2a).

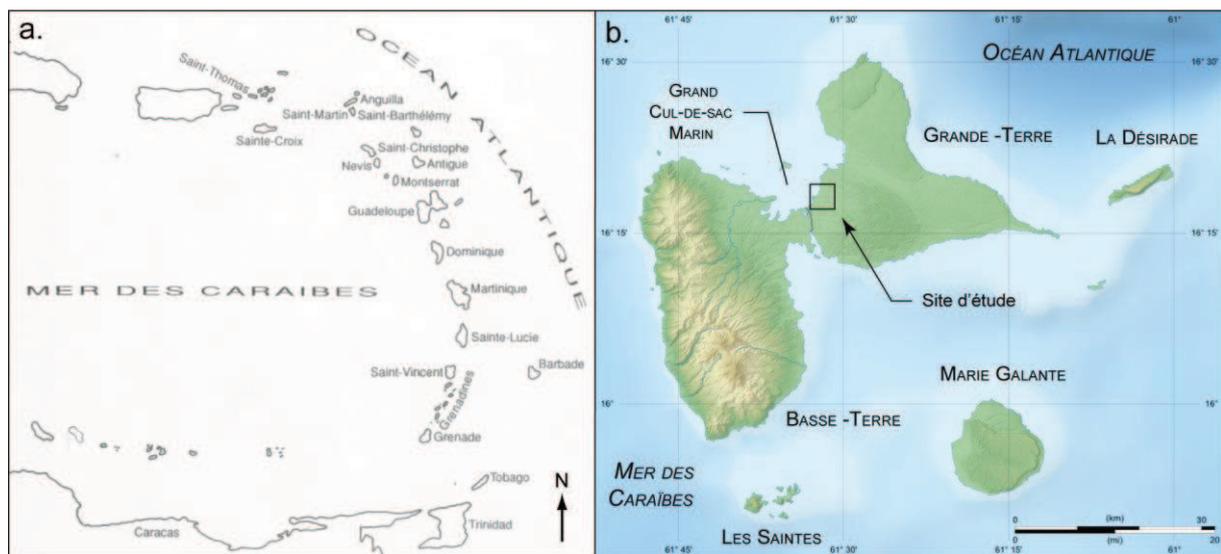


Figure 2. a. Arc des Petites Antilles (d'après Fournet et Hammerton, 1991). b. Localisation du site d'étude au sein de l'archipel guadeloupéen.

La morphologie de la Grande-Terre peut être interprétée comme un ensemble de reliefs calcaires fracturés, légèrement basculés d'est en ouest. A l'est de l'île, des falaises relativement élevées (40 à 80 m) surplombent l'Atlantique, tandis que la partie occidentale de l'île s'enfonce en pente douce sous le lagon du Grand Cul-de-sac Marin. Certains de ces reliefs (au nord et à l'est) sont des plateaux relativement uniformes, d'autres (au sud-ouest) sont au contraire profondément disséqués par l'érosion fluviale. Ce dernier ensemble géomorphologique constitue un « karst chenillé », caractéristique de la région des Grands Fonds ; il apparaît aussi, sporadiquement, en bordure de différents plateaux (Rousteau, 1995).

Le site d'étude est localisé dans la plaine côtière des Abymes, au sud-ouest de la Grande-Terre, entre le massif karstique des Grands Fonds et le lagon du Grand Cul-de-sac Marin (Figure 2b).

2.2 CONTEXTE CLIMATIQUE

2.2.1 CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DU CLIMAT DES ANTILLES

Dans les Antilles, les conditions climatiques sont directement influencées par les positions respectives de l'anticyclone des Açores, qui dirige l'alizé d'est à nord-est, et de la Zone de Convergence Intertropicale (ZIC). Le déplacement de la ZIC de part et d'autre de l'équateur est conditionné par l'activité de deux cellules anticycloniques générant des courants

d'intensité variable selon la période de l'année : l'anticyclone des Açores, dans l'hémisphère nord, et l'anticyclone de St. Helene, dans l'hémisphère sud. Lorsque cette zone dépressionnaire est au plus proche des îles, les précipitations sont plus fréquentes et plus intenses. Les petites Antilles sont ainsi soumises à un climat de type tropical océanique : humide et chaud, mais tempéré par les alizés. Certaines années, la présence dans le Pacifique d'un épisode « El Niño » peut perturber ce fonctionnement. Ce phénomène a en général pour effet de diminuer le volume des précipitations et d'augmenter la température moyenne dans les Petites Antilles (Météo France, 2010).

2.2.2 LE CLIMAT EN GUADELOUPE

En Guadeloupe, deux principales saisons sont remarquables : une saison sèche, appelée localement « carême » car elle survient avant Pâques, et une saison humide appelée localement « hivernage » caractérisée par des pluies fréquentes et intenses. « Carême » et « hivernage » sont séparés par deux intersaisons, plus ou moins marquées, d'environ deux mois chacune. La saison sèche s'étend généralement de février à avril. Au cours de cette période, les vents ont généralement une orientation nord/nord-est ce qui entraîne des conditions plus fraîches et moins humides. Cependant, même pendant la saison sèche, les vents peuvent passagèrement reprendre une direction est et entraîner des précipitations significatives (Cabaussel, 1982). Après l'intersaison dite « des alizés », la saison humide s'étend de juillet à novembre. La couche humide de l'alizé s'épaissit avec l'approche de la ZIC qui est au plus près de la Guadeloupe aux mois de septembre et octobre. La proximité de la ZIC apporte une convection intense et donc de fortes précipitations. Au cours de cette période des phénomènes à grande échelle (cyclones, lignes de grains), ou à échelle locale (convection diurne favorisant le développement de nuages vecteurs d'averses souvent violentes et orageuses), provoquent parfois de terribles intempéries, sources d'inondations catastrophiques ou de coups de vent tout aussi dévastateurs (Cabaussel., 1982, ; Pagney Benito-Espinal et Benito-Espinal, 1991).

Certains éléments du climat de la Guadeloupe, comme la pluviosité, présentent de grandes variations dans l'espace et dans le temps imposée par la morphologie des îles et par l'échelle et la fréquence des perturbations atmosphériques. Cette variabilité constitue la principale particularité du climat de cet archipel.

Pluviosité

La pluviosité est la composante climatique la plus variable à l'échelle de l'île (Figure 3). Corre (1981) met en évidence pas moins de sept régimes de pluviosité différents régis principalement par le relief qui induit localement l'ascendance des masses d'air chaud et humide apportées par les alizés (Figure 7). L'est de la Grande Terre reçoit ainsi en moyenne dix fois moins de pluie (1000 mm) que les hauts sommets de la Basse Terre (10000 mm). La station climatologique du Raizet, à environ 3km au sud du site d'étude, reçoit en moyenne 1800 mm de précipitations par an.

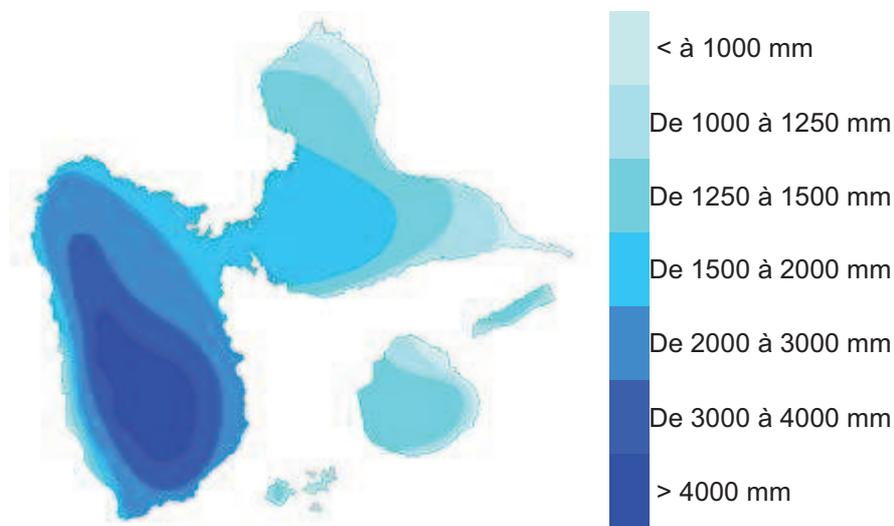


Figure 3. Pluviométrie moyenne annuelle en Guadeloupe. Les îles proches de Marie Galante, Désirade et des Saintes ont été rassemblées arbitrairement. (Source : Météo France)

La régularité relative des cycles saisonniers contraste avec les importantes variations interannuelles des précipitations (Figure 4). La principale conséquence de ces fluctuations est la succession d'années « humides », ou « sèches », la saison sèche pouvant certaines années s'étendre sur tout le premier semestre. On notera que sur les diagrammes établis à partir de données mensuelles moyennes (ex. Figure 6), certaines périodes sèches peuvent être masquées par de courts mais intenses épisodes pluvieux. Les pluies exceptionnelles qui accompagnent les fortes dépressions cycloniques peuvent apporter en quelques heures la totalité des précipitations moyennes du mois.

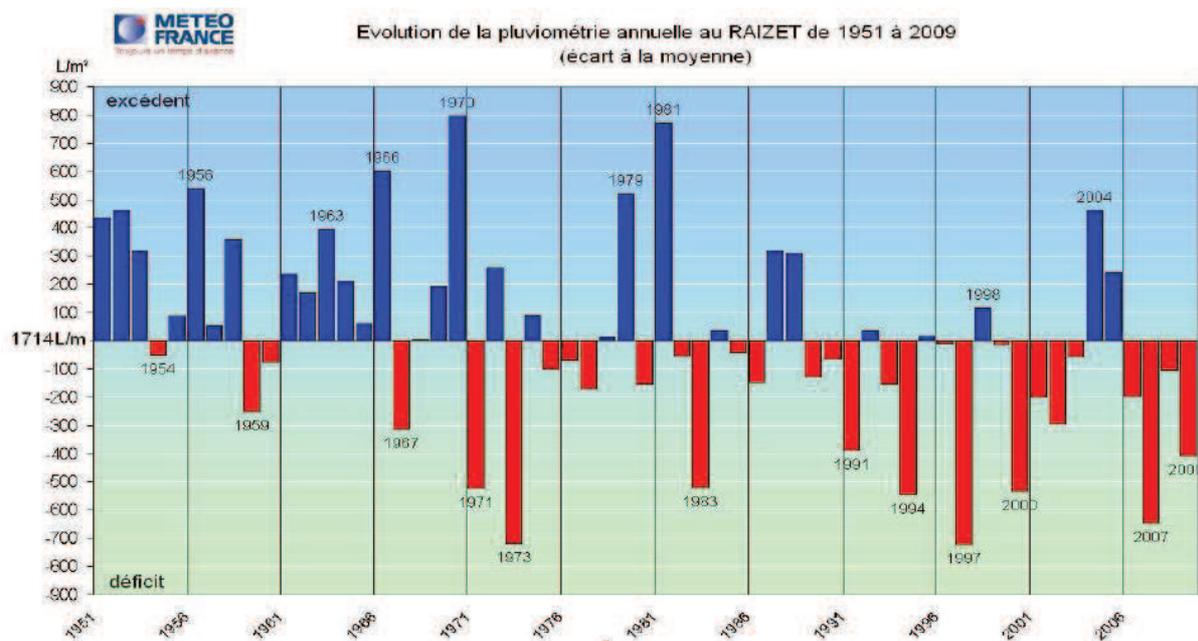


Figure 4. Évolution de la pluviométrie annuelle au Raizet de 1951 à 2009 (écart à la moyenne) exprimé en L/m² (1 L/m² = 1 mm). (Source : Météo France)

Humidité et température de l'air

L'humidité relative et la température moyenne évoluent peu au cours de l'année. La température moyenne annuelle est de 26°C (moyenne au Raizet 1951-2009, Météo France). L'écart entre la température moyenne des mois de janvier (le plus frais) et d'août (le plus chaud) est de 3 à 4 degrés, ce qui reste bien inférieur à l'amplitude moyenne des variations journalières (environ 9°C). L'humidité relative de l'air reste en moyenne supérieure à 80%. Ces deux paramètres atteignent des valeurs minimales pendant la période sèche (carême) et maximales pendant la période humide (l'hivernage).

Vent

Les vents dominants sont de secteur est à nord-est. Pendant la saison sèche, ils soufflent en quasi-permanence avec une vitesse de l'ordre de 30 à 50 km/h. Pendant la période humide ils sont moins réguliers, plus faibles et orientés d'avantage est à sud-est. Lors du passage des perturbations cycloniques les rafales peuvent être beaucoup plus conséquentes. Selon l'échelle de Saffir-Simpson, un ouragan de catégorie 4 (comme Hugo en 1989) est caractérisé par des vents soutenus d'une vitesse maximale comprise entre 210 et 250 km/h. Au cours de tels événements la conjonction des effets du vent, de la pluie, de la marée (ou onde) de tempête et de la houle cyclonique a des effets dévastateurs sur la végétation, particulièrement sur les

formations côtières inondables qui sont directement exposées aux éléments déchaînés (Bouchon et al., 1991).

Pression atmosphérique

La pression atmosphérique est relativement constante, autour de 1013 hPa en moyenne annuelle. Elle est généralement plus haute les premiers mois de l'année, pendant la période sèche, et plus basse en période humide. De très basses pressions (jusqu'à 920 hPa) sont observables lors du passage des cyclones.

Insolation et rayonnement

La période sèche est la période la plus ensoleillée avec en moyenne seulement 5 journées d'insolation nulle (ciel couvert toute la journée, sans aucune éclaircie) (Cabaussel, 1982). À cette latitude le soleil atteint deux fois la position zénithale, au début du mois de mai et au début du mois d'août, et ne s'incline pas à moins de 50° au dessus de l'horizon lors du solstice d'hiver. Le rayonnement solaire mesuré à la station du Raizet reflète les changements de déclinaison du soleil en présentant un large pic du mois de mai au mois d'août et un creux entre le mois d'octobre et le mois de février (Figure 5). Le rayonnement mesuré autour du second passage zénithal est légèrement inférieur à celui du premier en raison de la grande nébulosité caractéristique de la saison humide qui absorbe une partie du rayonnement. Autour du solstice d'hiver le rayonnement solaire est 30% inférieur à celui du mois de mai qui reçoit le rayonnement le plus important.

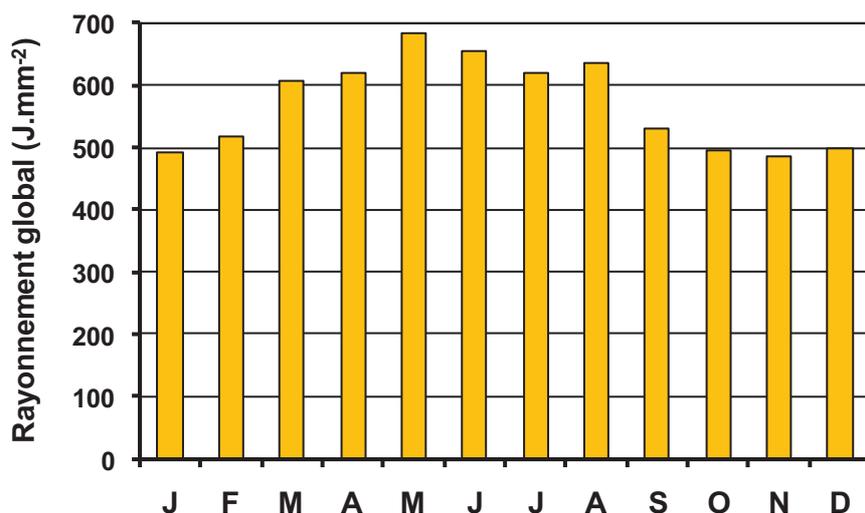


Figure 5. Rayonnement global (J.m⁻²) moyen mesuré à la station météorologique du Raizet pour la période 2007 à 2009. (Données source : Météo France)

2.2.3 PRÉCIPITATIONS ET ÉVÉNEMENTS CLIMATIQUES MARQUANTS DE LA PÉRIODE D'ÉTUDE

Au cours de la période d'étude (2007-2009), les précipitations mensuelles enregistrées à proximité du site d'étude sont restées globalement déficitaires par rapport aux normales 1971-2000 (Figure 4). En 2007 la saison sèche a été très marquée de janvier à juillet (Figure 6). Les mois d'août 2008 et 2009 ainsi que les mois de novembre 2007 et 2008 ont été exceptionnellement déficitaires (< 100 mm). Le 17 Août 2007, le cyclone Dean a traversé les Petites Antilles au nord de la Martinique. La station météorologique du Raizet a enregistré des vents maxima de 97,2 km/h accompagnés de fortes précipitations. Le 16 octobre 2008 le cyclone Omar est passé au large de la Guadeloupe générant des vents maxima 75,6 km/h. En 2009, un phénomène « El Niño » était présent dans l'océan Pacifique. Comme c'est souvent le cas lors de sa présence, l'année 2009 a été relativement chaude avec des précipitations atypiques : la première moitié de l'année a été relativement arrosée alors que les précipitations d'hivernage ont été nettement déficitaires (Figure 6).

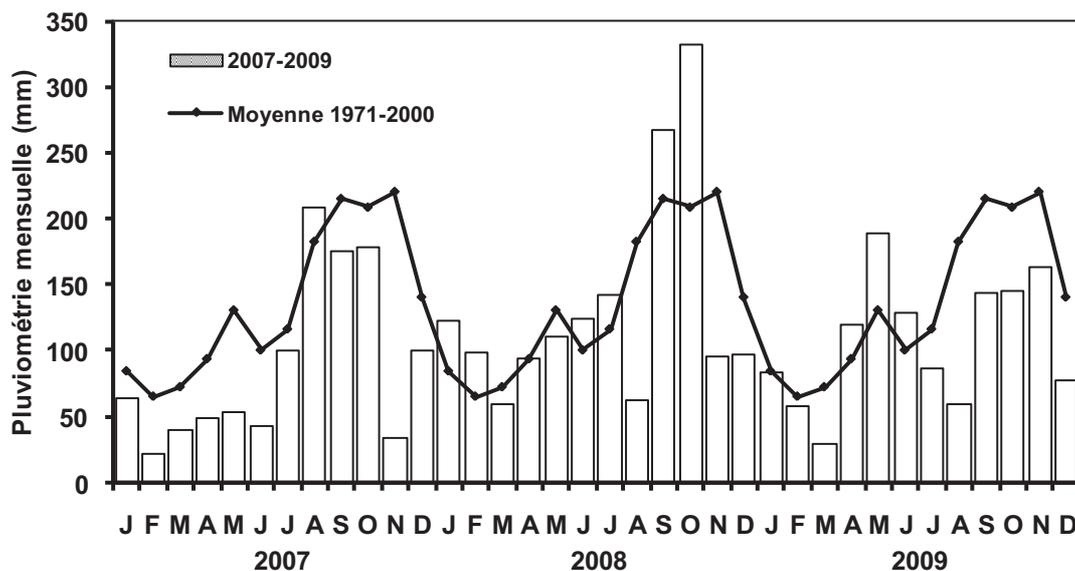


Figure 6. Pluviométrie mensuelle (mm) à la station du Raizet pour la période 2007 à 2009 et moyenne sur la période 1971 à 2000. (Données source : Météo France)

2.3 SOLS ET HYDROLOGIE

2.3.1 SOLS

L'existence d'un socle sédimentaire calcaire en Grande Terre et d'une roche mère volcanique en Basse Terre, tous deux altérés par différents régimes pluviométriques, est à l'origine de la grande diversité des sols de Guadeloupe. Sur les formations volcaniques anciennes de la Basse Terre, se trouvent des sols ferralitiques (oxisols) friables dans les régions bien arrosées, et des sols ferralitiques compacts, des vertisols ou des sols vertiques, dans les régions plus sèches. Sur les formations volcaniques récentes, il existe des sols à allophanes (andosols) dans les régions les plus arrosées, des sols brun rouille à hallosite (mollisols) et des sols à tendance ferralitique et vertique dans les zones les moins humides. Sur les calcaires coralliens de la Grande Terre, ce sont des vertisols dans les zones d'accumulation et les dépressions et des sols rendziniformes sur les pentes des collines. Quelques sols ferralitiques compacts se rencontrent dans la plaine des Abymes en relation avec un sous-sol volcanique ancien (Colmet-Daage, 1982).

Le site d'étude est localisé à une triple interface pédologique. En amont : sols ferralitiques compacts dérivés de formations volcaniques anciennes, au sud, et vertisols dérivés de formations coralliennes, au nord et à l'est ; en aval : tourbes et sols alluvionnaires hydromorphes.

2.3.2 HYDROLOGIE

2.3.2.1 RÉSEAU HYDROGRAPHIQUE ET BASSIN VERSANT

Le caractère insulaire de la Guadeloupe se traduit, du point de vue hydrographique par l'absence de cours d'eau importants, hormis la Grande Rivière à Goyave. En Basse Terre se trouvent de nombreux cours d'eau permanents qui subissent l'étiage de la saison sèche.

En Grande Terre il n'existe pas de rivière au sens propre du terme. En plus des écoulements diffus, deux types d'écoulements de surface y sont observables : les canaux et les « ravines ». Les « ravines » sont des cours d'eau à écoulement temporaire qui permettent l'évacuation des eaux de ruissellement lors des fortes précipitations d'hivernage. Le plus souvent, ces ravines aboutissent sur une zone marécageuse. Les canaux, dont certains ont une origine uniquement anthropique, sont souvent liés à l'existence d'un écoulement naturel préexistant dont la partie aval a été aménagée. Ils ont été très utilisés par le passé (cf. § I-3) mais sont aujourd'hui pour la plupart abandonnés et obstrués par la mangrove. Ils permettent l'évacuation de l'eau douce, mais entraînent aussi la remontée des eaux salées dans les terres (« coin salé ») ce qui modifie

considérablement la composition floristique environnante. En s'infiltrant dans le sol, les eaux de ruissellement alimentent un réseau karstique et sont évacuées par l'intermédiaire de résurgences, principalement dans la zone côtière.

Le site d'étude reçoit ainsi les écoulements superficiels et karstiques d'un bassin versant d'une superficie d'environ 15 km² (Rousteau et Leblond, 2005). Deux canaux délimitent le site, le Canal Perrin au nord et le Canal de Belle-Plaine au sud, et de nombreuses résurgences karstiques sont observables.

2.3.2.2 INFLUENCE DE LA MER SUR LE NIVEAU D'INONDATION

Les milieux inondables côtiers ont un niveau topographique souvent proche du niveau moyen de la mer. En période de forte élévation du niveau marin, la nappe salée pénètre en amont en soulevant la nappe d'eau douce approvisionnée par le bassin versant. Les variations du niveau marin jouent ainsi un rôle notable sur le niveau d'inondation du site. L'effet des marées quotidiennes n'est le plus souvent significatif qu'en bordure de mer et dans les canaux car l'amplitude moyenne est d'environ 35 cm ce qui est assez faible. Lorsqu'elle est à son maximum, autour de 60 cm, la marée peut se propager au-dessus de la surface du sol vers l'intérieur des terres, notamment grâce aux canaux. L'onde de marée se propage également dans les sols à des vitesses différentes suivant sa perméabilité et sur des distances relativement courtes compte tenu de la durée de la période du phénomène. (Rousteau et Leblond, 2005 ; Herteman, 2010).

Le niveau marin moyen, indépendamment des ondes de marées, est soumis à des fluctuations de période annuelles. Ces fluctuations ont une origine météorologique et dépendent de la pression atmosphérique moyenne (Imbert, 1985). Quand la pression atmosphérique est élevée, le niveau marin moyen est bas ; quand la pression atmosphérique est basse, le niveau marin s'élève. Les hautes pressions règnent durant la période sèche (janvier à avril), les basses pendant la période humide (juin à novembre). Les amplitudes n'atteignent que 15 à 17 cm mais le phénomène est suffisamment lent pour que l'élévation du niveau se propage dans le sol (Rousteau et Leblond, 2005).

Le maximum du niveau marin intervient quand les plus fortes marées d'origine astrales (lors des nouvelles lunes ou des pleines lunes) se conjuguent aux basses pressions atmosphériques (Imbert, 1985). Compte-tenu de l'importante variabilité interannuelle de la pluviosité, il arrive qu'une élévation importante du niveau marin précède le retour des précipitations. Ce

phénomène entraîne alors un épisode de sur-salure par intrusion d'eau marine principalement à partir des canaux.

3 FORMATIONS VÉGÉTALES DE LA GUADELOUPE

3.1 LES FORMATIONS VÉGÉTALES DE TERRE FERME

De par ses divers régimes pluviométriques, son relief et ses divers types de sols, la végétation de la Guadeloupe est très diversifiée et cela tant en nombre d'espèces qu'en groupements écologiques. En Basse-Terre les unités écologiques sont réparties principalement en fonction de l'altitude, car plus on s'approche du sommet et plus la pluviométrie est importante. Un deuxième effet important est celui de l'exposition aux vents dominants. Le versant « au vent », orienté à l'est, reçoit l'air chaud et humide apporté par les alizés. Les masses d'air rencontrent le relief qui crée un courant ascendant. L'air chargé d'humidité se refroidit en prenant de l'altitude ce qui provoque d'importantes précipitations. Il redescend ensuite sur le versant « sous le vent », la côte ouest, en se réchauffant ce qui entraîne moins de précipitations par effet de foehn. La limite altitudinale d'une même unité écologique se trouvera ainsi plus haute côté sous le vent. On constate en plus l'existence d'une zone très sèche en pied de versant. Portecop (1982) puis Rousteau (1995) dénombrent ainsi sur la Basse Terres quatre étages principaux de végétation (Figure 7). L'étage altimontain, très riche en taxons endémiques, entre les hauts sommets et 610 m d'altitude en côte au vent, et 910 m en côte sous le vent. Il est constitué par de bas fourrés (ou « savanes d'altitudes ») sur les sommets qui se transforment en forêt altimontaine au fur et à mesure que l'altitude diminue. Vient ensuite l'étage des forêts ombrophiles montagnardes, puis submontagnardes, jusqu'à 100 m d'altitude en côte au vent et 500 m en côte sous le vent. Il est constitué par une forêt dense humide d'aspect très hétérogène avec de grands arbres, des lianes et de très nombreuses épiphytes. Puis l'étage des forêts sempervirentes saisonnières qui va jusqu'à la mer en côte au vent et jusqu'à 250 m d'altitude en côte sous le vent. La végétation naturelle correspondant à cet étage a totalement disparu en côte au vent, remplacée par des cultures (banane, canne à sucre et cultures vivrières) et des habitations, alors qu'elle subsiste un peu en côte sous le vent. Enfin, la côte sous le vent présente la particularité d'avoir une forêt semi-décidue parfois très sèche, de 250 m d'altitude jusqu'à la mer (Rousteau, 1995).

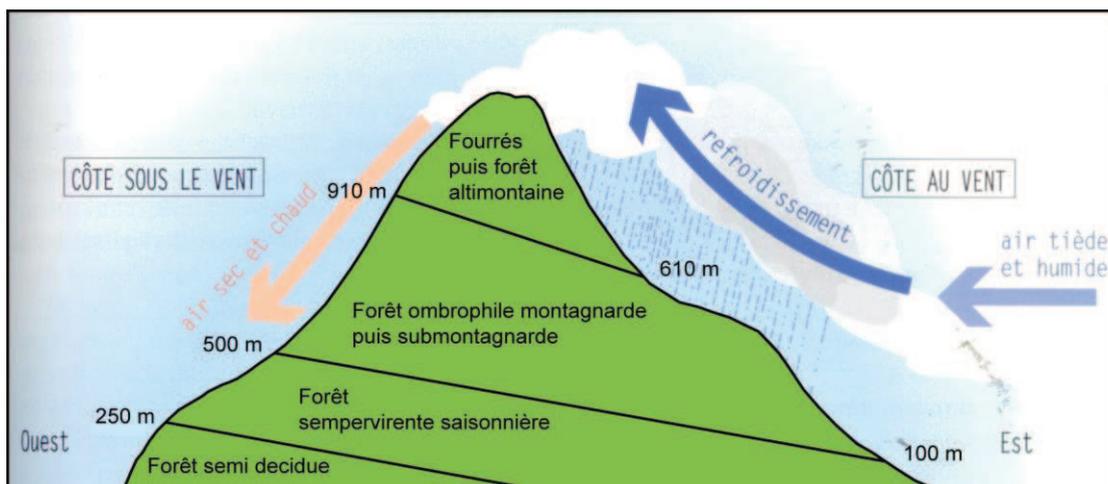


Figure 7. Étagement des formations végétales de la basse terre et fonctionnement du système de pluviosité orographique. D’après Rousteau (1995) et Sastre et Breuil (2007).

La végétation naturelle de la Grande-Terre consiste en différentes variantes de l’étage des forêts semi-décidues sur terrain calcaire, selon la pluviométrie et la profondeur du sol. Autrefois constituée de grands arbres, la forêt sèche « primaire » a totalement disparu de la Grande-Terre pour ne subsister le plus souvent que sous forme de forêts secondaires basses, très dégradées. Elle a été remplacée par des zones urbanisées, quelques cultures vivrières et surtout par des champs de canne à sucre (Imbert et Portecop, 2008). La végétation littorale des cordons sableux est représentée par des espèces adaptées au milieu sec et salin. Enfin, sur les portions du littoral abritées de la houle, se développent des formations végétales spécifiques aux zones humides.

3.2 LES FORMATIONS VÉGÉTALES DES ZONES HUMIDES.

Avec une superficie de 7500 ha (Imbert et al., 1988) les zones humides représentent un peu plus de 4 % du territoire guadeloupéen. Bien qu’il existe des milieux humides très localisés à l’intérieure des terres, la majeure partie se situe dans la ceinture côtière, principalement sur le pourtour du Grand et du Petit Cul-de-sac Marin. Les formations végétales s’organisent selon les gradients amont-aval de salinité et d’inondation. En partant de la mer vers l’intérieur des terres, on rencontre d’abord la mangrove qui occupe le domaine salé. Elle est suivie par la forêt marécageuse, en eau douce à saumâtre, puis par des prairies humides pâturées. Dans certains endroits, des marais à Cypéracées s’intercalent entre la mangrove et la forêt marécageuse, La mangrove peut aussi être directement suivie par les prairies humides pâturées (Figure 8).

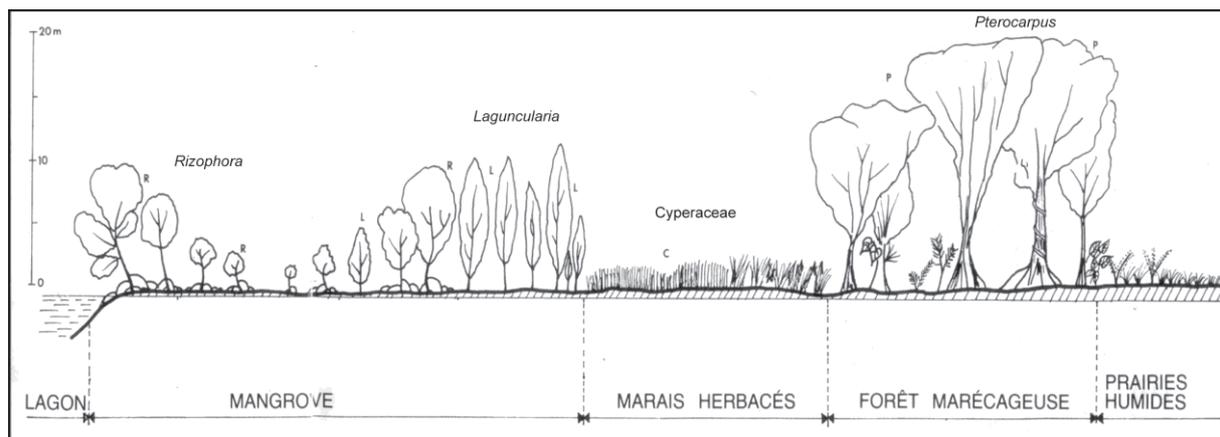


Figure 8. Organisation des formations végétales des zones humides côtières de Guadeloupe (d'après Imbert et al., 1988).

3.2.1 LA MANGROVE

Les mangroves sont des écosystèmes à dominante forestière ou arbustive, se développant dans la zone intertidale des côtes tropicales et subtropicales plus ou moins protégées sur le plan hydrodynamique (Araujo et Sealiger, 1992 ; Hogarth, 1999). Occupant 180 000 km² au sein de la zone intertropicale (Spalding et al., 1997), elles dépendent comme les autres zones humides forestières du régime hydrologique (Lugo et al., 1990). Les mangroves sont constituées d'arbres appelés palétuviers appartenant à diverses familles. Ces espèces présentent diverses particularités morphologiques et physiologiques leur permettant de croître sur des sols salés gorgés d'eau. Avec 3983 ha, la mangrove guadeloupéenne représente à elle seule 40 % de la mangrove des Petites Antilles (Flower, 2004). Malgré la pauvreté de sa flore (une dizaine d'espèces, dont 5 arborescentes), la mangrove de Guadeloupe offre des paysages très divers qui résultent de la grande variabilité des conditions du milieu ou d'interventions humaines. Elle peut être subdivisée en trois faciès : la mangrove du bord de mer, la mangrove arbustive et la mangrove haute (Imbert et al., 1988). La mangrove du bord de mer, haute d'une dizaine de mètres, est structurée par le Palétuvier rouge (*Rhizophora mangle*, Rhizophoracées) et l'enchevêtrement de ses nombreuses racines aériennes. Immédiatement en arrière de cette frange côtière de palétuviers rouges, se trouvent généralement des peuplements arbustifs qui peuvent être très étendus. *Rhizophora mangle* y forme des fourrés ne dépassant pas 2 m de haut, d'où émergent quelques palétuviers noirs (*Avicenia germinans* et *Avicenia schaueriana*, Verbénacées). Ces espèces peuvent aussi former des peuplements

plus élevés mais assez ouverts et parsemés d'arbres morts ou dépérissants. L'aspect de cette végétation révèle les conditions extrêmes dans lesquelles elle se développe : salinité élevée et carence en nutriments. Lorsque le seuil de tolérance est déplacé, les arbres meurent ce qui entraîne la formation d'un « étang bois-sec », étendue généralement dépressionnaire peuplée de vestiges d'arbres morts (Flower, 2004). Enfin, la mangrove haute fait son apparition. La voûte s'élève peu à peu pour atteindre jusqu'à 20 m, et le cortège floristique s'enrichit de quelques espèces. Le Palétuvier rouge domine puis cède sa place progressivement, au fur et à mesure que la salinité diminue, au Palétuvier blanc (*Laguncularia racemosa*, Combrétacées) qui fait la transition avec les marais à Cypéracées ou la forêt marécageuse (Imbert, 1988).

Il existe des variantes à cette organisation générale qui caractérise la végétation des plaines côtières inondables. Autour des micro-lagunes se formant le long des côtes exposées à la houle, on rencontre des mangroves « captives » qui sont séparées de la mer par un cordon sableux, et qui ne sont généralement pas précédées en amont par la forêt marécageuse. Ce sont des systèmes extrêmement sensibles. Leur équilibre précaire dépend des échanges qu'ils entretiennent avec la mer et des flux d'eau douce.

3.2.2 LES MARAIS À CYPÉRACÉES

Ce sont des faciès de transition installés après la destruction, vraisemblablement par l'action de l'homme, de la mangrove ou de la forêt marécageuse (Imbert et Delbé, 2006). Ils sont limités aux bas-fonds mal drainés et se maintiennent grâce aux incendies volontaires déclenchés par les chasseurs. Ces marais sont dominés par l'Herbe coupante *Cladium jamaicense* (Cypéracées) qui alterne avec une autre espèce dominante, la Fougère dorée *Acrostichum aureum* (Polypodiacées). Ces marais saumâtres sont des formations herbacées d'environ 2 m de hauteur, rendues très difficilement pénétrables par les feuilles coupantes de *Cladium*. Sur les sols faiblement salés ou en eau douce, la destruction de la forêt marécageuse conduit à des marais dominés par la fougère *Thelypteris interrupta* (Thelypteridacées), la Cypéracée *Rhynchospora corymbosa* et la Graminée *Echinochloa pyramidalis*. Les marais d'eau douce se rencontrent davantage sur la Basse-Terre et les marais saumâtres plutôt sur la Grande-Terre (Imbert, 1988).

3.2.3 LES PRAIRIES HUMIDES PÂTURÉES

Ces formations herbacées sont totalement artificielles. Elles remplacent la mangrove ou la forêt marécageuse ainsi que la transition avec l'ancienne forêt de terre ferme de basse altitude qui a totalement disparu. Ces prairies issues du déboisement sont entretenues par le pâturage

des bovins qui empêche la recolonisation des formations forestières en consommant et en piétinant une éventuelle régénération. En milieu salé, les conditions sont très contraignantes notamment avec l'alternance de dessiccation intense pendant la période sèche et d'inondation pendant la période humide qui viennent s'ajouter à la contrainte saline. Peu d'espèces arrivent à se maintenir ; il s'agit essentiellement de *Philoxerus vermicularis* (Amarantacées) et d'une Graminée *Sporobolus virginicus*. Dans les zones peu salées où se développait *Pterocarpus officinalis*, les prairies sont beaucoup plus riches avec la Scrofulariacée *Bacopa monnieri*, de nombreuses Cypéracées (notamment *Eleocharis mutata*), Graminées (notamment *Echinochloa pyramidalis*), et Papilionacées (Imbert, 1988).

3.2.4 LA FORÊT MARÉCAGEUSE ET SON ESPÈCE DOMINANTE, *PTEROCARPUS OFFICINALIS*

L'espèce *P. officinalis* est largement distribuée dans la zone néotropicale comprise entre les latitudes 20° Nord et 2° Sud (Pennington et Sarukhan, 1968 ; Rojo, 1972). Elle se retrouve aussi bien dans tout l'arc des Caraïbes, sur l'île de Porto Rico, en République Dominicaine, dans le sud du Mexique, en Amérique Centrale (Belize, Costa Rica, Honduras, Nicaragua, Panama) et dans toutes la partie Nord de l'Amérique du Sud (Brésil, Colombie, Équateur, Guyane française, Surinam, Venezuela) (Allen et Allen, 1981 ; Little et Wadsworth, 1964). Toutefois, les formations quasi monospécifiques de *P. officinalis* sont caractéristiques de la forêt marécageuse des Petites Antilles et de Puerto Rico (Alvarez-Lopez, 1990 ; Eusse et Aide, 1999 ; Imbert et al., 2000).

En Guadeloupe, la forêt marécageuse se rencontre en amont de la zone soumise à l'influence marine. Faisant suite à la mangrove (Figure 9), elle se développe sur les secteurs des plaines côtières à faible pente où la nappe phréatique douce à légèrement saumâtre est proche de la surface. Le drainage y est lent et les sols sont fréquemment engorgés ou inondés (Figure 10). Elle se rencontre aussi dans les parties aval des ravines (ex : Grande-Terre) et de certains cours d'eau (ex : Basse-Terre). La végétation est beaucoup plus riche qu'en mangrove, mais la strate arborée est dominée par une seule espèce, le Mangle médaille, *P. officinalis*. Quelques grands arbres disséminés atteignent la canopée comme *Sterculia caribaea* (Sterculiacées), *Ficus sp.* (Moracées), *Ceiba pentandra* (Bombacacées) ou encore des espèces qui acceptent les conditions marécageuses comme *Symphonia globulifera* (Clusiacées) ou *Anona glabra* (Anonacées) dans les peuplements bas (Alvarez-Lopez, 1990 ; Bacon, 1990 ; Imbert et al., 2000). Les fougères, les lianes et les plantes épiphytes sont bien représentées mais leur abondance dépend du degré d'ouverture de la canopée (Imbert et al., 2000).



Figure 9. Lisière forêt marécageuse – mangrove proche du canal Perin. Souches de *P. officinalis* qui n'ont pas résisté à l'augmentation de la salinité entourées de nombreux pneumatophores de *Laguncularia racemosa*. (Photo : J. Migeot)

Pterocarpus officinalis Jacq. (Fabacées) est appelé en Guadeloupe « Palétuvier », « Mangle-médaille », « Mangle-rivière » ou « Mangle sang » par référence à la couleur rouge sang du latex exsudé au niveau des coupures et blessures diverses. L'arbre peut atteindre 40 m de hauteur pour atteindre un diamètre de 80 à 90 cm à hauteur de poitrine (Weaver, 1997) alors que la base d'un individu adulte peut mesurer jusqu'à 5 ou 6 m de largeur si l'on tient compte des contreforts qui peuvent atteindre 5 m de hauteur sur le tronc. Le système racinaire est superficiel. Le système caulinaire présente de nombreux axes surnuméraires développés grâce à une forte capacité de réitération qui lui donne un avantage sélectif en terme de restauration du couvert forestier, notamment après des dégâts causés par un cyclone (Lescure, 1988). Il possède de nombreuses lenticelles et un aerenchyme très développé qui facilitent les échanges gazeux entre l'atmosphère et la partie submergée du système racinaire (Alvarez-Lopez, 1990). Les feuilles sont alternes, composées de 5 à 9 folioles mesurant 5 à 17 cm de longueur. Les fleurs sont petites et regroupées en panicules lâches de 5 à 20 cm de long. Elles sont de couleur jaune marbré de brun-rouge et pollinisées par les abeilles. Le fruit est une gousse, uniséminée (rarement biséminée), brièvement pédonculée, ailée d'un côté, d'un diamètre de 3 à 5 cm (Fournet, 2002) (Figure 11). Cette gousse est capable de germer alors qu'elle flotte sur l'eau. Toutefois, le développement d'un appareil racinaire n'intervient que si le niveau de l'eau est inférieur à 3-4 cm (Alvarez-Lopez, 1990) (Figure 12). Les plantules abondent là où

le sol est le moins fréquemment inondé, notamment sur les buttes qui se forment au pied des arbres adultes par accumulation de litière (Figure 10).



Figure 10. La forêt marécageuse à *P. officinalis* en période d'inondation et en période sèche. La régénération dense de *P. officinalis* est visible autour des cuvettes asséchées. (Photos : J. Migeot)



Figure 11. Chute massive de fleurs en période inondée et détail des fleurs de *P. officinalis*. (Photos : J. Migeot)



Figure 12. Dissémination des graines de *P. officinalis* par flottaison. Les fruits s'accumulent sur les bords des cuvettes puis germent lorsque le niveau d'eau baisse pour former des brosses de semis très denses. (Photos : J. Migeot)

La forêt marécageuse à *P. officinalis* constitue un habitat préférentiel pour des espèces végétales rares dans les Antilles comme *Loncharpus sericeus* (Papilionacées) ou *Hymenocallis caribaea* (Liliacées), voire un habitat exclusif pour des espèces qui sont par ailleurs endémiques de la Guadeloupe comme *Aechmea flemingii* (Broméliacées) (Bonhême et al., 1998) ou la libellule *Protoneura romanae* (Protoneuridés). Deux espèces d'oiseaux endémiques sont très présentes en forêt marécageuse, le pic de Guadeloupe, *Melanerpes herminieri* (Picidés), endémique strict de la Guadeloupe, et la paruline caféïette, *Dendroica plumbea* (Parulidés), endémique de Guadeloupe et de Dominique.

Les ressources végétales et animales, mais aussi l'espace occupé par cette forêt ont depuis longtemps suscité l'intérêt de l'Homme. Aussi, pour une meilleure compréhension du fonctionnement actuel de cet écosystème forestier et en préambule à l'étude de la croissance de son espèce structurante, il apparaît nécessaire de faire état des interactions entre la forêt marécageuse et les communautés humaines qui se sont développées à ses abords.

4 LA FORÊT MARÉCAGEUSE À *PTEROCARPUS OFFICINALIS* ET LES HOMMES

4.1 INTRODUCTION

Les premiers habitants de la Guadeloupe ont été les Arawaks puis les Caraïbes, deux peuples d'origine amérindienne. Ces populations ont été massacrées dès l'arrivée des colons européens en 1635 pour disparaître totalement de l'île en 1730. L'histoire de la Guadeloupe, déjà marquée par ces exterminations, s'inscrit ensuite dans le lourd passé du système des plantations esclavagistes au cours duquel des colons blancs, des esclaves noirs puis des engagés indiens ont fourni les bases de la majeure partie de la population actuelle (Lassere, 1982). En 2006 la Guadeloupe continentale et ses dépendances comptait 458 000 habitants (Source : INSEE), c'est-à-dire 257 habitants par km², soit 2,5 fois plus qu'au niveau national (100 habitants par km²). Sachant qu'un tiers des terres de l'archipel est consacré à l'agriculture et que les zones montagneuses ne sont pas habitables, cela représente une pression importante sur le milieu naturel et en particulier sur les milieux inondables généralement considérés insalubres. La Guadeloupe reste cependant une des îles caribéennes où les milieux humides sont les mieux représentés et préservés. Le meilleur exemple est sans aucun doute la forêt marécageuse à *P. officinalis* dont la Guadeloupe abrite les derniers grands peuplements. Depuis l'arrivée des premiers occupants amérindiens jusqu'à aujourd'hui, cette forêt a rendu et rend toujours de nombreux services aux Hommes (annexe 1).

4.2 UTILISATION DE LA FORÊT MARÉCAGEUSE

4.2.1 DÉFORESTATION ET EXPLOITATION

4.2.1.1 DÉFORESTATION DE LA FORÊT MARÉCAGEUSE

La déforestation de la forêt marécageuse a commencé au début du XVII^{ème} siècle (Braux et Kermarec, 1981). Elle pouvait avoir plusieurs causes : l'utilisation du bois, la récupération de terrains agricoles ou la récupération de terrains urbanisables.

Jusqu'au début du XX^{ème} siècle, l'exploitation du bois comme combustible pour les sucreries a constitué la principale cause de déforestation de la forêt marécageuse guadeloupéenne. Tous les arbres étaient coupés, quelles qu'aient été leur taille et leur espèce. Cependant toutes les espèces n'étaient pas destinées à la même utilisation. Le témoignage d'anciens ouvriers des sucreries indique que le Mangle médaille (*P. officinalis*) était destiné au bois de feu. Le Palétuvier jaune (*Symphonia globulifera*, Clusiacées) et le Mapou baril (*Sterculia caribaea*, Sterculiacées) étaient respectivement destinés à la confection de traverses pour les voies

ferrées servant à transporter le bois exploité, et de copeaux pour l'emballage des régimes de bananes. Une fois la forêt coupée, suivant les conditions édaphiques, les clairières étaient dévolues au pâturage ou à la culture (Canne à sucre ou Madère). Aujourd'hui, il ne subsiste de ces anciennes pratiques que quelques plantations de Madère et des prairies pâturées, en lisière de la forêt.

La pratique traditionnelle du brûlage des champs de canne à sucre a contribué, sur les sols tourbeux, à une baisse du niveau du sol par combustion de la tourbe. Ces terrains sont alors devenus totalement inondés et impropres à la culture de la canne. La plupart des cultures ainsi abandonnées n'ont pas été recolonisées par la forêt mais par une végétation herbacée, fréquemment dominée par des Cypéracées ou par *Typha domingensis* (Typhacées) (Aide et Cubina, 2004).

La déforestation de la forêt marécageuse pour la mise en valeur agricole nécessite un assainissement des espaces déboisés et exige des travaux d'aménagement importants. Ces aménagements, comportant le creusement de fossés de drainage et de canaux, ont été réalisés durant la grande période de l'industrie sucrière qui s'est achevée au milieu du XX^{ème} siècle. En Guadeloupe, à quelques exceptions près, ce réseau de fossés et de canaux n'est plus entretenu. Cependant, l'arrière mangrove reste le siège d'un petit paysannat qui continue à cultiver et utiliser la forêt marécageuse et ses abords (élevage, jardins vivriers, culture du cresson). Braux et Kermarec (1981) indiquent qu'entre les années 50 et 80, une dizaine d'hectares de forêt a été coupée à blanc. Aujourd'hui, ce type de pratique est assez rare et surveillée.

Les aménagements non agricoles, presque nuls jusque vers le milieu du XX^{ème} siècle, se sont fortement accrus durant les dernières décennies pour devenir la principale cause de destruction de la forêt marécageuse. Ce phénomène, lié à l'essor industriel et démographique, est particulièrement visible en Guadeloupe notamment au niveau de l'agglomération de Pointe-à-Pitre. Ainsi, Braux et Kermarec indiquaient en 1981 que 70 ha environ de « mangrove » forestière avaient été détruits à la suite d'aménagements urbains (dont la décharge municipale), routiers, industriels et aéroportuaires. En 2000, Imbert et al. estimaient à 150 ha la surface de forêt marécageuse détruite aux alentours de Pointe-à-Pitre. Imbert et Leblond (2004) ont observé une diminution de 14 % du lambeau résiduel de la forêt marécageuse martiniquaise depuis les années 50. Les aménagements routiers et hydrauliques (canaux, digues, routes) perturbent le fonctionnement hydrologique de l'écosystème en drainant et en isolant certains massifs de forêt marécageuse. Un assèchement ou, au contraire,

un niveau d'inondation excessif, peut alors se produire ce qui aboutit à un faciès forestier dégradé (Braux et Kermarec, 1981 ; Imbert et Leblond, 2004).

4.2.1.2 UTILISATION DU BOIS

Le bois de *P. officinalis* est léger (densité comprise entre 0,32 et 0,5 g.cm⁻³, www.fao.org/docrep/w4095e/w4095e00.HTM), non durable, et facilement attaqué par les termites. Il ne possède pas de silice et sa résistance à la décomposition est très faible (Bonheme, 1997). Il a été classé parmi les bois de valeur limitée (différents auteurs cités par Bacon, 1990).

En Guadeloupe, De Montaignac (1978), suggère de l'utiliser en caisserie ou en bois de déroulage. Barrau, (1980), indique que les bois de « mangrove » étaient utilisés pour l'extraction de tanins. *P. officinalis* a été principalement utilisé pour le bois de feu. Ce bois servait alors à alimenter les fours à chaux et, surtout, au démarrage des distilleries. Les chaudières de ces usines nécessitaient en effet un apport initial d'énergie extérieure. Celle-ci étant ensuite remplacée par la combustion de la bagasse (matériau fibreux résultant du broyage de la canne à sucre). Aujourd'hui, le bois est remplacé par le fuel (Barrau, 1980). De nos jours, l'utilisation du bois de *P. officinalis* se limite, en Guadeloupe, à la confection de perches et d'étais pour la construction.

A Porto Rico, il est toujours utilisé comme bois de feu mais aussi comme bois d'œuvre pour la confection de radeaux de pêche. Au XIX^{ème} siècle les contreforts étaient utilisés pour fabriquer des batées afin de séparer l'or de l'eau (Little et al, 1964). En Guyane, les Saramacca utilisent son bois blanc à nervures rouges pour son esthétique dans l'artisanat (Muller, 2006). Dans le sud de la Floride et à Cuba il a été planté pour l'ombre et l'ornementation (Little et al, 1964).

La résine rouge sang de *P. officinalis* possède diverses propriétés pharmacologiques. Elle présente des qualités hémostatiques et astringentes utilisées pour favoriser la cicatrisation des plaies et pour soigner les boutons de fièvre d'origine herpétique (Bacon, 1990). Il est utilisé pour ses propriétés au Guatemala, au Nicaragua, en Colombie, à Porto Rico et a fait l'objet d'une exportation de la Colombie vers l'Espagne (Bonheme, 1997). Sa résine possède des propriétés en matière de coloration grâce au cinabre (sulfure de mercure naturel) qu'elle contient (Bonheme et al, 1998).

4.2.2 EXPLOITATION DES RESSOURCES ANIMALES

4.2.2.1 LA CHASSE

Dans la forêt marécageuse à *P. officinalis*, l'extractivisme ne se limite pas à l'utilisation du bois. En effet, la forêt et les milieux inondables herbacés qui l'entourent sont le siège d'importants prélèvements de gibier et de crabes.

La chasse est pratiquée en forêt marécageuse pour les oiseaux forestiers, en particulier les « perdrix » (*Geotrygon sp.*, Columbidae) et les « grives », ainsi que dans les formations herbacées qui l'entourent pour les oiseaux d'eau (principalement migrateurs) tels que les canards et les limicoles.

Il est très difficile d'obtenir des informations quantitatives sur les prélèvements de ressources naturelles tels que le gibier. Ainsi, Barrau (1980) indique que les utilisateurs de ces ressources ont conscience de « braconner » en « mangrove » et ne tiennent pas à préciser la nature et l'ampleur du « délit » qu'ils ont l'impression de commettre. Le braconnage sur les espèces gibier et sur les espèces protégées demeure important. Certains Ardeidés (*Nycticorax violacea*) sont victimes de dénichage et les œufs de Rallidés (*Gallinula chloropus*, poule d'eau) sont prélevés pour la consommation (Mege et Anselme, 1997).

4.2.2.2 LA CAPTURE DU CRABE DE TERRE

Le crabe de terre (*Cardisoma guanhumi*, Gecarcinidae) se rencontre dans les petites et les grandes Antilles, en Amérique du Sud, en Amérique centrale (notamment en Colombie et au Venezuela) et en Amérique du Nord, entre le golfe du Mexique et la Floride. Il est intensivement exploité comme ressource alimentaire sur tout le pourtour caribéen, jusqu'aux Bahamas. C'est un crabe terrestre mais ayant conservé la capacité à respirer avec des branchies. Il vit à proximité du rivage, mais en domaine non ou faiblement salé. Il creuse un terrier qui mène à une nappe d'eau souterraine, se nourrit de végétaux mais aussi de charognes (www.sms.si.edu/IRLspec/Cardis_guanhu.htm).

Le crabe de terre est présent dans la forêt marécageuse et autour. Ils sont capturés toute l'année à l'aide de pièges en bois appelés « boîtes à crabe ». Cependant, le crabe étant consommé traditionnellement durant les fêtes de Pâques, le nombre de captures augmente fortement durant la période précédant ces événements. Le « sac de crabe » comportant en moyenne 5 individus est vendu entre 20 et 30 euros suivant la saison. La vente des crabes représente une activité économique informelle non négligeable.

En 1980 Barrau parlait déjà « d'excès » de captures de crabes. En Guadeloupe la réglementation concernant la capture des crabes est très limitée, hormis l'interdiction totale, non respectée, des captures à l'intérieur des zones protégées (Parc National et Réserve Naturelle du Grand Cul de Sac Marin). Seules certaines municipalités ont pris des arrêtés communaux. Bien qu'aucun contrôle des prélèvements et de l'état des populations ne soit pratiqué, la taille des crabes capturés semble diminuer d'année en année.

4.2.3 UTILISATION DU MILIEU

4.2.3.1 LES ESPACES PÉRIPHÉRIQUES HERBACÉS

La plupart des surfaces anciennement recouvertes de forêt marécageuse sont actuellement occupées par une végétation herbacée. Ces prairies inondables gagnées sur la forêt sont utilisées par les éleveurs qui y font paître leur bétail.

A Porto Rico, où la déforestation liée à la culture de la canne à sucre a été très importante, ces formations herbacées succèdent à l'abandon des champs de canne et forment de vastes étendues le plus souvent pâturées (Aide et Cubina, 2004).

En Guadeloupe, les prairies inondables se trouvent en bordure amont de la forêt et constituent une transition vers les zones exondées cultivées. Ces espaces dont le statut juridique est souvent confus, sont utilisés par les éleveurs déclarés mais aussi par les petits éleveurs dits « sans terre » qui mettent leurs animaux au piquet en bordure de route ou en lisière de champs de canne à sucre. Ces pâturages ont l'avantage de rester humide en saison sèche ce qui les rend plus productifs. Par contre à la saison des pluies ces terrains inondés deviennent difficilement praticables.

Les feuilles de *Cladium jamaicense* étaient utilisées comme couverture des habitations bien avant l'apparition de la tôle ondulée (Montbrun, 1984). Il est donc probable que cette pratique, qui était aussi le fait des Amérindiens, ait conduit à la formation et à l'entretien des grands marais actuels (Imbert, comm. pers.). La colonisation des marais à *Cladium* par les formations forestières voisines (mangrove et forêt marécageuse) est souvent arrêtée ou freinée par des incendies (Imbert et Delbe, 2006). Ils seraient provoqués volontairement par les chasseurs pour la chasse au gibier d'eau et peut être pour la capture des ratons laveurs (*Procyon minor*, Procyonidés, espèce protégée).

4.2.3.2 LA CULTURE DU MADÈRE (*COLOCASIA ESCULENTA*)

Colocasia esculenta Schott. est une espèce monocotylédone de la famille des Aracées, cultivée principalement pour ses tubercules comestibles, riches en amidon et à faible teneur en gluten. Elle est appelée localement « Madère » ou « Chou-chine » en Guadeloupe, « Dachine » en Martinique. Originnaire du sud-est asiatique elle a été introduite aux Antilles au XVII^{ème} siècle (Du Tertre, 1667 ; Duss, 1897 - cités par Saur et Imbert, 2003). Le Madère est cultivé dans de nombreuses régions tropicales et subtropicales. On en consomme les jeunes feuilles et, surtout, les tubercules qui ont longtemps constitué un élément de l'alimentation de base en Guadeloupe.

En Guadeloupe le madère est cultivé selon trois modalités principales : en « jardin créole » (Degras, 1985), en culture irriguée sur les basses pentes du massif de Basse-Terre, ou en forêt marécageuse. Les deux premières modalités correspondent à une culture en pleine terre, la dernière à une culture sur sol inondable. La culture du madère en forêt marécageuse (Figure 13) tire partie de l'humidité du sol mais nécessite d'éclaircir le couvert forestier. Les opérations de maîtrise de la structure forestière impliquent la coupe des jeunes arbres et le brûlis des plus gros. Les surfaces cultivées apparaissent comme une mosaïque d'unités de culture de madère entremêlées à des tâches de peuplement forestier (Saur et Imbert, 2003). Les cultivateurs maintiennent un drainage naturel en entretenant les ruisseaux et rigoles présents.

Les pratiques empiriques des cultivateurs conduisent au maintien d'un couvert modéré, adapté à la culture du madère. La compétition pour l'eau n'est pas un facteur limitant dans cet environnement. D'après Saur et Imbert (2003) les arbres sont maintenus volontairement et profitent aux cultures :

- en réduisant la colonisation de la parcelle par des adventices héliophiles,
- en prévenant l'échauffement du sol et de l'eau de surface,
- en réduisant l'érosion hydrique et en stabilisant le sol,
- en évitant une transpiration excessive des madères et des situations de sécheresse du sol auxquelles le madère est sensible, en particulier son système racinaire,
- en contribuant à la fertilité du sol par un apport continu de litière qui se décompose pendant les épisodes où le sol est partiellement émergé.

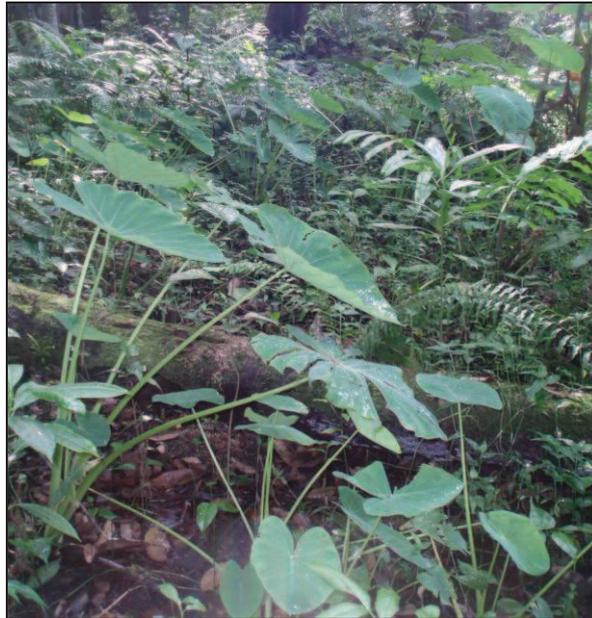


Figure 13. *Colocasia esculenta* cultivé en forêt marécageuse. (Photos : J. Migeot)

On ne note pas de maladie majeure sur le madère de forêt marécageuse, contrairement aux cultures des altitudes plus élevées (Risède, 1984). L'utilisation par les cultivateurs d'engrais ou de produits phytosanitaires est très faible à nulle (Dolidon, 2004).

D'importantes modifications structurales et floristiques de la forêt marécageuse sont imputables à la culture de *Colocasia esculenta* (Dolidon, 2004). Dans les parcelles cultivées, la surface terrière est réduite de 40 % par rapport aux peuplements de forêt non dégradée, et la densité d'arbres réduite de 80 %. Le taux de recouvrement par la strate supérieure est également plus faible. Les quelques individus de *P. officinalis* maintenus sur la parcelle sont de gros diamètre. Les surfaces non cultivées montrent une plus forte proportion d'épiphytes et d'arbustes, tandis que les parcelles sous cultures hébergent un nombre plus élevé d'espèces herbacées terrestres. En effet, la canopée y étant plus ouverte, des espèces invasives à comportement plus héliophile s'implantent et des espèces forestières à tempérament sciophile disparaissent. De nombreuses espèces végétales sont présentes sur les buttes qui entourent les souches des *P. officinalis* conservés. Les propriétés du sol restent quasi-inchangées entre terrains cultivés et non cultivés (Dolidon, 2004). On peut cependant noter un pH légèrement mais significativement inférieur en terrain non cultivé. Le niveau d'eau est plus élevé dans les parcelles cultivées que dans les parcelles non cultivées. Parallèlement, le potentiel d'oxydoréduction est plus important dans les sols non cultivés (Imbert et al. 2004).

Certaines surfaces non cultivées de lisière témoignent d'une anthropisation passée : souches d'arbres coupées ou brûlées, présence d'espèces souvent associées à la culture du madère comme le Cocotier (*Cocos nucifera*, Arecacées) ou le Bananier (*Musa sp.*, Musacées). De telles surfaces ne diffèrent pas significativement des parcelles de forêt non perturbée et semblent pouvoir être regardées comme un stade de succession avancé de parcelles cultivées puis abandonnées. La résilience de l'écosystème après abandon de la culture serait donc forte.

Saur et al. (1998) estimaient la superficie de forêt marécageuse cultivée en madère sur tout le pourtour du Grand Cul de Sac Marin, à 75 ha (soit moins de 3 % de la surface totale). Cependant, Dolidon (2004) indiquait que les détenteurs d'attestation d'occupation temporaire du sol (AOT) sont relativement rares, ce qui entraîne une sous-estimation. La superficie cultivée subit une diminution progressive (Braux et Kermarec, 1981). Les principales causes invoquées par ces auteurs pour expliquer l'abandon de certaines parcelles de madère étaient le travail trop pénible dans les marécages, et la baisse de la demande de madère. En 2004, Dolidon évoquait également l'augmentation du niveau d'eau qui poussait les cultivateurs vers les lisières amont de la forêt. La hausse du niveau marin, l'abandon des canaux, et la baisse du niveau du sol entraînée par le piétinement et la décomposition de la tourbe, sont les principaux facteurs qui concourent à cette augmentation de l'inondation. Malgré cela, la régression des superficies cultivées en forêt marécageuse reste lente. La culture du madère en forêt marécageuse à *P. officinalis* ne semble donc pas devoir disparaître à moyen terme (Dolidon, 2004).

4.3 STATUT JURIDIQUE ET PROTECTION DE LA FORÊT MARÉCAGEUSE EN GUADELOUPE

L'essentiel des formations inondables sont la propriété de l'État: Domaine Public Maritime (DPM) pour la mangrove, et Domaine Public Lacustre (DPL) pour la forêt marécageuse. Ces espaces naturels sont actuellement gérés par le Conservatoire du littoral et soumis au régime forestier. Une autorisation doit donc être demandée pour toute intervention sur le domaine public.

En 1987, la création par décret ministériel de la Réserve Naturelle du Grand Cul-de-sac Marin (aujourd'hui « cœur de parc » du Parc National de Guadeloupe) a permis de protéger 460 ha de forêt marécageuse sur les 2603 ha que possède la Guadeloupe (soit environ 18 %). La surface de forêt marécageuse ainsi protégée se répartit entre la Basse-Terre (embouchure de la grande rivière à Goyave) et la Grande-Terre (sur la commune des Abymes). Les autres

massifs du pourtour de la baie bénéficient du statut de Réserve de Biosphère depuis 1993 (Mège et Anselme, 1997). Le Grand Cul-de-sac Marin a par ailleurs été inscrit par la France sur la liste des sites dont la gestion est orientée par la Convention de Ramsar.

5 TYPOLOGIE ÉCOLOGIQUE EN FORÊT MARÉCAGEUSE : LA FORÊT DE GOLCONDE (SITE D'ÉTUDE)

5.1 INTRODUCTION

Après avoir été décrite à l'échelle de la Caraïbe par Bacon (1990) et de Porto Rico par Alvarez-Lopez (1990), la structure de la forêt marécageuse à *P. officinalis* a été étudiée à l'échelle de l'archipel guadeloupéen par Imbert et al. (2000). Ces derniers auteurs ont mis en évidence une grande variabilité spatiale de la structure forestière et de la richesse floristique dont les causes méritent d'être précisées. Pour tenter de cerner les principaux déterminants de ces variations spatiales, un inventaire a été conduit en Guadeloupe à l'échelle d'un massif d'une centaine d'hectares, la forêt marécageuse de Golconde, située sur le pourtour de la baie du Grand Cul-de-sac Marin. La flore, les principaux descripteurs de la structure forestière et les conditions édaphiques ont été mesurés dans 41 parcelles de 200 m² localisées à partir d'une grille d'échantillonnage systématique. Une analyse canonique de redondance (RDA) a permis de mettre en évidence le niveau d'inondation comme étant le principal facteur déterminant de la structure et de la richesse spécifique forestière. Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a fait ressortir quatre principales unités écologiques. L'interprétation des résultats nous a conduit à proposer un schéma général d'organisation de la forêt marécageuse à *P. officinalis* dans le contexte régional de l'augmentation du niveau marin de L'Holocène. Une unité écologique originale, la plus riche en espèces, a par ailleurs été mise en évidence et risque d'être la première menacée dans le contexte actuel d'accélération de la hausse du niveau marin.

5.2 PUBLICATION 1 : STRUCTURAL AND FLORISTIC PATTERNS IN TROPICAL SWAMP FORESTS: A CASE STUDY FROM THE *PTEROCARPUS OFFICINALIS* (JACQ.) FOREST IN GUADELOUPE, FRENCH WEST INDIES



Contents lists available at ScienceDirect

Aquatic Botany

journal homepage: www.elsevier.com/locate/aquabot



Structural and floristic patterns in tropical swamp forests: A case study from the *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) forest in Guadeloupe, French West Indies

Jonathan Migeot*, Daniel Imbert

Laboratoire de biologie végétale, Université des Antilles et de la Guyane, 97159 Pointe-à-Pitre Cedex, Guadeloupe (French West Indies), France

* Corresponding author. Tel: 33590 590 48 30 55 / Fax: 33590 590 48 30 65.

E-mail address: jmigeot@univ-ag.fr

Abstract

In the coastal floodplains of most Caribbean islands, the monodominant *Pterocarpus officinalis* Jacq. forest constitutes the typical vegetation of undisturbed freshwater to slightly brackish swamps. Key ecological determinants of floristic and structural variation were assessed in this forest where the dominant species contributes nearly 90% of the basal area. A field inventory was conducted in a 100-ha forest tract located near the bay of the Grand Cul-de-sac Marin, Guadeloupe (French West Indies). The flora and the main descriptors of both forest structure and edaphic environment were surveyed in forty-one 200 m² plots using a systematic grid sampling. Redundancy analysis pointed out ground elevation as the key descriptor of forest flora and structure whereas hierarchical cluster analysis revealed four main ecological units. We propose an organization model of the *P. officinalis* swamp forest ecosystem in the regional context of the Holocene sea-level rise. The ultimate successional stage is the most species-rich stand found seaward on deep peaty soils, which accelerating sea-level rise is expected to threaten.

Keywords: Forest structure / Swamp forest / *Pterocarpus officinalis* / Ground elevation / Peat / Salinity / Species richness

1. Introduction

Swamp forests cover approximately 60 % of tropical wetlands, i.e. 1.5 million km² (Ajtay et al., 1979; Lugo et al., 1990). They contribute to the biogeochemical carbon cycle (peat accretion) and terrigenous sediment fixation (Lugo et al., 1990; Ewel et al., 1998). Tropical swamp forests in coastal floodplains and estuaries behind mangrove forests are particularly threatened by increasing sea-level rise (Maul, 1989; Parkinson et al., 1994; Snedaker, 1995; Stumpf and Haines, 1998). On the other hand, human activities (urbanization, agriculture, road networks) that dominate on their landward edge will prevent these forests from shifting inland. To assess the possible impact of current and future changes on these forests, it is considered important to understand the key determinants of forest structure and dynamics (Rivera-Ocasio et al., 2007). In fact, plant biodiversity in tropical swamp forests is poorly known and seems highly variable from one site to another (Page et al., 1999; Koponen et al., 2004).

Pterocarpus officinalis swamp forests occur in the Greater Caribbean Region (including the Guianas), in coastal swamps and along the lower reaches of rivers (Alvarez-Lopez, 1990; Bacon, 1990). In the Antilles Islands, the extent of this forest has decreased during the previous centuries due to the development of agricultural and urban activities (Eusse and Aide, 1999; Imbert et al., 2000). The impact of Taro (*Colocasia esculenta*) cultivation on plant biodiversity has been investigated by Imbert et al. (2004), whereas Koponen et al. (2004) have pointed out the role of microtopography on forest structure. More recently, the effect of increasing salinity on forest dynamics has been assessed by Rivera-Ocasio et al. (2007).

Imbert et al. (2000) have provided a general assessment of the flora and the vegetation structure in the *P. officinalis* swamp forest at the scale of the Guadeloupe archipelago, where the most extensive stands can be found (Bonhême et al., 1998). Despite the omnipresence of *P. officinalis* and the sparsity of the understory, the number of vascular plant species in this forest (107 species among seventeen 400-m² plots) is quite high compared to the nearby mangrove (Imbert et al., 2000) and similar to that of the dry forest (Imbert and Portecop, 2008). However, plant diversity and stand structure varied greatly in space. Plant community composition varied according to soil characteristics such as redox potential, pH and soil organic content (Imbert et al., 2000). No clear interpretation of forest structure could be proposed however, possibly due to an insufficient sampling effort compared to the great variety of environmental conditions occurring at this scale of perception.

In this paper, we will examine swamp forest structure and flora at a smaller scale and focus on intra-site variability, as stressed by Eusse and Aide (1999) and Jonhston et al. (2001). Such an approach is expected to reveal the soil-vegetation interactions that determine spatial variations in forest structure and floristic diversity as well (Scarano et al., 1997; Koponen et al., 2004; Teixeira et al., 2008). Our objectives are thus (i) to explain vegetation heterogeneity by comparison with pattern in well known wetland variables such as inundation, salinity, and soil texture; and (ii) to detect gradients or discontinuities from spatial pattern and propose an organization model of the *P. officinalis* swamp forest. Accordingly, a spatially explicit, systematic inventory of vegetation and soil conditions was carried out in a tract of *P. officinalis* swamp forest located in the bay of the Grand Cul-de-sac Marin, in Guadeloupe (French West Indies).

2. Materials and Methods

2.1. The study site

The study took place in the Golconde swamp forest (61° 31' W, 16° 17' N) located in the National Park of Guadeloupe, on the Bay of the Grand Cul-de-sac Marin (Fig. 1a). The forest is dominated by *P. officinalis* (Jacq.), a large-buttressed and relatively salt-tolerant (Medina et al., 2007; Dulormne et al., 2009) legume tree that hosts both mycorrhizal and bacterial symbionts (Saur et al., 1998; St Etienne et al., 2006).

To the north and south, the study site is bordered by mangroves. On its western and eastern sides, the forest is fringed respectively by a brackish marsh dominated by the sawgrass *Cladium jamaicense* and by cattle-grazed, freshwater marshes and meadows (Fig. 1b). The study site lies within a large coastal floodplain (ca. 25 km²) extending seawards from karstic hills. The plio-pleistocene limestone bedrock is covered by clayey sediments overlain by peat in most of the swampy areas. The deepest peaty deposits are found seawards, where they may reach seven metres in depth (Feller et al., 1992). In the swamp forest, ground water is replenished by rain, watershed runoff, underground seepage and numerous karstic springs. The influence of seawater is perceptible at the seaward edges of the forest, near the mangrove and the *Cladium* marsh (Imbert and Delbé, 2006).

The forest floor is submerged during most of the year, especially in the rainy / hurricane season (from July to November). The water table may decline by several decimeters below ground level during long dry periods, when evapotranspiration (ca. 100 mm month⁻¹) exceeds

rainfall (Fig. 2). Annual rainfall averages 1800 mm close to the study site, but may vary considerably from year to year (Cabaussel, 1982).

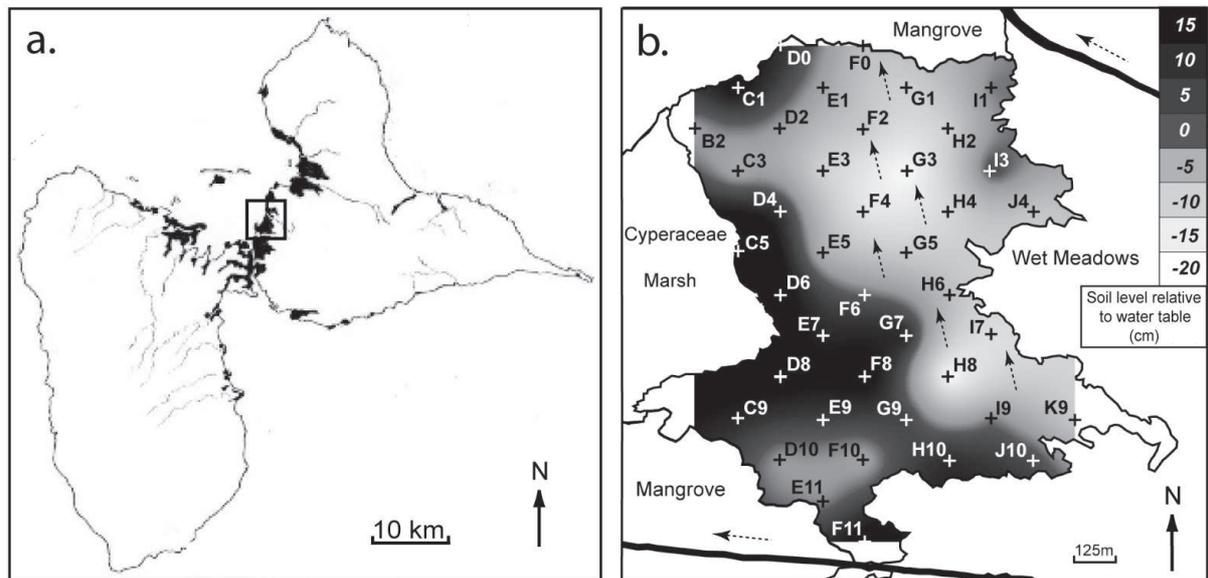


Fig. 1. Main location of the wetland areas of Guadeloupe (a). Experimental design (41 numbered sampling plots) and spatial variations of the degree of submersion, expressed as the difference between the mean relative elevation of each plot and the mean water level during the study (b). Arrows indicate water flow.

2.2. Sampling procedure and field survey

Of the 1 km² Golconde swamp forest study site, the portion surveyed amounted to a total area of 8,200 m². The inventory took place at the onset of the dry season, from January to February 2005, when the water table was still high and fairly stable (Fig. 2). Forty-one 200 m² inventory plots were established according to a systematic grid sampling (Fig. 1b). The stratigraphic profile of the soil was described in each plot to a depth of 20 cm and 60 cm respectively, on the basis of a soil core sample taken with a peat auger. Rough organic matter content of soils (clay, muck or peat) and soil consistency (soft, medium or firm) were described using semi-quantitative gradient indices based on simple tactile and visual observation. After extraction and filtration of the interstitial water, soil salinity was measured *in situ* at 20 cm and 60 cm below ground level with an ATAGO temperature-compensated refractometer. When water was not easily extractable (compact clayey soils), salinity was assessed in the laboratory from 1/25 aqueous extracts (ISO 11265). These two techniques have been found to give comparable results as long as soil water content is carefully assessed. Assuming the water table to be horizontal at plot scale, the topography of each plot was assessed along the longest median axis by measuring water depth every meter. The water

level was compared each field day (17 days in total) against a permanent reference monitoring well located inside the study site to take into account water level fluctuations. This provided a benchmark along which to align the profile sections of every plot from which we worked out each plot's mean relative elevation. This was equated to a potential degree of submersion. Water-flow direction at ground level was noticed whenever possible, especially after heavy rains.

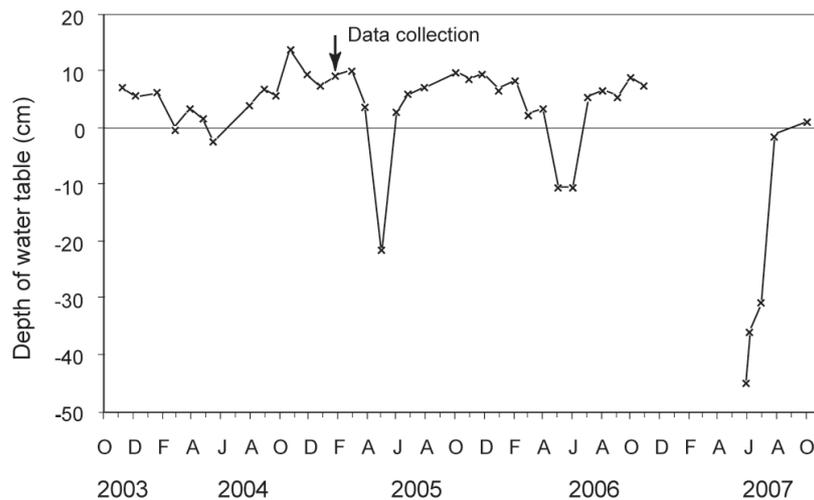


Fig. 2. Water depth measurements for the study area from October 2003 to October 2007. No measurement was available from December 2006 to May 2007 (Migeot and Imbert unpublished data).

Non epiphytic species of ferns and flowering plants were identified in each plot. Taxonomic identifications follow Fournet (2002). Diameter at breast height (dbh) was measured on live tree stems over 3 cm dbh. Buttressed trees were measured with a ladder, 10 cm above the top of the buttresses; for the few sampled trees whose buttresses exceeded 4 m above ground level, trunk diameter was visually estimated. In each plot, canopy height was assessed by measuring the height of the four tallest trees with a SUUNTO clinometer.

2.3. Data processing

The relationships between vegetation structure and environmental variables were analysed by the constrained linear ordination technique redundancy analysis (RDA) using the computer package CANOCO 3.11 (Ter Braak, 1990). Vegetation data (basal area, stem density, stand height and species richness) were transformed by a $\ln(ay + c)$ transformation. The environmental variables included in the analysis were relative elevation range, mean relative

elevation, salinity, consistency and organic matter content of the soil at 20 cm and 60 cm. Non-significant terms ($P > 0.05$) were dropped by sequential forward elimination in CANOCO. The RDA analysis was tested by a Monte Carlo permutation test ($n = 9999$). An approximate correlation between the vegetation data and the environmental variables in the RDA was obtained by a perpendicular projection from the arrow-tip of the vegetation data onto the line of the environmental variable arrow (Ter Braak and Smilauer, 2002).

A hierarchical cluster analysis (HCA) was used on vegetation and environmental variables to detect and identify different ecological units. All data were rank-transformed to obtain semi-quantitative variables. The analysis was run using Spearman's dissimilarity matrix with an average linkage as clustering algorithm. The degree of dissimilarity used to identify ecological units resulted from the best compromise between the number of clusters and their homogeneity. Ecological units were characterized from the mean value of each variable followed by standard error. Differences in salinity at 20 cm and 60 cm were tested for significance with Student's two-sample t-tests ($P < 0.05$). HCA and related statistics were carried out with the XLSTAT 7.0 software.

Tree-species diversity was assessed for each plot and for each identified group. In order to define a finer characterization of the forest stands, diversity indices were computed on the basis of the abundance of each species. The following indices were calculated:

- Pielou's index for evenness J' (Pielou, 1975), derived from Shannon-Weaver's index H' :

$$H' = - \sum ((N_i / N) * \log_2 (N_i / N))$$

$$J' = H' / \log_2 (S)$$

with N_i as the number of stems of the i^{th} species, i varying from 1 to S (total number of species), and N as the total number of stems.

- Hill's index derived from Shannon-Weaver's (H') and Simpson's index (D):

$$D = \sum N_i (N_i - 1) / N (N - 1)$$

$$\text{Hill} = (1 / D) / e^{H'}$$

with N_i as the number of stems for the i^{th} species, and N as the total number of stems; $1/D$ as the reciprocal of Simpson's index and $e^{H'}$ the antilog of Shannon-Weaver's index.

To facilitate the spatial interpretation of the data, the values of each variable measured in the field were mapped using the geostatistical software Surfer (version 8). Kriging was chosen for the interpolation of iso-values. The maps generated by Surfer 8 were adjusted to scale and

incorporated into the general map of the study site using the Adobe Illustrator CS 11.0 software. Since the geostatistics software only produced rectangular maps, the protruding extremities of the forest tract could not be included. Only the map showing spatial variations of the most significant ecological determinant will be presented.

3. Results

3.1. The soil environment

During the field work, the forest tract as a whole had a mean elevation of -2 cm (SE = 1) relative to the mean water level. Mean difference in elevation was of 27 cm (SE = 2), which is indicative of an irregular microtopography. A wide depression was noted along a south-east / north-west axis in the centre of the forest tract (Fig. 1b). In this area, observation of water flow during rainy days showed a general north-north-west direction of aboveground water. Ground level tends to rise westwards, in the direction of the sea. The most frequently submerged plots are also those where the micro-topography is the most irregular, with more-or-less interconnected hollows interspersed with mounds created by *Pterocarpus officinalis* stumps.

At 20 cm below ground level, clay is predominant in the north-eastern and southern parts of the forest tract, while peat predominates in the west and south-west. As field measurements occurred when most of the study area was flooded, surface water flow tended to even out surface salinity. Salinity values are therefore fairly similar from plot to plot and average 4 g L^{-1} (SE = 0.4). One exception worth noting is plot E11, which is located in a transition zone between the *P. officinalis* forest and a *Laguncularia racemosa* mangrove and which exhibited a higher salinity (17 g L^{-1}).

At a depth of 60 cm, a wide clayey area was observed in the east and south-west parts of the forest tract. Peat is restricted to the western and south-eastern zones. Comparing the organization of sediment deposits at the study site at 20 cm and 60 cm depth indicates that peat accretion progressed markedly upstream (eastwards) during the period that spanned these two sedimentary levels. Overall, salinity was higher at 60 cm than at 20 cm ($t = -4.07$; $df = 80$; $P < 0.001$), with a mean of 7 g L^{-1} (SE = 1). The highest values (between 8 and 12 g L^{-1}) were found along a north-east / east-south-east, with the uppermost two found closest to the mangrove.

2.2. Vegetation structure

We found a total of 68 non epiphytic plant species (including 4 yet unidentified plants) belonging to 37 families. Trees and shrubs constitute the dominant growth form (37 species), followed by herbs (13 species including 6 ferns), lianas (13 species) and palms (1 species). The spatial distribution of the number of species was very uneven, with between 3 and 23 species per plot. In this respect, the forest tract may be divided into two regions, one species-poor in the east-north-east and one species-rich which runs from the south-east to the north-west of the forest.

Canopy height increased along a gradient from west to east (downstream-upstream), with a mean height of 17 m (SE = 0.4).

Mean stem density data (dbh \geq 3 cm) highlights the dominance of *P. officinalis*, which accounted for 2567 stems ha⁻¹ out of a total density of 3598 stems ha⁻¹, i.e. 71 % of stems (Table 1). *Sterculia caribaea* and *Symphonia globulifera* together make up 10 % of stem density. Total basal area averaged 55.33 m² ha⁻¹ (Table 1). *P. officinalis* alone accounted for 91 % of the total basal area, while *S. caribaea* and *S. globulifera*, the next most common tree species, did so for only 2.4 % and 2 % respectively.

Table 1

Stem density and basal area of the 10 most abundant tree species (dbh \geq 3 cm) in the Golconde swamp forest (Guadeloupe). Contributions are indicated in brackets.

Species	Stem density		Basal area	
	(Stem/ha)	(%)	(m ² /ha)	(%)
<i>Pterocarpus officinalis</i> Jacq. (Fabaceae)	2567	(71.4)	50.14	(90.6)
<i>Sterculia caribaea</i> R. Br. (Sterculiaceae)	133	(3.7)	1.35	(2.4)
<i>Symphonia globulifera</i> L. F. (Clusiaceae)	212	(5.9)	1.11	(2.0)
<i>Chrysobalanus icaco</i> L. (Chrysobalanaceae)	111	(3.1)	0.45	(0.8)
<i>Coccoloba swartzii</i> Meissner (Polygonaceae)	34	(1.0)	0.33	(0.6)
<i>Calophyllum calaba</i> L. (Clusiaceae)	83	(2.3)	0.27	(0.5)
<i>Guettarda scabra</i> (L.) Vent. (Rubiaceae)	56	(1.6)	0.26	(0.5)
<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd (Mimosaceae)	33	(0.9)	0.19	(0.3)
<i>Tabernaemontana citrifolia</i> L. (Apocynaceae)	62	(1.7)	0.15	(0.3)
<i>Cassipourea guianensis</i> Aublet (Rhizophoraceae)	65	(1.8)	0.13	(0.2)
Top 10 species	3356	(93.3)	54.38	(98.3)
All species	3598	(100.0)	55.33	(100.0)

The area of forest that lies to the west-south-west (downstream) had the highest stem densities. Basal area, stem density and canopy height all suggested an east-west structural

gradient. The eastern part of the forest tract was made up of tall large-diameter trees at low densities, whereas westwards the stands became denser while both stem diameter and canopy height decrease.

2.3. Soil - Vegetation interaction

In the RDA analysis, mean relative elevation, salinity and organic matter content at 60 cm depth significantly explained ($P < 0.05$) the variation in vegetation data (respectively 28%, 7% and 6%). The first axis was positively correlated with increasing mean relative elevation and the second axis was positively correlated with soil salinity and negatively correlated with soil organic matter (Table 2). The first axis explained 34% of the vegetation data variation, and had a 0.76 correlation between the vegetation and the environmental variables. Of the 41% variation explained by the model, the first axis explained 82%, while the second explained a further 18% of the variation (Table 2). The test on the first canonical axis and the overall test were significant at $P < 0.001$ according to Monte Carlo permutation test.

On the first axis of the RDA ordination diagram (Fig. 3), the mean relative elevation showed a strong correlation with the descriptors of stand structure. Stem density and floristic richness increased with mean relative elevation, whereas stand height followed the opposite trend. Salinity and organic matter content of soils, which were mainly represented by axis II, have less influence on stand structure. Because these variables are negatively correlated ($r = -0.46$), on the study site it is clear that salinity tends to reach higher values in clayey soil than in the peaty ones. This complicates interpretation of the separate influence of each other on vegetation. Nevertheless, increasing salinity seems associated to lower canopy height, decreasing floristic richness, and higher stem density.

Table 2

Principal results of the RDA. The cumulative percentage variances are given in brackets.

Axis	1	2	3	4
Eigenvalues	0.34	0.07	0.00	0.28
Vegetation-environment correlations	0.76	0.49	0.14	0.00
Percentage variance of vegetation data	33.6	7.4 (41.0)	0.1 (41.1)	28.1 (69.2)
Percentage variance of vegetation-environment relation	81.9	18.0 (99.9)	0.1 (100)	0.0
Environmental factors-environmental axis correlations				
Mean relative elevation	0.91	-0.04	-0.42	0.0
Salinity at 60 cm depth	0.00	0.76	0.65	0.0
Organic matter content at 60 cm depth	0.59	-0.78	0.21	0.0

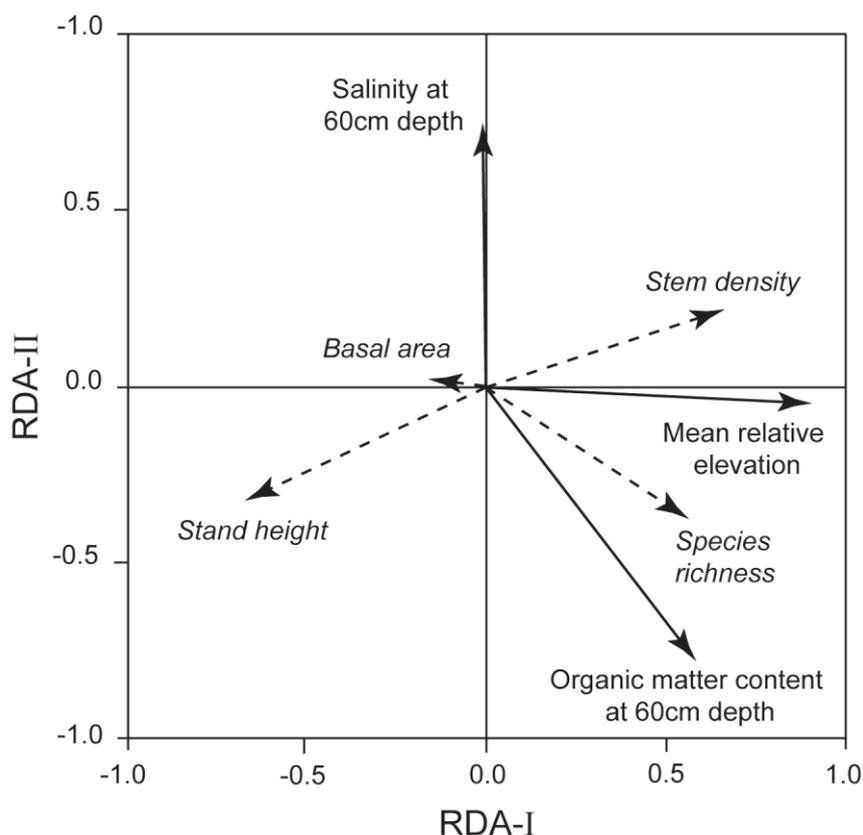


Fig. 3. Biplot of RDA analysis. Solid lines represent soil parameters while dashed lines denote vegetation characteristics.

2.4. Ecological typology

The interpretation of the hierarchical cluster analysis (Fig. 4) enabled the identification of four types of forest plots representing four forest units.

Unit 1 includes 39 % of the studied plots. This forest unit is the least exposed to submersion, seeing that the mean ground level lies slightly above the reference water level (mean = +4 cm, SE = 1). The soil is mainly peaty, both near the surface and deeper down. Salinity is generally low near the surface (mean = 4 g L⁻¹, SE = 0.3) and slightly higher below (mean = 6 g L⁻¹, SE = 1), but overall salinity levels are higher in the north-western reaches of this unit. Canopy height (mean = 15 m, SE = 0.4) and basal area (mean = 50.25 m² ha⁻¹, SE = 2.42) are both low, whereas stem density is high (mean = 5350 stems ha⁻¹, SE = 536), in particular considering smaller diameter stems (Fig. 5). Tree species richness (mean = 17 species 200 m², SE = 1) and species diversity are the highest of the entire forest tract (Table 3).

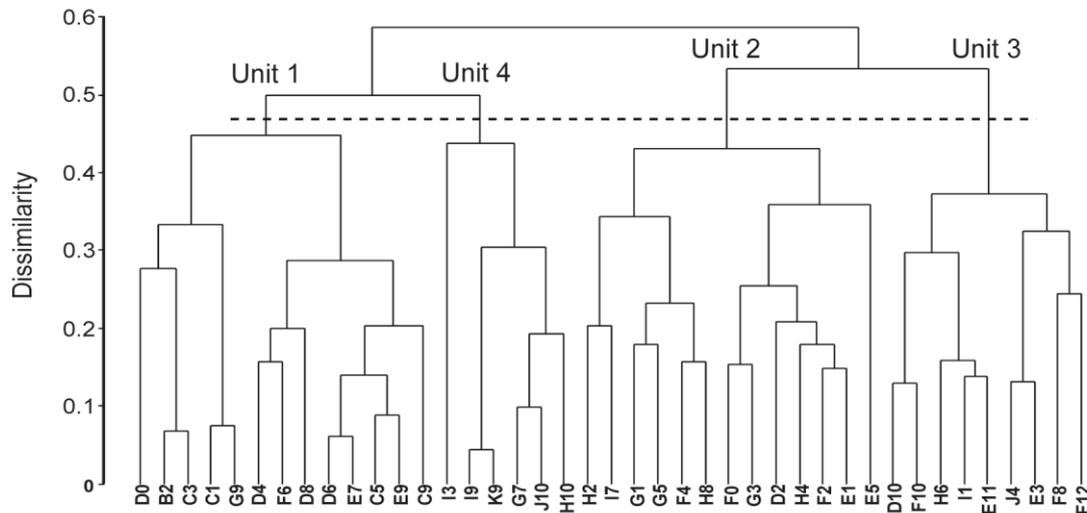


Fig. 4. Dendrogram of full data set (41 sample plots). The horizontal dash line separates the four main clusters (forest units).

Unit 2 includes 32 % of the studied plots. It is the forest unit most exposed to submersion in that the mean ground level lies below the reference water level (mean = -10 cm, SE = 2). In places where micro-topography is rougher, extensive areas of open water can be found in between mounds created by large *P. officinalis* trees. The soil tends to be organic (peaty muck) in its upper layers, but clay clearly predominates deeper down. Salinity is rather low near the surface (mean = 3 g L⁻¹, SE = 0.4) and high at a deeper level (mean = 8 g L⁻¹, SE = 0.8). The stand exhibits a high canopy (mean = 18 m, SE = 0.3), low stem density (mean = 1919 stems ha⁻¹, SE = 155), and a large basal area (mean = 63.09 m² ha⁻¹, SE = 4.27) due to the abundance of wide-girthed trees (Fig. 5). This forest unit is the least species-rich (mean = 8 species 200 m², SE = 1) and has the lowest diversity values (Table 3).

Unit 3 includes 17 % of the studied plots. The soil is mucky near the surface and clayey deeper down. Elevation (mean = -2 cm, SE = 2), stand height (mean = 16 m, SE = 0.6) and basal area (mean = 52.06 m² ha⁻¹, SE = 5.83) reach intermediate values in comparison with the other units. Stem density is relatively high (mean = 3914 stems ha⁻¹, SE = 425). Salinity is variable and often high (mean = 7 g L⁻¹, SE = 2 at 20 cm and mean = 12 g L⁻¹, SE = 3 at 60 cm). Species richness (mean = 10 species 200 m², SE = 2) and tree diversity are both low (Table 3).

Unit 4 is made up of 12 % of the studied plots. The soil is peaty, and the mean ground level is very close to the reference water level (mean = 0 cm, SE = 3). Edaphic conditions are constant from 20 cm to 60 cm. Salinity levels are the lowest of the entire forest tract (mean = 3 g L⁻¹, SE = 0.5). This is the forest unit displaying the highest canopy (mean = 20 m, SE =

0.4). Basal area is intermediate (mean = 55.97 m² ha⁻¹, SE = 9.72), and stem density is low (mean = 1910 stems ha⁻¹, SE = 452). Tree species richness is high (mean = 17 species 200 m², SE = 2) while tree diversity values are intermediate (Table 3).

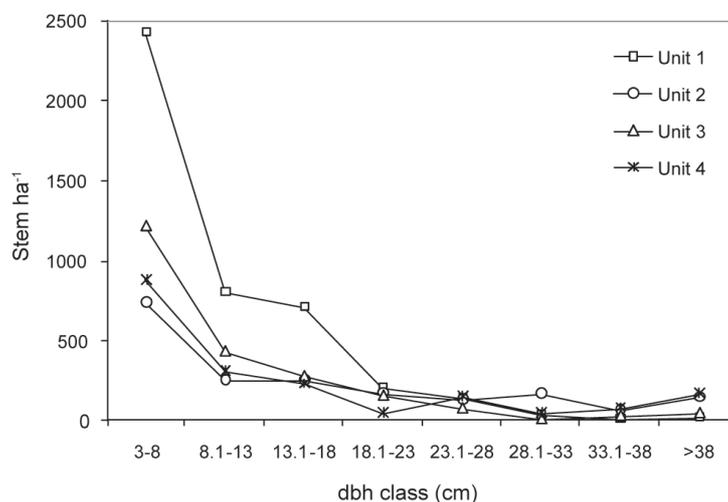


Fig. 5. Number per hectare of live stems of the various diameter classes (dbh ≥ 3 cm) in each forest unit.

Diversity indices (Table 3) confirm the dominance of *P. officinalis* over the entire forest tract but also highlight existing differences between units. Pielou's index for evenness expresses the almost monospecific nature of Units 2 and 3 tree stands, whereas abundance is better distributed in Units 1 and 4. Hill's index reveals greater species richness in Unit 1 which contrasts with the very species-poor Units 2 and 3.

Table 3

Number of species, total surface area and diversity indices (trees ≥ 3 cm dbh) in the four forest units of the Golconde swamp forest (Guadeloupe).

Site	Evenness J'	Hill	Species	Area (m ²)
Total	0.28	0.44	38	8200
Unit 1	0.34	0.47	32	3200
Unit 2	0.18	0.66	10	2600
Unit 3	0.17	0.67	10	1400
Unit 4	0.45	0.50	15	1000

4. Discussion

4.1. Interactions between soil and vegetation structure

Most studies on tropical swamp forests have revealed lower stem density and higher canopy in the areas least exposed to submersion (Lieberman et al., 1985; Koponen et al., 2002; Teixeira et al., 2008). The reverse was observed in our study, since the plots least exposed to submersion (Unit 1) display on average three times as many stems than the plots most exposed to submersion (Unit 2). This apparent contradiction is likely to originate from differences in the hydrological context of the study sites: a coastal floodplain in the present study, and inner bottom-lands in the aforementioned studies. In the swamp forest investigated here, the least flooded areas are to be found downstream, in the transition to the brackish marsh area (Fig. 1). In the other study sites, the ground level rose towards the periphery of the swamps, in transition to more fertile upland forest soils. In Guadeloupe, the original upland forest has been replaced by fields and grazed wet meadows (Imbert et al., 2000).

Salinity is positively correlated with stem density and negatively with stand height and species richness. This finding is consistent with the observations of Alvarez-Lopez (1990) who stressed the especially low species richness and high stem density in stands close to mangrove areas. In the absence of clear evidence (e.g. dead stumps, uprooted trees, traces of fire and/or logging, etc.) suggesting an influence of local, past disturbances, we hypothesize that the dense low-canopy stands of Unit 1 are made up of slow-growing rather than young individuals. This is supported by the architectural analysis of Lescure (1980) who described the abundance of adaptative and traumatic reiterations and qualified this so-called “dry facies” (8-12 m high) as a “set of the present”, according to Oldeman terminology (Oldeman, 1990). In the most confined portions of deep, raised peat soils of Borneo swamp forests, the forest structure regresses to very low, sclerophyllous plant communities comprising carnivorous plant species (Anderson, 1983; Bruenig, 1990). As in the Borneo raised bogs, saline stress does not seem involved in Unit 1 because, there, salinity levels are lower than in other units exhibiting much higher canopy and much greater basal area. A relevant hypothesis might be the occurrence of water stress during the dry season. Because upper, coarse (fibric) peat has higher hydraulic conductance than clay, muck, or even a more humified (mesic, sapric) one (Boelter, 1965), water content will diminish more rapidly in fibric peat soil than in a more decomposed one when the water table recedes (Nugroho et al. 1997). An alternative, or complementary, hypothesis could be an impaired access to nutrients. A plant community established on such raised peat soils, away from the main path of water flow (*cf.* Fig. 1b), is

likely to receive less nutrients from the watershed (Anderson, 1983; Rieley and Ahmad-Shah, 1996; Johnston et al., 2001). Furthermore, the high depth of holorganic sediments, several meters deep (Feller et al., 1992), prevents root systems to reach the underlying mineral substratum and may lead to oligotrophic, ombrophilous conditions. Stunted development of trees has also been described in confined areas of Caribbean mangrove forests (Feller, 1995; Imbert and Menard, 1997) where the dwarf form of *Rhizophora mangle* has been attributed to nutrient deficiency, especially in phosphorus (Lovelock et al., 2004).

The low tree species diversity of stands most exposed to submersion has been reported in several other studies, in particular in Costa Rica (Lieberman et al., 1985), French Guiana (Koponen et al., 2002), Brazil (Teixeira et al., 2008) and Nigeria (Aweto and Iyamah, 1993). This may be explained by the fact that most tree species are unable to withstand severe hypoxic conditions. On the other hand, the most elevated peaty soils of the species-rich stands on the seaward edge of the forest (Unit 1) possibly present the most ancient plant communities as a consequence of the marine transgression along the shorelines of Caribbean islands throughout the Holocene period (see the review by Woodroffe, 1990) and consecutive landward expansion of coastal wetlands. Such antecedence may be considered as an additional factor of diversity since the processes of colonization and dispersal have been at work over a longer period. This interpretation agree with the multi-site approach implemented at the archipelago scale (Imbert et al., 2000), which showed that communities on peaty substrates were the most diversified.

Another characteristic of Unit 1 is the co-occurrence, in the same habitat, of both upland (dry forest, moist forest) and swamp species. As the soil remains wet but unflooded most of the time, seedling establishment seems therefore possible for species of each kind of forest, whatever the adaptations these species have developed. Furthermore, the strong inter-annual variation of water level (over 1 meter depth, D. Imbert pers. comm.) may alternatively promote the growth of moist vs. swamp forest species, or even plants from the dry forest with xeromorphic characteristics. Hence, temporary below-ground subsidence of the water table enables moist species to make use of the best growing conditions of the dry season without having to develop adaptations to flooding (Worbes et al., 1992). However, recurrent severe drought may dramatically affect water availability in peat soils (Boelter, 1966) and be conducive to the development of dry forest plants with xeromorphic characteristics. According to Lopez and Kursar (2003) and Parolin (2010), in a seasonally flooded

environment the behaviour of a species during the dry period is just as important for its survival as its tolerance to submersion.

4.2. Organization pattern

Alvarez-Lopez (1990) considers the *P. officinalis* swamp forests as “climax systems”. Accordingly, our study shows that the *P. officinalis* coastal swamp forest in Guadeloupe does not conform to the classical successional pattern followed by hydroseres (Clements, 1916). We propose a general organization pattern of the soils and vegetation types for coastal *P. officinalis* swamp forests in the regional context of the Holocene sea-level rise (Fig. 6). At our study site, the predominantly clayey soils are distributed in the most upstream areas (Unit 3). According to our model, the development of the mounds linked to the growth of *P. officinalis* trees and to their clumped distribution (Lescure, 1980; Imbert et al., 2000) generate an increasingly heterogeneous micro-topography (Unit 2). As the substrate becomes peatier and less exposed to flooding through the accumulation of poorly decomposed plant debris, a more diversified plant community develops (Unit 4). The ultimate stage of the process is an oligotrophic environment where the mean ground level lies above the mean water level and where tree growth is hampered (Unit 1). A similar variation in vegetation structure according to peat depth and micro-topography has been documented for Bornean peat forests (Anderson, 1983; Bruenig, 1990; Page et al., 1999). However, the ultimate stage of development of coastal swamp forests would be expected to be found only on the thickest peatsoils, away from the main flows of water.

The relative elevation of Unit 1 in comparison with the remainder of the forest tract may be explained by the hypothesis that in oligotrophic environments, not only tree growth but also organic matter decompose at a slower rate. This results in the well-known “raised” peat bogs, abundantly described in boreal and high latitude ecosystems (e.g. Ingram, 1967) and also in some tropical areas such as South-Asian swamp forests (Sieffermann, 1988; Neuzil, 1997). It has been shown that in such edaphic conditions a large proportion of the finer roots occupy the uppermost centimeters of the soil (Lorio et al., 1972), possibly also contributing to the raising of the ground level.

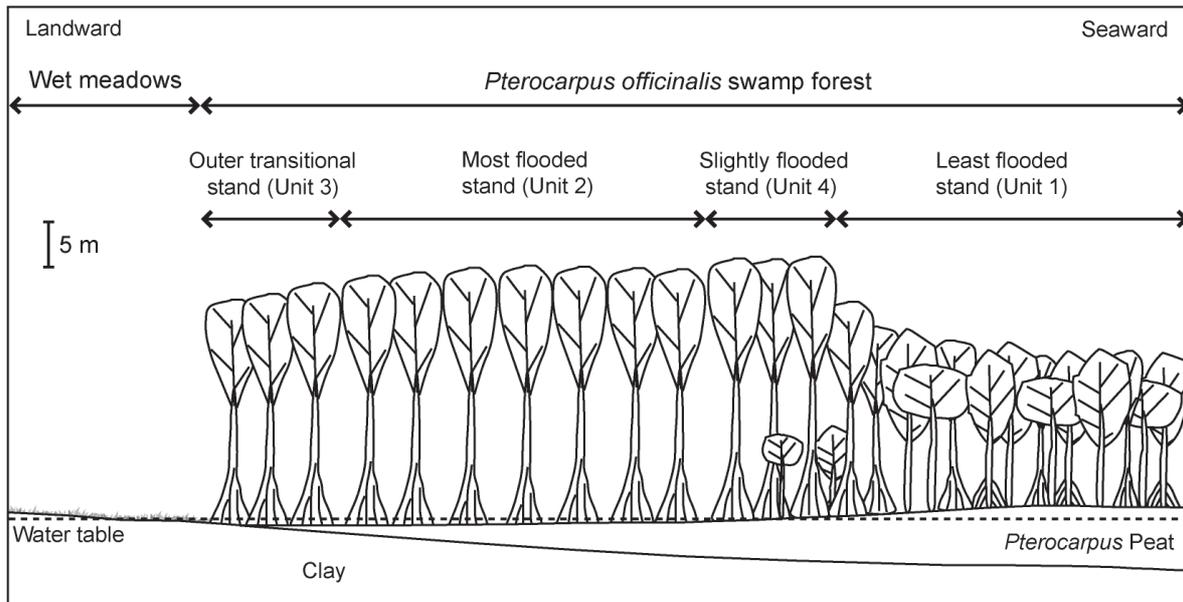


Fig. 6. General organization pattern of substrate and vegetation in the *Pterocarpus officinalis* swamp forest and its transition zone.

The present acceleration of sea-level rise is likely to have severe adverse effects on coastal swamp processes (Woodroffe, 1990). Global mean sea-level rose almost 200 mm during the twentieth century (Jevrejeva et al., 2008). Parkinson et al. (1994) consider that, although peat accretion compensated the approximately 1.3 mm year^{-1} sea-level rise throughout the Caribbean during the Holocene, peat accretion in coastal swamp communities would be unable to keep up with the foreseen mean sea-level rise of about 6 mm year^{-1} (Parry et al., 2007). This situation would lead to the submergence of the coastline and to the progression of the saline front (Snedaker, 1995). This would force both the mangrove and the swamp forest to shift upland when possible (Rivera-Ocasio et al., 2007), or collapse. In this scenario, the most seaward, species-rich unit of the swamp forest (Unit 1) would be the most threatened.

Acknowledgements

The authors want to thank the Guadeloupe National Park for allowing field work in Golconde forest. Jan Vermaat and two anonymous reviewers provided useful comments on the manuscript, and Kim Lacoste improved the English.

References

- Ajtay, G.L., Ketner, P., Duvignaud, P., 1979. Terrestrial primary production and phytomass. In: Bolin, B., Degens, E.T., Kempe, S., Ketner, P. (Eds.), *The Global Carbon Cycle SCOPE 13*. John Wiley and Sons, New York, pp. 129–182.
- Alvarez-Lopez, M., 1990. Ecology of *Pterocarpus officinalis* forested wetlands in Puerto Rico. In: Lugo, A.E., Brinson, M., Brown, S. (Eds.), *Ecosystems of the World 15: Forested Wetlands*. Elsevier, Amsterdam, pp. 251–265.
- Anderson, J.A.R., 1983. The tropical peat swamps of western Malesia. In: Gore, A.J.P. (Ed.), *Ecosystems of the world 4B: Mires: Swamp, Bog, Fen and Moor*. Elsevier, Amsterdam, pp. 181–199.
- Aweto, A.O., Iyama, C.C., 1993. Catenary variation of vegetation in a swamp forest in South-Western Nigeria. *Int. J. Environ. Stud.* 43, 133–140.
- Bacon, P.R., 1990. Ecology and management of swamp forests in the Guianas and Caribbean region. In: Lugo, A.E., Brinson, M., Brown, S. (Eds.), *Ecosystems of the World 15: Forested Wetlands*. Elsevier, Amsterdam, pp. 213–250.
- Boelter, D.H., 1965. Hydraulic conductivity of peats. *Soil Sci.* 100, 227–231.
- Boelter, D.H., 1966. Hydrologic characteristics of organic soils in Lakes States watersheds. *J. Soil Water Conserv.* 21, 50–53.
- Bonhême, I., Imbert, D., Rousteau, A., Saur, E., 1998. La forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis*, sa situation en Guadeloupe. *B. F. T.* 258, 59–68.
- Bruenig, E.F., 1990. Oligotrophic forested wetlands in Borneo. In: Lugo, A.E., Brinson, M., Brown, S. (Eds.), *Ecosystems of the World 15: Forested Wetlands*. Elsevier, Amsterdam, pp. 299–334.
- Cabaussel, G., 1982. Climatologie. In: Lassere, G. (Ed.), *Atlas des départements d'outre-mer: la Guadeloupe*. CNRS, Paris, pp. 6–8.
- Clements, F.E., 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute, Publication 242, Washington D.C.
- Dulormne, M., Musseau, O., Muller, F., Toribio, A., Bâ, A., 2009. Effects of NaCl on growth, water status, N₂ fixation, and ion distribution in *Pterocarpus officinalis* seedlings. *Plant Soil* 321 (online).
- Eusse, A.M., Aide, M.A., 1999. Patterns of litter production across a salinity gradient in a *Pterocarpus officinalis* tropical wetland. *Plant Ecol.* 145, 307–315.
- Ewel, K.C., Twilley, R.R., Eong Ong, J., 1998. Different kinds of mangrove forests provide different goods and services. *Global Ecol. Biogeogr.* 7, 83–94.
- Feller, C., Fournier, M., Imbert, D., Caratini, C., Martin, L., 1992. Datations ¹⁴C et palynologie d'un sédiment tourbeux continu (0-7 m) dans la mangrove de Guadeloupe (FWI). In: Prost, M.T. (Ed.),

- Évolution des littoraux de Guyane et de la zone caraïbe méridionale pendant le quaternaire. ORSTOM, Paris, pp. 193–202.
- Feller I.C., 1995. Effects of nutrient enrichment on growth and herbivory of dwarf red mangrove (*Rhizophora mangle*). *Ecol. Monogr.* 65, 477–505.
- Fournet, J., 2002. Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique. CIRAD-Gondwana, Montpellier-Martinique.
- Imbert, D., Bonhême, I.; Saur, E., Bouchon, C., 2000. Floristics and structure of the *Pterocarpus officinalis* swamp forest in Guadeloupe, Lesser Antilles. *J. Trop. Ecol.* 16, 55–68.
- Imbert, D., Saur, E., Bonhême, I., Roseau, V., 2004. Traditional taro (*Colocasia esculenta*) cultivation in the swamp forest of Guadeloupe (FWI): Impact on forest structure and plant biodiversity. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 59: 181–189.
- Imbert, D., Delbé, L., 2006. Ecology of fire-influenced *Cladium jamaicense* marshes in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Wetlands* 26, 289–297.
- Imbert, D., Menard, S., 1997. Structure de la végétation et production primaire dans la mangrove de la baie de Fort de France, Martinique (F.W.I.). *Biotropica* 29, 413–426.
- Imbert, D., Portecop, J., 2008. Hurricane disturbance and forest resilience: assessing structural vs. functional changes in a Caribbean dry forest. *Forest Ecol. Manag.* 255: 3494–3501.
- Ingram, H.A.P., 1967. Problems of hydrology and plant distribution in mires. *J. Ecol.* 55, 711–724.
- Jevrejeva, S., Moore, J.C., Grinsted, A., Woodworth, P.L., 2008. Recent global sea level acceleration started over 200 years ago? *Geophys. Res. Lett.* 35, L08715.
- Jonhston, C.A., Bridgham, S.D., Schubauer-Berigan, J.P., 2001. Nutrient dynamics in relation to geomorphology of riverine wetlands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 65, 577–588.
- Koponen, P., Nygren, P., Sabatier, D., Rousteau, A., Saur, E., 2003. Tree species diversity and forest structure in relation to microtopography in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Plant Ecol.* 173, 17–32.
- Lescure, J.P., 1980. Aperçu architectural de la mangrove guadeloupéenne. *Acta Oecol.- Oec. Gen.* 1, 249–265.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G.S., Peralta, R., 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *J. Ecol.* 73, 505–516.
- Lopez, O.R., Kursar, T.A., 2003. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats ? *Oecologia* 136, 193–204.
- Lorio, P.L., Howe, V.K., Martin, C.N., 1972. Loblolly pine rooting varies with microrelief on wet sites. *Ecology* 53, 1134–1140.
- Lovelock, C.E., Feller, I.C., Mc Kee, K.L., Engelbrecht, B.M.J., Ball, M.C., 2004. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panama. *Funct. Ecol.* 18, 25–33.

- Lugo, A.E., Brown, S., Brinson, M.M., 1990. Concepts in wetland ecology. In: Lugo, A.E., Brinson, M., Brown, S. (Eds.), *Ecosystems of the World 15: Forested Wetlands*. Elsevier, Amsterdam, pp.53–85.
- Maul, G., 1989. Implications of climatic changes in the wider Caribbean region, preliminary conclusions of the Task Team of Experts. UNEP Caribbean Environment Programme, Kingston.
- Medina, E., Cuevas, E., Lugo, A.E., 2007. Nutrient and salt relations of *Pterocarpus officinalis* L. in coastal wetlands of the Caribbean: assessment through leaf and soil analyses. *Trees* 21, 321–327.
- Neuzil, S.G., 1997. Onset and rate of peat and carbon accumulation in four domed ombrogenous peat deposits, Indonesia. In: Rieley, J.O., Page, S.E. (Eds.), *Biodiversity and Sustainability of Tropical Peatlands*. Samara Publishing Limited, Cardigan, pp. 55–72.
- Nugroho, K., Gianinazzi, G., Widjaja-Adhi, I.P.G., 1997. Soil hydraulic properties of Indonesian peat. In: Rieley, J.O., Page, S.E. (Eds.), *Biodiversity and Sustainability of Tropical Peatlands*. Samara Publishing Limited, Cardigan, pp. 147–156.
- Oldeman, R., A., A., 1990. *Forests: Elements of Silvology*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Page, S.E., Rieley, J.O., Shoty, O.W., Weiss, D., 1999. Interdependence of peat and vegetation in a tropical peat swamp forest. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 354, 1885–1897.
- Parkinson, R.W., De Laune, R.D., White, J.R., 1994. Holocene sea-level rise and the fate of mangrove forest within the wider Caribbean region. *J. Coastal Res.* 10, 1077–1086.
- Parolin, P., Lucas, C., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., 2010. Drought responses of flood-tolerant trees in Amazonian floodplains. *Ann. Bot.* 105: 129–139.
- Parry, M.L., Canziani, O.F., Palutikof, J.P., van der Linden, P.J., Hanson, C.E., 2007. *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of working group II to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 23–78.
- Pielou, E.C., 1975. *Ecological Diversity*. John Wiley, New York.
- Rieley, J.O., Ahmad-Shah, A.A., 1996. The vegetation of tropical peat swamp forests. In: Maltby, E., Immirzi, C.P., Safford, R.J., (Eds.), *Tropical Lowland Peatlands of Southeast Asia*. IUCN, Gland, pp. 55–73.
- Rivera-Ocasio, E., Aide, T.M., Rios-Lopez, N., 2007. The effects of salinity on the dynamics of a *Pterocarpus officinalis* forest stand in Puerto Rico. *J. Trop. Ecol.* 23, 559–568.
- Saint-Etienne, S., Paul, S., Imbert, D., Dulormne, M., Muller, F., Toribio, A., Planchette, C., Bâ, A., 2006. Arbuscular mycorrhizal soil infectivity in a stand of the wetland tree *Pterocarpus officinalis* along a salinity gradient. *Forest Ecol. Manag.* 232, 86–89.
- Saur, E., Bonhême, I., Nygren, P., Imbert, D., 1998. Nodulation of *Pterocarpus officinalis* in the swamp forest of Guadeloupe (Lesser Antilles). *J. Trop. Ecol.* 14, 761–770.

- Scarano, F.R., Ribeiro, K.T, Moraes, L.F.D, Lima, H.C., 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest of southeastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 14: 793–803.
- Sieffermann, R.G., 1988. Le système des grandes tourbières équatoriales. *Ann. Géogr.* 544, 642–666.
- Snedaker, S.C., 1995. Mangroves and climate change in the Florida and Caribbean region: scenarios and hypothesis. *Hydrobiologia* 295, 43–49.
- Stumpf, R.P., Haines, J.W., 1998. Variations in tidal level in the Gulf of Mexico and implications for tidal wetlands. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 46, 165–173.
- Teixeira, A.P., Assis, M.A., Siqueira, F.R., Casagrande, J.C., 2008. Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. *Wetl. Ecol. Manag.* 16, 451–461.
- Ter Braak, C.J.F, 1990. CANOCO 3.11 computer program. Agricultural Mathematics Group, Wageningen.
- Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 2002. CANOCO Reference Manual and Cano Draw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Woodroffe, C.D., 1990. The impact of sea-level rise on mangrove shorelines. *Prog. Phys. Geog.* 14, 483–520.
- Worbes, M., Klinge, H., Revilla, J.D., Martius, C., 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of varzea forests in Central Amazonia. *J. Veg. Sci.* 3, 553–564.

CHAPITRE II :

DISPOSITIF GÉNÉRAL ET CARACTÉRISATION DES

CONDITIONS MÉSOLOGIQUES (SOL, EAU ET

VÉGÉTATION)

CHAPITRE II : DISPOSITIF GÉNÉRAL ET CARACTÉRISATION DES CONDITIONS MÉSOLOGIQUES (SOL, EAU ET VÉGÉTATION)

Ce chapitre est consacré à la présentation du dispositif expérimental général et à la caractérisation des conditions mésologiques des différentes stations expérimentales. Les conditions attendues par rapport à la première étude (§ I-3) sont quantifiées et vérifiées pour chaque variable. Des mesures supplémentaires sont également effectuées. Enfin, les variables mesurées sont mises en perspective dans une discussion afin de proposer une interprétation du fonctionnement hydrologique de la zone d'étude. Les données rassemblées dans ce chapitre seront confrontées aux mesures de croissance et de production de litière dans le chapitre suivant.

1 INTRODUCTION

La première partie nous a permis de situer cette étude dans son contexte environnemental (physique, biologique et humain) puis d'aborder plus précisément la structuration de la forêt marécageuse des Antilles. L'étude de la croissance de *P. officinalis* en milieu naturel et la recherche de facteurs susceptibles de l'influencer passe par la confrontation de situations contrastées. Le paragraphe I-5 a fait ressortir différents faciès écologiques à l'intérieur desquelles *P. officinalis* est omniprésent mais avec des caractéristiques structurales différentes (hauteur, diamètre et densité). Elle a également mis en évidence le niveau d'inondation et de confinement hydrologique ainsi que la salinité et indirectement la nature du sol comme principaux déterminants édaphiques de la structure de ces peuplements. La forêt de Golconde rassemble ainsi des faciès de végétation contrastés, dont les principaux déterminants sont connus, répartis sur une surface suffisamment restreinte pour qu'ils soient étudiés simultanément. Ce site, où des connaissances préalables ont été acquises (Portecop et Crisan, 1978 ; Lescure, 1980 ; Bâ et al., 2004 ; Imbert et al., 2004 ; Migeot, 2005 ; Migeot et al., 2010), apparaît donc bien adapté pour installer le dispositif expérimental destiné à l'étude de la croissance de *P. officinalis* en milieu naturel. Pour tenter de comprendre quel facteur, ou combinaison de facteurs, peut influencer la croissance des arbres, il est important de connaître précisément les conditions environnementales de chaque station d'étude. Le chapitre II est

donc consacré tout d'abord à la présentation du dispositif expérimental puis à la caractérisation des conditions mésologiques (sol, eau et végétation) des stations.

2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1 DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL

En 2005, pour tenter d'identifier les principaux déterminants de la structuration des peuplements forestiers marécageux, un échantillonnage systématique par grille de point a été réalisé dans la forêt marécageuse de Golconde (Migeot, 2005 ; Migeot et Imbert, 2010 ; cf. § I-3). La typologie écologique ainsi obtenue a fait ressortir quatre faciès de végétation régis par trois principaux déterminants édaphiques : l'inondation, la salinité et la nature du sol (Figure 14). À partir de cette étude préliminaire un nouveau dispositif expérimental destiné à l'étude de la croissance de *P. officinalis* dans son milieu naturel a été mis en place.

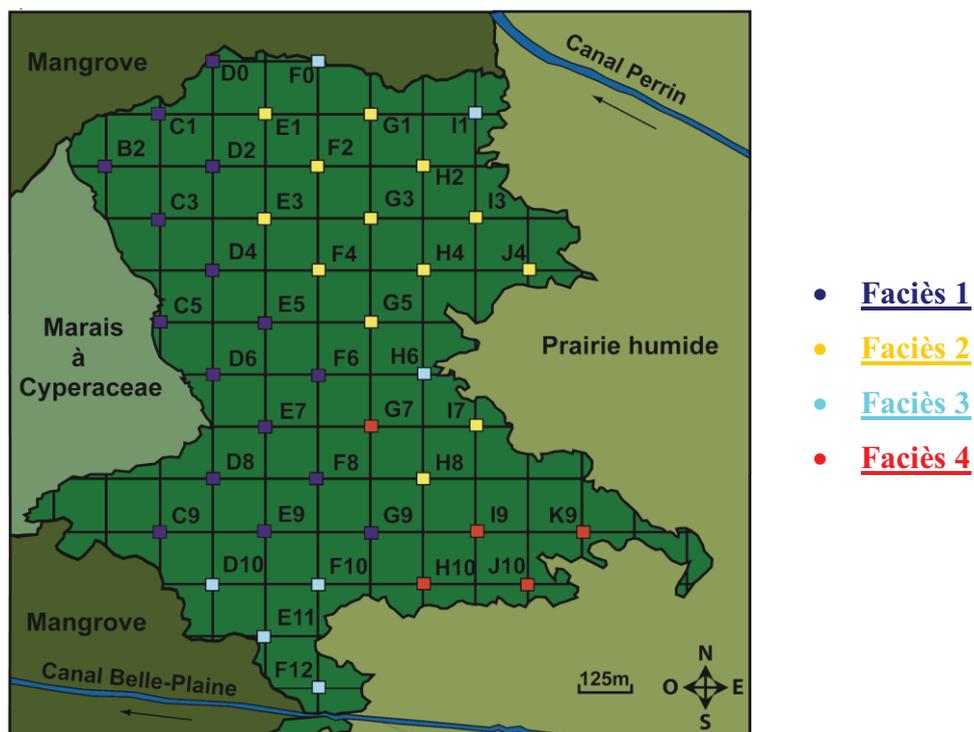


Figure 14. Représentation spatiale des différents faciès de la forêt marécageuse de Golconde (Migeot, 2005).

Afin de couvrir les principales situations édaphiques susceptibles d'influencer la croissance des arbres de cette forêt, le dispositif expérimental a été conçu en combinant deux modalités d'inondation : sol peu inondable et très inondable, de salinité : sol peu salé et salé, et de nature du sol : tourbe et argile. Chaque combinaison rencontrée sur le site d'étude est représentée par une station d'inventaire. L'effort d'échantillonnage a été plus important (4 parcelles) pour les situations les plus contrastées et les mieux représentées (stations I, II et III). Sur les sols salés, peu étendus, les deux modalités de nature de sol, tourbeuse pour la station IV et argileuse pour la station V, ont été échantillonnées par deux parcelles chacune. Ainsi, 16 parcelles ont été retenues, regroupées en 5 stations (Figure 15). Les conditions attendues par rapport à la première étude seront ensuite quantifiées et vérifiées pour chaque variable au cours de ce chapitre.

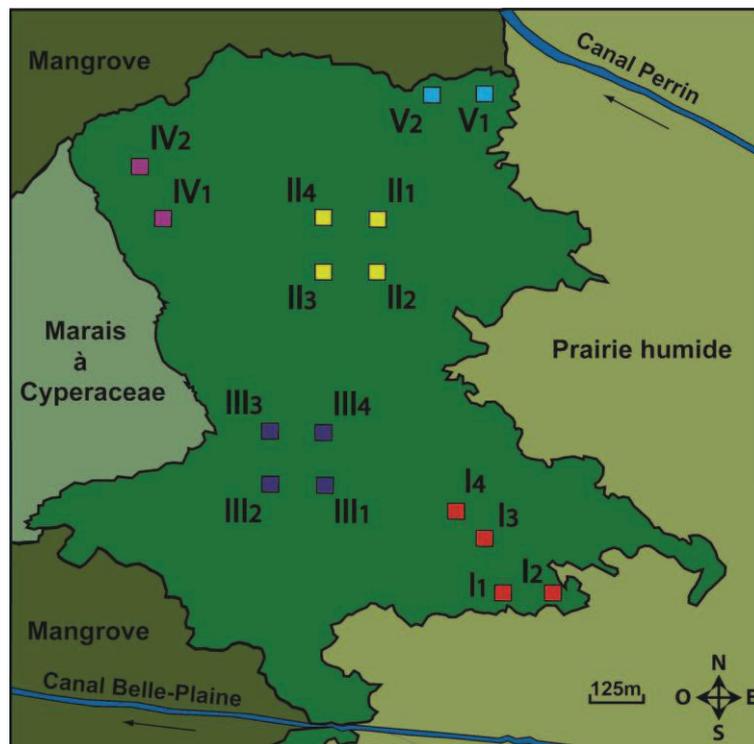


Figure 15. Représentation spatiale des stations d'inventaire. Les parcelles de même couleur appartiennent à une même station.

- **Station I** « peu salée, peu inondée et sol tourbeux » (I1, I2, I3 et I4)
- **Station II** « peu salée, inondée et sol argileux » (II1, II2, II3 et II4)
- **Station III** « peu salée, exondée et sol tourbeux » (III1, III2, III3 et III4)
- **Station IV** « salée, inondée et sol tourbeux » (IV1 et IV2)
- **Station V** « salée, peu inondée et sol argileux » (V1 et V2)

Le positionnement des parcelles a été réalisé de telle sorte qu'elles soient les plus représentatives possible de leur faciès respectif mais aussi qu'elles restent toutes accessibles au cours d'une même journée de terrain. Pour conserver un caractère aléatoire à cet échantillonnage stratifié, la grille d'échantillonnage systématique conçue en 2005 a été utilisée. Les parcelles de chaque station ont alors été centrées sur les intersections des mailles de 125 m ou à proximité si les conditions recherchées n'étaient pas réunies (ex : clairière, chablis). Le numéro des parcelles à l'intérieur des stations a été attribué en fonction du cheminement utilisé lors des relevés.

La superficie de chaque parcelle est de 400 m². Ses limites sont matérialisées sur le terrain par des tubes de PVC plantés aux quatre angles et aux médianes d'un carré de 20 m de côté orienté selon les quatre points cardinaux. Elles ont été localisées grâce à l'utilisation d'une boussole, d'un topofil et de la cartographie du site réalisée en 2005. Plus tard, leurs coordonnées géographiques ont été mesurées à l'aide d'un GPS suffisamment puissant pour recevoir le signal à travers la voûte forestière (annexe 2). Chaque parcelle a été repérée sur le terrain par un panneau indiquant le nom de la parcelle et de la station à laquelle elle appartient (annexe 3). Le cheminement entre les parcelles a été matérialisé par du ruban de chantier et des marques de peinture (jaune) sur les arbres.

2.2 CARACTÉRISATION PHYSICO-CHIMIQUE DES CONDITIONS ÉDAPHIQUES

2.2.1 LE SOL

La nature du sol était connue qualitativement grâce aux travaux antérieurs (Migeot et Imbert, 2010). Une vérification des caractéristiques attendues, sol argileux ou organique en passant par les divers gradients, a néanmoins été effectuée à l'aide de carottages réalisés avec une tarière gouge appelée communément « pelle à vase ». Afin de caractériser les différentes parcelles, des prélèvements ont été effectués dans la portion de sol abritant la majorité des

racines vivantes en milieu marécageux, entre 0 et 60 cm profondeur (Mitsch et Gosselink, 2000). Chaque échantillon prélevé était composé de deux sous échantillons provenant de deux carottes différentes. Ce procédé a été choisi pour limiter le nombre d'échantillons à analyser tout en gardant une valeur moyenne la plus représentative possible des conditions parcellaires. Plusieurs campagnes d'inventaire ont été réalisées en fonction du type d'analyse. Lors d'une première campagne pendant la saison des pluies, en octobre 2007, deux niveaux ont été retenus de manière à rendre compte de l'influence du battement de la nappe : entre 5 et 10 cm, et entre 40 et 45 cm de profondeur. Ces prélèvements, réalisés lorsque la nappe était au dessus ou au même niveau que le sol excepté pour la station III, ont permis de mesurer la salinité de l'eau interstitielle, de calculer la densité apparente (DA), l'humidité pondérale (Hp), l'humidité volumique (Hv) et la teneur en matière organique (MO). Une deuxième campagne a été réalisée en fin de saison sèche, en avril 2009, pour mesurer *in situ* le potentiel redox (Eh), la salinité de l'eau interstitielle et effectuer des prélèvements pour la mesure des pH (eau et KCl) et la réalisation en laboratoire d'analyses élémentaires (N total, C total, C organique, Capacité d'Échange Cationique, Cations Majeurs et Phosphore assimilable). Les mesures du potentiel redox et de la salinité de l'eau interstitielle ont été effectuées sur les deux sous échantillons de sol de chaque parcelle, à 10 cm de profondeur, avant leur regroupement. Les échantillons de sol pour les analyses élémentaires ont été prélevés entre 0 et 20 cm de profondeur.

Des mesures de salinité et de pH réalisées en parallèle par G. Loranger dans le cadre d'une étude sur la décomposition de la litière en forêt marécageuse ont été ajoutées pour renforcer l'échantillonnage. Ces mesures ont été effectuées en période humide (décembre 2008) et en période sèche (avril 2009) à 10 cm de profondeur dans les stations II, III et V.

2.2.1.1 LA DENSITÉ APPARENTE (DA)

La densité apparente rend compte de la texture, organique ou minérale, du sol et des variations de structure pour un matériau donné (Delsanti, 1999). Une DA faible caractérise un matériau poreux, aéré ce qui est le cas de la tourbe alors qu'une DA élevée caractérise un matériau dense, compact, comme l'est l'argile. La DA est particulièrement intéressante pour ramener les concentrations pondérales des divers éléments du sol à des concentrations volumiques. Le rapport à un même volume de sol exploitable par les racines permet de comparer des sols de densités très différentes comme le sont l'argile et la tourbe.

Elle est calculée par le rapport entre la masse sèche à 105 °C (masse constante après 72 h) et le volume de sol frais (volume « apparent ») :

$$DA = \text{masse sèche}_{105} / \text{volume frais}$$

Une pelle à vase a été employée pour effectuer les prélèvements sans comprimer ni perturber l'échantillon. Le volume apparent prélevé a été celui de deux portions de cylindre de 6 cm de diamètre, diamètre interne de la tarière, et de 5 cm de long soit 165,4 cm³.

2.2.1.2 L'HUMIDITÉ PONDÉRALE (HP₁₀₅)

L'humidité pondérale a été calculée à partir de la perte de masse après séchage 72h en étuve ventilée à 105 °C. Elle est exprimée en pourcentage de la masse initiale :

$$Hp_{105}(\%) = ((\text{masse fraîche} - \text{masse sèche}_{105}) / \text{masse fraîche}) * 100$$

Le séchage à l'air, qui est souvent utilisé, a le mérite de mieux traduire l'humidité résiduelle du sol après une forte demande climatique ; mais il est tributaire du degré hygrométrique de l'air. Le séchage en étuve est plus rapide et permet une meilleure reproductibilité des résultats.

2.2.1.3 L'HUMIDITÉ VOLUMIQUE (HV₁₀₅)

L'humidité volumique correspond au volume d'eau contenu dans un volume de sol donné. Elle est exprimée en pourcentage, et déduite dans le cadre de ce travail de la relation suivante :

$$Hv_{105}(\%) = ((\text{masse fraîche} / \text{volume frais}) - DA) * 100$$

2.2.1.4 TENEUR EN MATIÈRE ORGANIQUE (MO)

La teneur en matière organique du sol, exprimée en pourcentage, a été mesurée par la technique de la perte au feu à 550°C (Dean, 1974 ; Boyle, 2004). Santisteban et al. (2004) indiquent que la teneur en MO obtenue par cette méthode n'est pas très précise (perte d'une fraction des éléments minéraux) mais qu'elle est parfaitement adaptée aux comparaisons qualitatives des échantillons très organiques.

Les échantillons ont été passés à l'étuve à 105°C pendant 72 h pour les déshydrater et éliminer les pertes de masse dues aux pertes d'eau. Ils ont ensuite été broyés puis une fraction de chaque échantillon a été pesée et mise dans un four à moufle à 550°C pendant 4 h avant d'être de nouveau pesée. La fraction restante est considérée comme la fraction minérale.

2.2.1.5 POTENTIEL D'OXYDORÉDUCTION (Eh)

Le potentiel d'oxydoréduction ou potentiel redox, exprimé en millivolts (mV), permet d'apprécier le degré d'aération d'un sol. Il varie de 900 mV (conditions très oxydantes) à -400 mV (conditions très réductrices). Dans les sols hydromorphes la microflore consomme d'abord l'oxygène du sol puis réduit Mn^{4+} en Mn^{2+} , puis Fe^{3+} en Fe^{2+} ce qui abaisse le potentiel redox et ceci d'autant plus rapidement qu'il y a plus de substances carbonées (énergétiques) dans le milieu (Bonneau et Souchier, 1979). Les conditions réductrices témoignent donc d'un milieu très pauvre en oxygène où les processus de dégradation de la matière organique sont surtout des fermentations anaérobies à faible rendement. Plus le potentiel redox est grand ($Eh > 0$), plus le sol est oxydé donc moins inondable. Lorsqu'on extrait une carotte de sédiment ses conditions d'oxygénation changent et sont susceptibles de modifier rapidement le potentiel redox. Pour palier cet inconvénient les mesures ont été réalisées *in situ*, immédiatement après l'extraction des échantillons.

Le potentiel redox a été mesuré avec un multimètre portable « KNICK Portamess 651-2 » équipé d'une électrode combinée à anneau de platine (annexe 3). La mesure n'a été validée que lorsque la valeur affichée était stable durant au moins 15 secondes (ce qui a pu durer jusqu'à 5 mn en fonction du substrat).

2.2.1.6 SALINITÉ

La salinité NaCl, exprimée en $g.L^{-1}$, a été mesurée à l'aide d'un réfractomètre portable ATAGO. Les mesures ont été effectuées à 10 et 40 cm de profondeur en saison des pluies lors de la première campagne, et à 10 cm en saison sèche en parallèle avec celles du potentiel redox. L'eau interstitielle a été extraite par pressage manuel et clarifiée en cas de besoin au moyen d'un papier filtre. Quelques gouttes déposées sur le prisme permettent d'effectuer une lecture de salinité d'une précision de $0,5 g.L^{-1}$.

2.2.1.7 ANALYSES MINÉRALES

Des analyses élémentaires du sol ont été réalisées pour appréhender et comparer la fertilité des stations d'étude et mettre en évidence d'éventuelles carences en nutriments, hypothèse avancée dans la partie I-3. Elles ont été effectuées dans les 20 premiers centimètres du sol où se concentre la majeure partie des racines dont la progression en profondeur est limitée par les conditions hypoxiques entraînées par l'inondation. La saison sèche a été choisie car le retrait de la nappe sous la surface du sol permet de prélever des échantillons de sol dans des conditions équivalentes dans toutes les parcelles (sans risque de perte d'éléments par

écoulement de l'eau de gravité). Ce travail a été complété par des analyses d'eau de nappe prélevée en saison humide (cf. § II-2.2.2).

Les échantillons de sol ont été conditionnés sur le terrain dans des sacs fermés hermétiquement et stockés quelques jours en chambre froide avant d'être acheminés au laboratoire d'analyse de l'unité Agropédoclimatique (UR135 APC) de L'INRA Antilles Guyane. Le laboratoire a alors réalisé les mesures des pH (eau et KCl) par la méthode électrométrique, du pourcentage d'azote total (N) et du carbone total (C) par la méthode de Dumas, du carbone organique (Corg) par la méthode d'oxydation sulfochromique, la capacité d'échange cationique (CEC) par la méthode Metson à pH 7, du dosage des cations majeurs (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} et Mg^{2+}) par la méthode par agitation et du phosphore assimilable par les méthodes d'Olsen Dabin et de Truog. La description et les références de chaque méthode sont disponibles en annexe 4. Le laboratoire fournit des données exprimées en fonction d'une masse de matière sèche. Ces mesures ont été rapportées à un volume de sol par l'intermédiaire des densités apparentes calculées précédemment.

2.2.2 L'EAU DE NAPPE

2.2.2.1 NIVEAU D'INONDATION ET MICROTOPOGRAPHIE

En milieu marécageux tropical, la microtopographie joue un rôle important dans les variations spatiales du niveau d'inondation et dans la circulation de l'eau (Koponen et al., 2004). Elle a été décrite dans chaque parcelle pendant la période de submersion maximale en mesurant le niveau de la nappe par rapport au sol tous les mètres le long de la diagonale nord-est / sud-ouest (28 m). Ces mesures ont également permis d'apprécier le degré moyen d'inondation de chaque parcelle par le calcul du niveau moyen de la nappe par rapport au sol le long de la diagonale. Le niveau moyen de la nappe par rapport au sol de chacune des parcelles a par la suite permis de pondérer les variations saisonnières du niveau de la nappe afin d'obtenir une image plus précise de l'état d'inondation des parcelles et pas uniquement des piézomètres.

2.2.2.2 SUIVI DES VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA SALINITÉ, DE LA TEMPÉRATURE ET DU NIVEAU DE LA NAPPE

Durant deux ans, de juillet 2007 à juillet 2009, le niveau et la salinité de la nappe ont été mesurés tous les 14 jours. Ce suivi a permis de mettre en évidence leurs évolutions dans chaque parcelle. La température a été mesurée au même rythme mais sur une période plus courte, de mars 2008 à juillet 2009 soit un peu plus d'une année. Pour cela, chaque parcelle a été équipée d'un piézomètre d'un mètre de profondeur. Ces piézomètres ont été construits à

partir de tubes en PVC de 1,3 m de longueur et de 80 mm de diamètre, densément perforés sur un mètre de hauteur à partir de leur base. Avant d'être enfoncés dans le sol, les tubes ont été entourés de Géotextile afin de laisser circuler l'eau et d'empêcher le passage des particules susceptibles de les boucher (annexe 3). Les piézomètres ont été positionnés approximativement au centre de chaque parcelle, à proximité d'une butte ou de contreforts de *P. officinalis* de manière à limiter le tassement du sol lors des mesures.

Ce dispositif a permis de mesurer l'évolution de la salinité et de la température de l'eau de nappe en surface, à 5 cm, à 20 cm, à 60 cm et à 100 cm de profondeur ainsi que les variations du niveau de la nappe par rapport à la surface du sol. La salinité a été calculée à partir des mesures de conductivité, exprimées en mS/cm, qui prend en compte tous les sels présents dans l'eau. La salinité NaCl, exprimées en g.L^{-1} , a été obtenue à partir de la relation $y = 0,6306x - 0,5999$ ($R^2 = 0,9894$) établie à partir de dosages effectués au laboratoire à la fois par réfractométrie et par conductimétrie. Les mesures *in situ* ont été effectuées toutes les deux semaines avec un multimètre « MultiLine P4 » équipé d'une sonde « TetraCon 325® » (annexe 3).

Les variations de la nappe et la salinité à 20 et 60 cm de profondeur ont été suivies mensuellement par Daniel Imbert de novembre 2003 (nappe) et de mars 2004 (salinité) à novembre 2006, sur trois autres piézomètres installés sur le même site. Un premier était situé non loin de la limite avec la mangrove en zone salée proche de la station V, un deuxième au cœur de la forêt marécageuse bien inondée proche de la station II, et enfin un troisième au sud du massif dans une zone riche et relativement exondée proche de la station I (cf. Figure 15). Ce travail préliminaire a permis, additionné au présent suivi, de mesurer les variations du niveau de la nappe pendant près de six ans (2003-2009) et près de cinq ans (2004-2009) pour la salinité, avec seulement une interruption de six mois début 2007

2.2.2.3 POTENTIEL HYDROGÈNE (PH) ET ANALYSES MINÉRALES

Pour compléter les analyses des 20 premiers centimètres de sol, des analyses d'eau de nappe ont été réalisées à 10 cm et 60 cm sous la surface de la nappe. La collecte des échantillons s'est déroulée en décembre 2009, à la fin de la saison des pluies, dans les trois principales stations (I, II et III). Les prélèvements ont été effectués dans les piézomètres pour les deux profondeurs, mais des prélèvements supplémentaires ont été réalisés dans des trous creusés à la tarière gouge à 10 cm de profondeur, afin de vérifier si la composition de l'eau des piézomètres était identique à celle de l'eau de nappe du sol. Pour ne pas masquer les éventuelles différences de composition en fonction de la profondeur, l'eau a été collectée à la

profondeur désirée avec une seringue de 200 ml reliée à un tuyau souple. L'eau à ensuite été conditionnée dans des flacons en verre fermés hermétiquement. Le pH a été mesuré immédiatement en arrivant au laboratoire avant de congeler les échantillons et de les acheminer au laboratoire d'analyse de l'unité Agropédoclimatique (UR135 APC) de l'INRA Antilles Guyane. Le laboratoire a alors réalisé le dosage des cations majeurs (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} et Mg^{2+}) et du phosphore soluble par spectrométrie d'absorption. La description et les références de la méthode sont disponibles en annexe 4.

2.3 CARACTÉRISATION DE LA VÉGÉTATION

2.3.1 STRUCTURE

La structure de la végétation a été décrite à l'aide des principaux descripteurs des peuplements forestiers : la densité de tiges, la surface terrière et la hauteur de la voûte. Les parcelles de 400 m² ont été subdivisées en quatre placettes contigües de 100 m². À l'intérieur de ces placettes, le diamètre de tous les troncs d'arbres et des tiges de lianes (dbh) a été mesuré à hauteur de poitrine (1,30 m) lorsqu'il était supérieur ou égal à un centimètre. Quand les troncs avaient des contreforts ou des irrégularités se prolongeant jusqu'à 1,3 m de hauteur, ce qui est souvent le cas de *P. officinalis*, la mesure a été prise 20 cm au dessus, parfois même à l'aide d'une échelle. Chaque tronc d'arbre mesuré a été, numéroté, et marqué au niveau de la mesure par un cercle de peinture. Ce marquage permettra de ré-inventorier les arbres afin de suivre leur croissance individuelle et d'apprécier la dynamique du peuplement. Les arbres comportant plusieurs troncs (souches dotées de réitérations basses) ont été répertoriés. La mesure du diamètre a été effectuée avec un mètre ruban, ou un pied à coulisse pour les plus petites tiges. La hauteur dominante moyenne de la voûte a été calculée dans chaque parcelle à partir de la mesure au clinomètre (SUUNTO) des quatre arbres les plus hauts.

2.3.2 FLORISTIQUE

L'inventaire forestier a permis d'identifier et de dénombrer les espèces d'arbres et de lianes dont le diamètre était supérieur ou égal à 1 cm. La diversité de la végétation arborescente et lianescente ($\text{DBH} \geq 1 \text{ cm}$) a alors été appréciée pour chaque station à l'aide d'indices de diversité. L'indice de Shannon-Weaver (H'), l'Équitabilité de Piélou (E'), l'indice de Simpson (D) et l'indice de Hill ont été calculés. La description du calcul de ces indices est disponible au paragraphe I-5. L'Équitabilité de Piélou peut varier de 0 à 1, il est maximal quand les espèces ont des abondances identiques dans le peuplement et il est minimal quand une seule espèce domine tout le peuplement. L'indice de Simpson mesure la probabilité que

deux individus sélectionnés au hasard appartiennent à la même espèce ce qui donne plus de poids aux espèces abondantes qu'aux espèces rares. Il aura une valeur de 0 pour indiquer le maximum de diversité, et une valeur de 1 pour indiquer le minimum de diversité. Le fait d'ajouter des espèces rares à un échantillon, ne modifie pratiquement pas la valeur de l'indice. L'indice de Hill est un indice intégrateur qui permet d'obtenir une vue encore plus précise de la diversité observée en prenant en compte à la fois les espèces abondantes ($1/D$) et les espèces rares ($e^{H'}$). Plus l'indice de Hill s'approche de la valeur 1, et plus la diversité est faible. Pour compléter ce travail un inventaire floristique qualitatif (présence absence) a été réalisé pour les plantules d'arbres et les autres types biologiques. Dans chaque parcelle les phanérogames (dbh < 1 cm) et les fougères, terrestres ou épiphytes, ont été identifiées à l'espèce. En cas de doute lors de l'identification, la « Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique » (Fournet, 2002) a été utilisée.

2.4 ANALYSES STATISTIQUES

Des ANOVA à un facteur ont été réalisées afin de mettre en évidence d'éventuelles différences entre les stations. Les données ne respectant pas, dans une grande majorité des cas, les conditions d'application de l'ANOVA classique (distribution normale et homogénéité des variances), elles ont été classées par rang. Si le test était significatif, un test post-hoc de comparaison multiple SNK (Student Newman Keuls), qui détecte de petites différences entre les moyennes (Scherrer, 1984), a été réalisé sur les rangs (Conover et Iman, 1981).

Les comparaisons entre deux échantillons ont été effectuées à l'aide du test non paramétrique U de Mann et Whitney. Des corrélations entre facteurs ont été recherchées à l'aide du coefficient de Pearson (données suivant une loi normale) ou de Spearman (données ne suivant pas une loi normale).

3 RÉSULTATS

3.1 CONDITIONS ÉDAPHIQUES

3.1.1 PHYSICO-CHIMIE DU SOL

3.1.1.1 DENSITÉ APPARENTE (DA), HUMIDITÉ PONDÉRALE (HP), HUMIDITÉ VOLUMIQUE (HV) ET TENEUR EN MATIÈRE ORGANIQUE DU SOL (MO)

Les DA mesurées sont comprises entre 123 et 476 g.dm⁻³ et les Hp entre 62 et 88 % (Tableau 1). Ces valeurs sont conformes aux travaux de Delsanti (1999) qui a décrit deux grands types de sol dans le massif forestier de Golconde : les sols tourbeux avec une DA inférieure à 400 g.dm⁻³ et les sols argilo-tourbeux à argileux avec une DA supérieure à 400 g.dm⁻³. Cet auteur a également divisé ces grands types en trois classes selon leur humidité pondérale : les sédiments à fort taux d'argile avec une Hp comprise entre 50 et 60 %, les sédiments argilo-organiques avec une Hp comprise entre 60 et 70 % et les tourbes avec une Hp supérieure à 70 %. Les Hv mesurées sont comprises entre 74 et 92 % (Tableau 1). D'après Dzikowski (2002) les valeurs d'Hv pour la tourbe à saturation sont comprises entre 85 et 95 % ce qui confirme la présence de tourbe. Enfin, les valeurs de teneur en MO sont comprises entre 19 et 77 % ce qui, selon la classification la plus communément utilisée (Andrejko et al., 1983) indique la présence de trois types de sédiments dans les stations d'étude :

- les argiles, entre 15 et 30 % de MO
- les argiles tourbeuses, entre 30 et 50 % de MO
- les tourbes, teneur en MO supérieur à 50 %.

Les valeurs de DA, Hp et Hv ne diffèrent pas significativement d'une profondeur à l'autre ($P > 0,05$). La station III se démarque cependant par une tendance opposée aux autres stations avec une DA plus faible et des teneurs en eau supérieures en profondeur. La teneur en MO est plus importante en surface qu'en profondeur ($P < 0,01$) ce qui indique la présence d'une proportion d'argile supérieure en profondeur dans la plupart des stations.

Tableau 1. Densité apparente (DA), humidité pondérale (Hp), humidité volumique (Hv) et taux de matière organique (MO) du sol des stations à 10 et 40 cm de profondeur. La DA est exprimée en g.dm^{-3} alors que l'Hp, l'Hv et MO sont exprimés en pourcentage. Les principaux résultats des ANOVA effectuées sur les rangs sont indiqués en bas de chaque variable. Dans une colonne donnée, les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

Profondeur (cm)	DA (g.dm^{-3})		Hp (%)		Hv (%)		MO (%)	
	10	40	10	40	10	40	10	40
	<i>n</i>							
I	4 143 b	187 b	86 ab	82 b	88 a	85 ab	81 a	61 a
II	4 187 a	327 a	83 b	73 c	92 a	88 ab	59 b	31 b
III	4 134 b	120 c	87 a	88 a	86 a	92 a	77 a	67 a
IV	2 123 b	148 b	88 a	86 b	90 a	90 ab	77 a	63 a
V	2 413 a	476 a	66 c	62 c	79 a	74 b	29 c	19 b
ANOVA <i>F</i>	10,75	22,52	8,55	30,64	2,37	3,45	9,51	7,61
<i>P</i> -value	<0,001	<0,0001	0,002	<0,0001	0,12 <i>ns</i>	0,046	<0,001	0,003

Le Tableau 1 montre une certaine homogénéité dans les DA, les Hp, les Hv et les teneurs en MO des dix premiers centimètres pour les stations I, III et IV. Ces valeurs correspondent à un sol tourbeux. Le sol de la station II se démarque légèrement des sols des stations précédentes avec une DA un peu plus élevée et des teneurs en humidité et en MO plus basses toujours caractéristiques de la tourbe mais qui contient une proportion d'argile plus importante. La station V se démarque plus nettement avec la valeur de DA la plus élevée et les teneurs en humidité et en MO les plus basses qui correspondent à un sol argilo-tourbeux. Bien que l'exondation de la station III ait été supérieure à celle des autres stations lors des prélèvements ses valeurs de Hv en sont très proches.

À 40 cm de profondeur l'organisation des stations reste la même mais les écarts se creusent entre les stations tourbeuses et tourbo-argileuses. La teneur en MO baisse pour l'ensemble des stations. Les sols des stations I, III et IV restent dans la catégorie des tourbes tandis que ceux de la station II rentrent dans la classe des argiles tourbeuses et ceux de la station V dans celle des argiles.

3.1.1.2 SALINITÉ DE L'EAU INTERSTITIELLE DU SOL

Les mesures de salinité viennent conforter le choix du positionnement des différentes parcelles. Toutefois la station IV n'est pas aussi salée qu'attendu. La station I se démarque par la plus faible salinité, tant en surface qu'en profondeur. Quelle que soit la profondeur ou la saison, la hiérarchie des stations est identique mais plus ou moins tranchée (Tableau 2).

Tableau 2. Salinité de l'eau interstitielle du sol (g.L^{-1}) à différentes profondeurs. Les mesures à 10 cm comprennent les données de G. Loranger pour les stations II, III et V. Les principaux résultats des ANOVA effectuées sur les rangs sont indiqués en bas de chaque variable. Dans une colonne donnée, les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

Période Profondeur	Salinité (g.L^{-1})					
	Sèche		Humide		Humide	
	10 cm		10 cm		40 cm	
	<i>n</i>		<i>n</i>	<i>n</i>		
I	8	4 c	5	3 c	5	4 d
II	32	7 b	28	4 bc	3	9 c
III	22	7 b	18	4 bc	3	7 c
IV	8	7 b	4	6 b	4	12 b
V	17	11 a	16	7 a	3	21 a
ANOVA <i>F</i>		12,86		15,46		36,63
<i>P</i> -value		< 0,0001		< 0,0001		< 0,0001

La salinité à 10 cm de profondeur (Tableau 2) est plus faible en saison humide qu'en saison sèche pour l'ensemble des stations ($P < 0,0001$). La différence varie de 1 à 2 g.L^{-1} pour les quatre premières stations, alors que l'amplitude de la variation est bien plus importante pour la station la plus salée (V) avec en moyenne 4 g.L^{-1} .

La salinité est plus importante en profondeur qu'en surface pour l'ensemble des stations ($P < 0,0001$), mais avec des amplitudes différentes. La station V est non seulement la plus salée mais possède aussi le plus grand écart entre la surface et la profondeur où la salinité monte à plus de 20 g.L^{-1} . Dans tous les cas la station V se démarque nettement par une salinité plus élevée.

3.1.1.3 MESURES ÉLECTROCHIMIQUES

3.1.1.3.1 POTENTIEL HYDROGÈNE (PH)

Les mesures de pH eau et KCl effectuées en saison sèche (Tableau 3) ne montrent pas de différences significatives ($p > 0,05$). En saison sèche, le sol des stations V et II est nettement plus acide que celui des autres stations. Le sol de la station III est le moins acide. Les données de G. Loranger viennent confirmer cette hiérarchie en période sèche. En période humide, les valeurs de pH sont plus élevées et ne sont pas statistiquement différentes entre les stations. Le pH de la station III évolue très peu d'une saison à l'autre et reste neutre à légèrement basique.

Tableau 3. Mesures électrochimiques à 10 cm de profondeur. Potentiel hydrogène (eau et KCl) en saison sèche pour les 5 stations, pH (eau) pour les deux saisons (données G. Loranger) dans les stations II, III, V et potentiel redox (*Eh*) en saison sèche (mV) pour les 5 stations. Les principaux résultats des ANOVA effectuées sur les rangs sont indiqués en bas de chaque variable. Dans une colonne donnée, les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

Période	pH eau		pH eau		Eh (mV)
	Sèche	pH KCl	Sèche	Humide	Sèche
	<i>n</i>		<i>n</i>		<i>n</i>
I	4 6,47 ab	6,43 ab			8 62 b
II	4 5,49 c	5,46 c	24 5,54 b	6,81 a	8 226 a
III	4 6,94 a	6,94 a	12 7,10 a	7,20 a	8 78 b
IV	2 6,19 bc	6,21 bc			8 90 b
V	2 5,98 bc	5,99 bc	12 5,97 b	7,15 a	8 89 b
ANOVA <i>F</i>	13,54	12,52	18,96	2,36	13,76
<i>P</i> -value	< 0,001	< 0,001	< 0,0001	0,11 ns	< 0,0001

3.1.1.3.2 POTENTIEL D'OXYDORÉDUCTION (*Eh*)

Le potentiel redox (Tableau 3) a été mesuré uniquement à 10 cm de profondeur, à la fin de la saison sèche, après un mois d'exondation. Malgré cela, les valeurs mesurées restent basses et correspondent à un milieu déficient en oxygène, en condition de semi-anaérobiose (Bonneau et Souchier, 1979). L'activité minéralisatrice y est faible et il y a réduction du Fe^{3+} par les micro-organismes.

La station II se démarque avec un potentiel redox moyen deux fois plus élevé (Tableau 3) qui se situe dans la fourchette haute de la gamme de semi-anaérobiose donnée par Bonneau et Souchier (1979). Cette valeur traduit la présence d'une activité minéralisatrice non négligeable pour cette station qui se trouve inondée la majeure partie de l'année et donc dans des conditions très réductrices.

3.1.1.4 ANALYSES ÉLÉMENTAIRES

Les résultats des analyses minérales effectuées sur le sol sont rassemblés dans le Tableau 4. La mesure de la concentration en P, qui devait être fournie par le laboratoire de L'INRA, n'a pas pu être réalisée sur les échantillons de sol pour des raisons techniques et ne figure donc pas parmi les résultats.

La CEC ne présente pas de différence significative entre les stations mais elle reste globalement plus faible pour les stations III et IV. La somme des cations est significativement

plus élevée dans les stations argileuses (II et V). Le taux de saturation est très élevé pour l'ensemble des stations. Ainsi, même sans Na^+ , le complexe apparaît saturé. Les concentrations en sodium sont assez élevées, avec une concentration maximale pour la station V et minimale pour la station I. Le potassium est d'avantage présent dans les stations argileuses et sa concentration est significativement moindre dans la station IV. Il en est de même pour le calcium, mais cette fois les stations III et IV ont significativement les concentrations les plus faibles. La concentration en magnésium est plus faible dans les stations tourbeuses. Le rapport K/Na ne montre pas différences significatives (valeur de P très élevée), mais semble plus bas dans les stations III et IV. Enfin, le rapport Ca/Mg est significativement plus élevé dans les stations I et II et plus bas dans les stations III et V, la station IV ayant une position intermédiaire.

Tableau 4. Capacité d'échange cationique (CEC), somme des cations (SC), taux de saturation sans Na^+ (TS) et concentration des cations majeurs (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} et Mg^{2+}) des 20 premiers cm du sol des stations d'étude exprimés en mmol.dm^{-3} . Les principaux résultats des ANOVA effectuées sur les rangs sont indiqués en bas de chaque variable. Dans une colonne les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

Station	<i>n</i>	CEC	SC	TS (%) sans Na^+	Na^+	K^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	K/Na	Ca/Mg
I	4	200,0 a	223,4 b	98 b	27,5 c	1,1 bc	140,8 bc	54,0 b	0,041 a	2,61 a
II	4	178,8 a	292,8 a	147 a	43,2 ab	1,5 ab	177,2 ab	70,9 ab	0,037 a	2,51 a
III	4	147,3 a	228,2 b	126 a	43,9 ab	1,0 bc	124,7 c	58,7 b	0,024 a	2,13 b
IV	2	145,9 a	203,4 b	115 ab	34,4 bc	0,7 c	117,3 c	50,9 b	0,021 a	2,23 ab
V	2	355,1 a	515,9 a	116 ab	108,7 a	3,2 a	275,4 a	128,7 a	0,030 a	2,14 b
ANOVA <i>F</i>		2,47	6,55	7,46	8,09	6,84	8,09	5,09	2,13	7,33
<i>P</i> -value		0,11 ns	0,006	0,005	0,003	0,005	0,003	0,014	0,15 ns	0,004

Les concentrations volumiques moyennes du sol en azote et en carbone sont rassemblées dans le Tableau 5. La concentration en azote total est plus élevée dans la station V et plus basse dans la station IV. Les variations stationnelles de la concentration en carbone total et de la concentration en carbone sont identiques. Les teneurs volumiques sont maximales dans les stations II et V et minimales dans la station IV. Enfin, le rapport C/N qui indique le degré de minéralisation ne diffère pas significativement entre les parcelles.

Tableau 5. Concentrations en azote total (N), carbone total (Ctot), carbone organique (Corg), exprimé en g.dm^{-3} , et rapport carbone azote (C/N) dans les 20 premiers cm du sol des stations d'étude. Les principaux résultats des ANOVA effectuées sur les rangs sont indiqués en bas de chaque variable. Dans une colonne donnée, les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

Station	<i>n</i>	N	C tot	C org	Corg/N
I	4	4,28 bc	57,26 b	50,31 b	11,77 a
II	4	4,88 ab	71,20 a	61,24 a	12,54 a
III	4	4,05 bc	50,91 bc	44,07 bc	10,88 a
IV	2	3,25 c	44,17 c	35,10 c	10,81 a
V	2	6,77 a	102,31 a	84,93 a	12,55 a
ANOVA <i>F</i>		5,65	16,93	13,37	1,53
<i>P</i> -value		0,010	< 0,001	< 0,001	0,14 ns

3.1.2 PHYSICO-CHIMIE DE L'EAU DE NAPPE

3.1.2.1 NIVEAU D'INONDATION ET MICRORELIEF

Le profil topographique selon la diagonale nord-est/sud-ouest de chaque parcelle est représenté par station sur la Figure 16. L'observation conjointe de ces courbes met en évidence des variations de niveau d'inondation et de microrelief entre les stations.

La stations II est la plus inondée et possède le microrelief le plus marqué. Le calcul du niveau moyen du sol par rapport au niveau de référence de la nappe permet de vérifier statistiquement ces observations graphiques. Ainsi, le niveau relatif moyen du sol varie significativement suivant les stations ($F = 245,50$; $P < 0,0001$). Il est de -12 cm pour la station II. Suivent les stations IV et V avec -4 cm, puis par la station I avec +8 cm, et enfin la station III, la plus exondée, avec +15 cm. Les stations IV et V ont un même niveau moyen, mais la lecture des profils topographiques permet de les départager. La station IV possède un microrelief bien plus marqué que la station V : la surface du sol y est constituée de creux profondément inondés et de bosses exondées (comme dans la station II). Dans la station V, la proportion de sol inondé est plus importante mais la hauteur d'eau y est moindre.

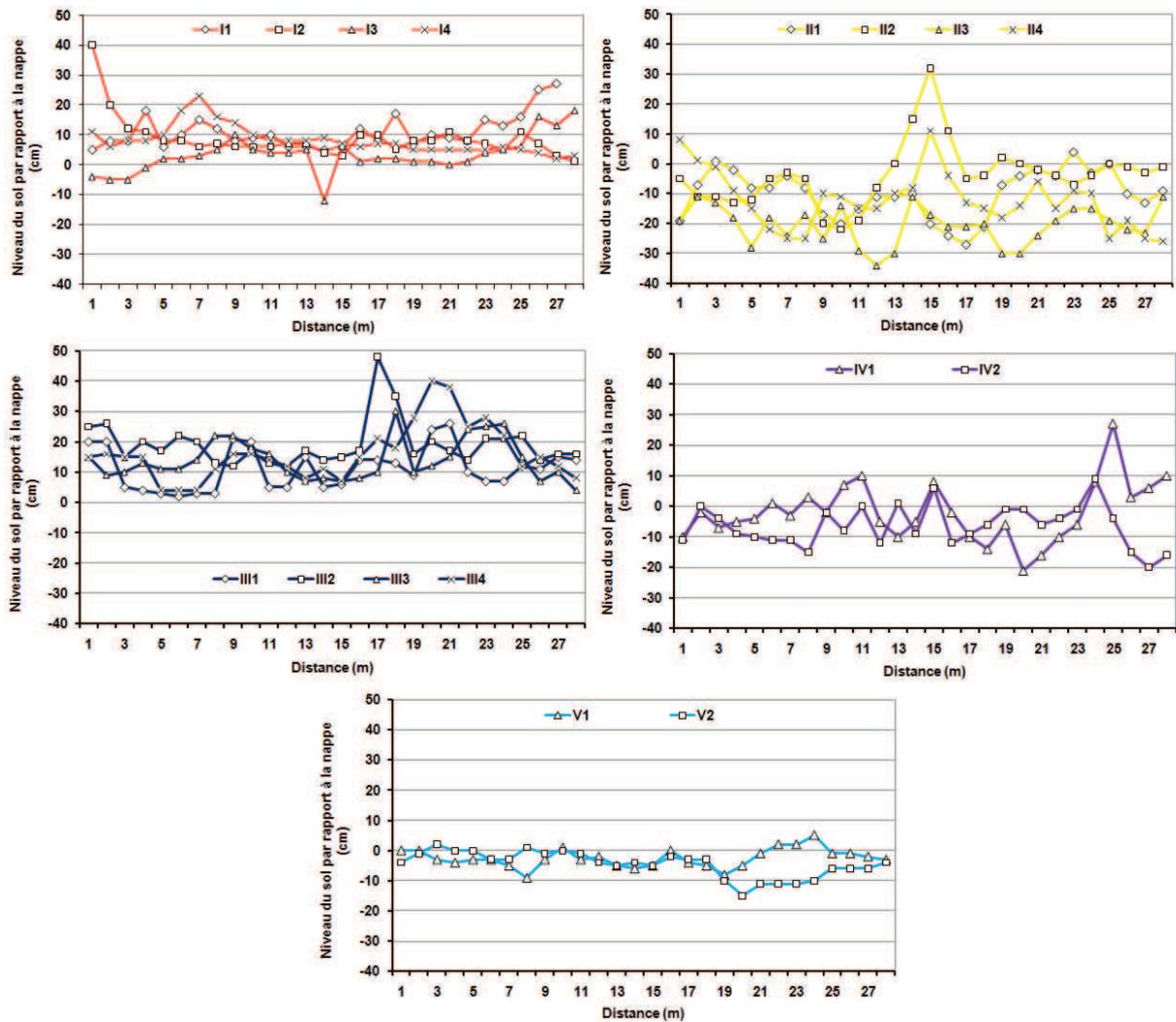


Figure 16. Profils topographiques des parcelles selon la diagonale nord-est/sud-ouest (28 m), représentés avec la même échelle pour chaque station. Le niveau « 0 » représente la surface de la nappe pour chacune des parcelles (niveau de référence du 14/10/2007, cf. Figure 17).

3.1.2.2 SUIVI SAISONNIER DE L'INONDATION

La correspondance entre les mesures de niveau de nappe effectuées dans les anciens piézomètres (AP) avec celles effectuées dans les nouveaux est très bonne pour les stations II et V (Figure 17). Le niveau global de la nappe dans la station I est environ 5 cm plus bas que celui mesuré dans l'ancien piézomètre. Le suivi saisonnier des variations du niveau de la nappe montre la persistance tout au long de l'année des différences de niveau d'inondation entre les stations démontrées précédemment par la mesure du niveau moyen du sol par rapport à la nappe. Le suivi à long terme permet de mettre en évidence une relative stabilité du niveau de nappe ponctuée d'abaissements marqués qui ont lieu chaque année depuis 2003 pendant la période de faible précipitation dite du « carême ».

Le suivi du niveau de nappe dans les stations (de juillet 2007 à Juillet 2009) a débuté juste après une période sèche très marquée et exceptionnellement longue (de février à juin). Ces conditions desséchantes ont entraîné un rabattement record de la nappe (Figure 17). Le cas de la station V est particulièrement intéressant. Le rabattement de la nappe y a été maximal mais le niveau d'eau y est remonté très vite, bien avant celui des autres stations. L'abaissement de la nappe au cours de l'année suivante (2008) a été beaucoup moins marqué et entrecoupé de remontées de nappe induites par des perturbations pluvieuses importantes qui ont morcelé la saison sèche et maintenu l'inondation de la station II (Figure 17). Enfin, la saison sèche 2009 a été plus classique avec un abaissement de nappe maximal fin mars / début avril.

Les variations du niveau de la nappe dans les cinq stations apparaissent synchronisées mais d'amplitudes différentes et cela principalement lors des phases de fort abaissement (idem dans les anciens piézomètres). Sur l'ensemble du suivi, la station V se démarque nettement avec la plus forte amplitude de variation de nappe pour chacun des épisodes d'abaissement et de remise en eau. Les stations II et IV, les plus inondées, évoluent conjointement avec une forte amplitude. Les stations I et III, moins inondées, évoluent aussi conjointement mais avec une amplitude d'inondation plus faible.

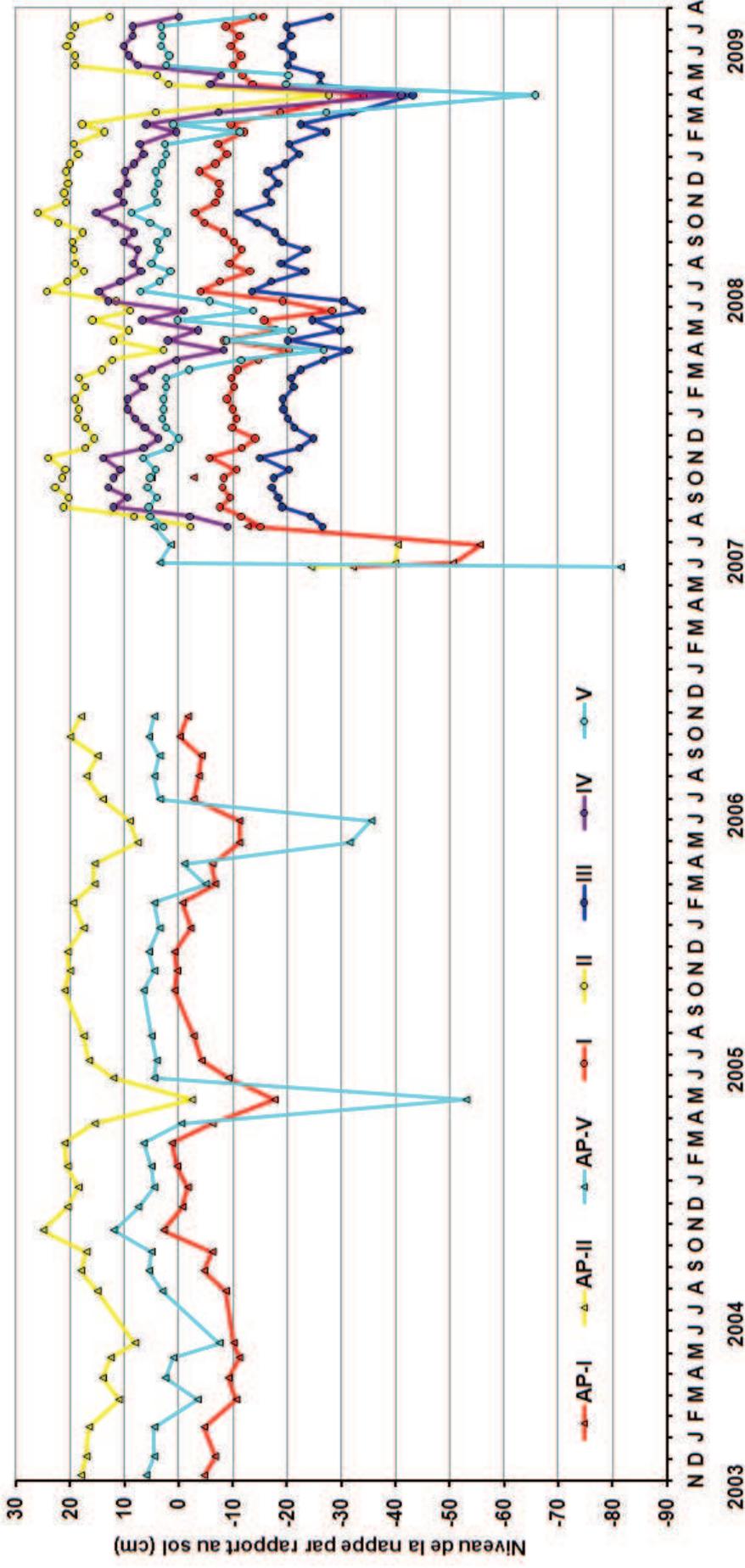


Figure 17. Évolution sur 64 mois du niveau moyen de la surface de la nappe mesurée dans les anciens piézomètres (AP) pour la période 2003-2007 (relevés mensuels) et dans chaque station pour la période 2007-2009 (relevés tous les 14 jours). La valeur « 0 » correspond au niveau moyen de la surface du sol de chacune des stations.

3.1.2.3 SUIVI SAISONNIER DE LA SALINITÉ

Quelle que soit la station ou la saison, un gradient vertical existe avec une augmentation de la salinité en profondeur (Figure 18, Figure 19, annexe 5 et Tableau 6). Le gradient s'établit suivant la gravité. La salinité et son gradient vertical sont plus marqués dans les stations inondées (II, IV et V). Dans la station III, la salinité semble se stabiliser dès 60 cm de profondeur (Figure 19).

Tableau 6. Salinité moyenne (g.L⁻¹) sur 24 mois de la nappe en surface, à 5 cm, 20 cm, 60 cm et 100 cm de profondeur pour chaque station. Les principaux résultats des ANOVA effectuées sur les rangs sont indiqués en bas de chaque variable. Dans une colonne les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

Station	Surface	5 cm	20 cm	60 cm	100 cm
I	1,7 c	1,7 c	2,3 d	3,4 e	4,3 e
II	2,3 b	2,3 b	4,1 c	7,0 c	8,4 c
III	1,0 c	2,4 b	4,6 b	5,7 d	5,8 d
IV	3,2 a	2,5 b	4,9 b	9,1 b	10,1 b
V	3,4 a	5,6 a	9,7 a	15,9 a	17,3 a
ANOVA F	37,37	40,6	151,27	592,43	1340,6
P-value	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001

Le Tableau 6 rassemble les salinités moyennes sur deux ans, à toutes les profondeurs et pour l'ensemble des stations. La salinité est différente entre les sites en surface et pour l'ensemble des profondeurs. Quelle que soit la profondeur, la station V reste la plus salée et la station I la moins salée. Jusqu'à 20 cm, seules ces deux stations se démarquent nettement. En revanche, à partir de 60 cm de profondeur chaque station possède une salinité moyenne significativement différente établissant ainsi la même hiérarchie stationnelle que celle obtenue avec les mesures dans l'eau interstitielle, à 40 cm de profondeur. Ces écarts se maintiennent tout au long de l'année (Figure 18 et annexe 5).

De manière générale, la salinité varie davantage dans les 20 premiers centimètres qu'en profondeur (60 et 100 cm). Ce phénomène, bien visible sur l'annexe 5 se confirme dans le temps.

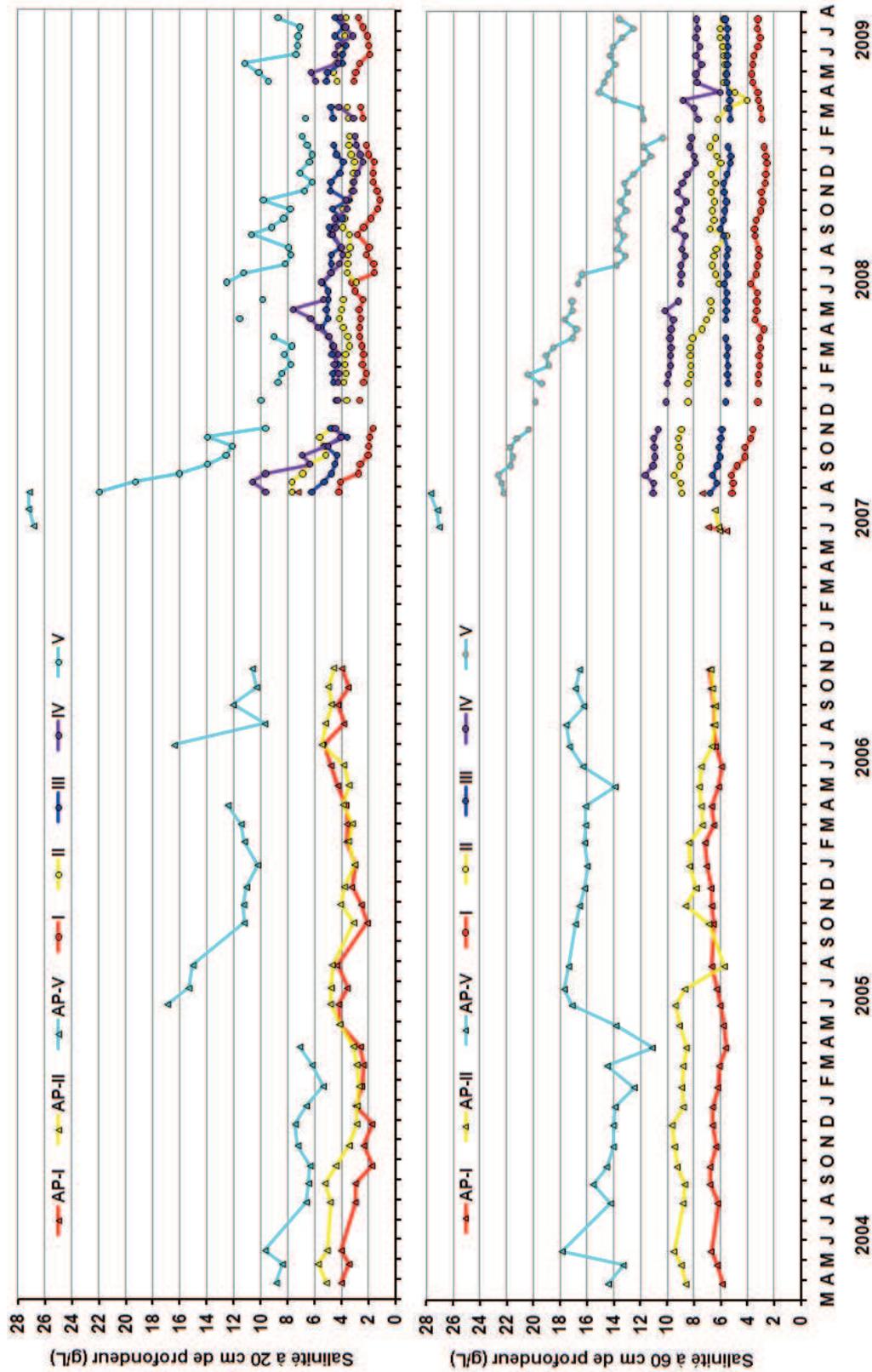


Figure 18. Évolution sur 64 mois de la salinité moyenne (g.L^{-1}) de la nappe à 20 et 60 cm de profondeur par rapport à la surface du sol. Les marqueurs triangulaires correspondent aux mesures effectuées dans les anciens piézomètres (AP) pour la période 2003-2007 (relevés mensuels) alors que les marqueurs circulaires correspondent aux mesures effectuées dans chaque station pour la période 2007-2009 (relevés tous les 14 jours). Les couleurs indiquent le type de station dont les anciens piézomètres sont les plus proches. Les points ne sont pas reliés lorsque des données des données sont manquantes.

Une baisse constante de la salinité est observable entre juillet 2007 et janvier 2009 à 20 et 60 cm de profondeur. Jusqu'à 20 cm la salinité baisse assez brutalement pour l'ensemble des stations et cesse de diminuer environ six mois plus tard en janvier 2008. À 60 cm il en est de même pour les stations I et III, alors que la chute de la salinité se poursuit jusqu'en janvier 2009 pour les stations situées plus au nord. À 1 m de profondeur, les stations ne semblent pas être affectées et leur salinité est assez stable - sauf pour la station V dont la salinité baisse lentement jusqu'à une chute brutale d'environ 4 g.L^{-1} en juillet 2008, immédiatement suivie par la stabilité.

L'interaction entre le niveau de la nappe et la salinité est représentée pour chaque station sur la Figure 19. Dans l'ensemble lorsque la nappe s'abaisse la salinité a tendance à augmenter dans les 20 premiers cm (tant qu'il reste de l'eau). En profondeur, la salinité a tendance à rester stable tant que la baisse de la nappe n'est pas trop importante puis, à partir d'un certain niveau, commence à chuter. Une augmentation de la salinité en profondeur accompagne ensuite la remontée du niveau de nappe. Ces phénomènes sont nettement plus marqués dans les stations les plus inondées II, IV et V par rapport aux stations I et III où la salinité reste très stable, principalement en profondeur.

Les variations du niveau de nappe peuvent donc avoir des effets totalement opposés sur la salinité. C'est pourquoi aucune corrélation directe entre les variations du niveau et de la salinité de la nappe n'est significative, ni à 20 cm de profondeur ($r = -0,157$; $P > 0,05$) ni à 60 cm ($r = 0,185$; $P > 0,05$).

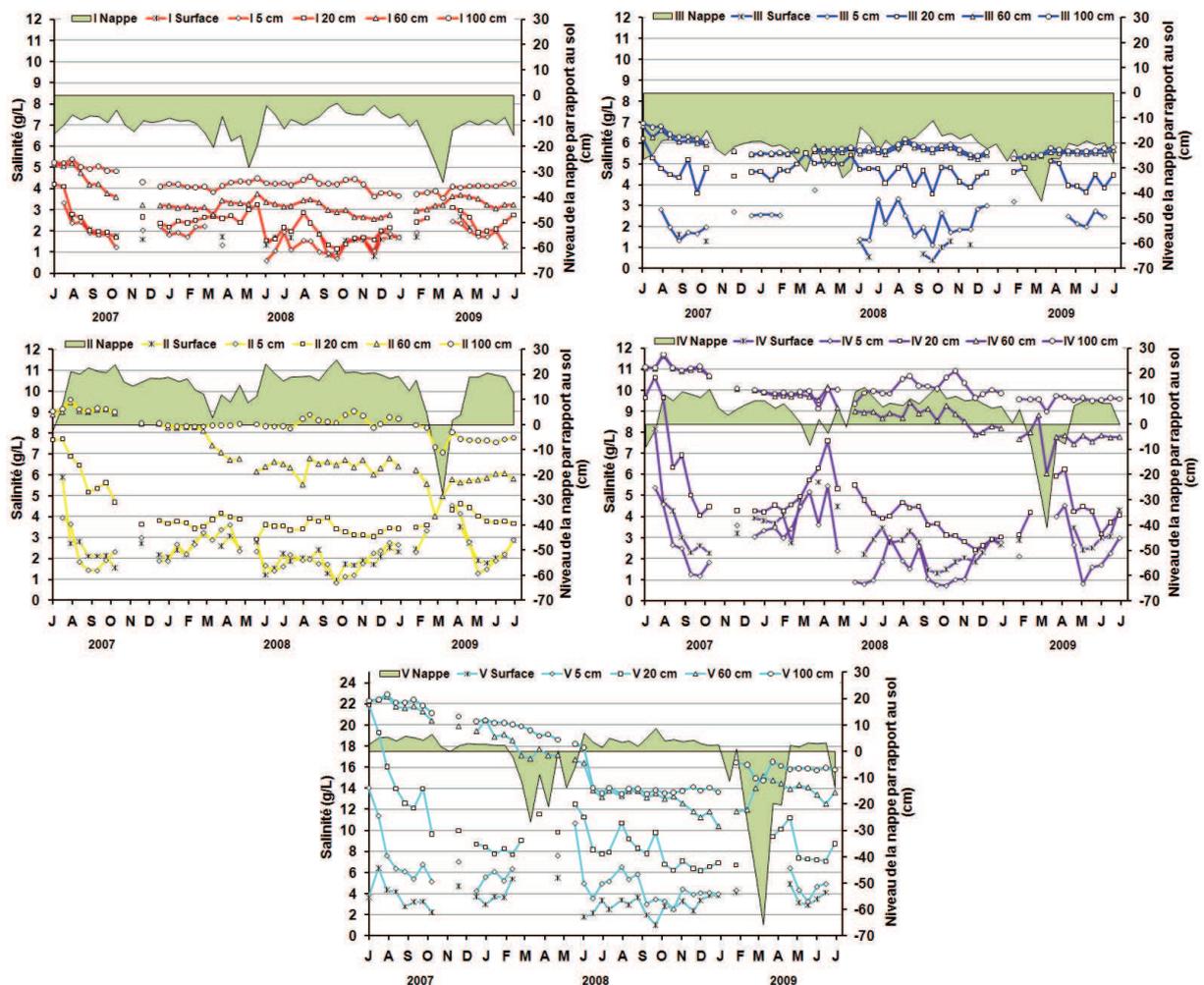


Figure 19. Évolution du niveau moyen (cm) de la surface de la nappe et de la salinité (g.L^{-1}) de la nappe mesurée à différentes profondeurs par rapport à la surface du sol (surface, 5 cm, 20 cm, 60 cm et 100 cm) dans chaque station, pour la période 2007-2009 (relevés tous les 14 jours).

3.1.2.4 SUIVI SAISONNIER DE LA TEMPÉRATURE DE LA NAPPE

La température de la nappe a été relevée toutes les deux semaines pendant 17 mois. Au cours de ces sorties de nombreuses mesures ont été effectuées (hauteurs et salinité de nappe, récolte de litière). Une journée entière était alors nécessaire pour couvrir l'ensemble des parcelles. La température, surtout dans les 20 premiers centimètres, était susceptible de varier en fonction de l'heure de passage dans les stations. Le suivi des températures a donc été représenté en fonction des profondeurs et non en fonction des stations (Figure 20).

Les variations saisonnières de la température de la nappe suivent globalement les fluctuations de celles de l'air (Figure 20) avec un degré de moins en moyenne (Tableau 7). L'écart de température entre la nappe et l'air est plus fort aux mois de juillet et d'août, lorsque les

températures atmosphériques sont élevées et quasiment nulles, aux mois de mars et avril, en période de basses eaux et d'augmentation de la température de l'air. Paradoxalement l'abaissement maximal de la nappe n'intervient pas quand les températures moyennes sont les plus hautes mais plutôt lorsqu'elles sont basses. La période d'enfoncement de la nappe coïncide en fait avec une période de raréfaction des précipitations concomitantes au régime de vent du nord plus frais et plus sec que les alizés d'est à sud-est.

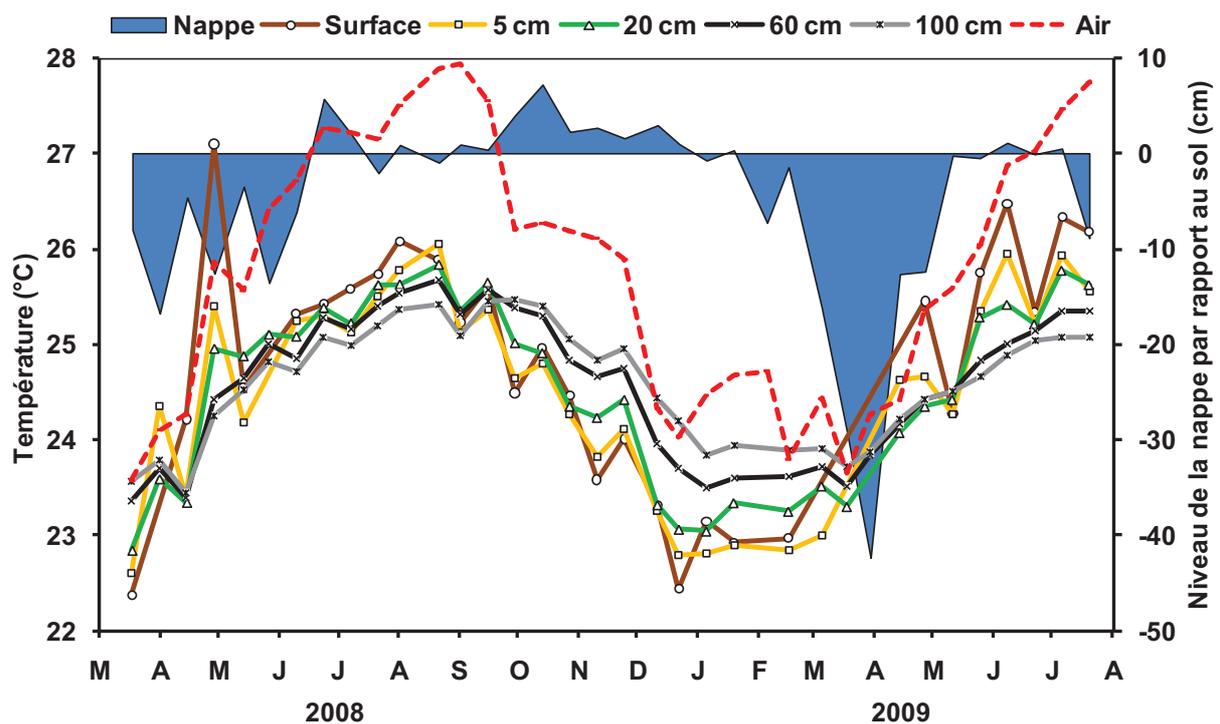


Figure 20. Évolution sur 17 mois du niveau moyen de la nappe par rapport au sol (cm), de la température moyenne de l'air et de la nappe (°C) en surface, à 5 cm, 20 cm, 60 cm et 100 cm de profondeur pour l'ensemble des stations. La température moyenne de l'air a été calculée en faisant la moyenne des températures horaires mesurées à la station météorologique du Raizet par Météo France entre deux mesures de températures de nappe. Le niveau de la nappe représenté est une indication des fluctuations relatives de son niveau calculé par la moyenne des suivis de chaque station.

Avec un peu plus de 24,5 °C, les températures moyennes de la nappe sur 17 mois ne diffèrent pas selon les profondeurs ($F = 0,44$; $P > 0,05$) mais sont plus faibles que celles de l'air ($F = 4,98$; $P < 0,001$). Toutefois les amplitudes sont bien différentes avec un minimum de 2 °C à un mètre de profondeur et un maximum de 4,7 °C en surface (Tableau 7). Ainsi le gradient vertical s'inverse en fonction des saisons. La température en profondeur est plus fraîche que celle des 20 premiers centimètres en période chaude et plus chaude en période fraîche. L'inversion du gradient intervient en début de baisse et de hausse des températures.

Tableau 7. Température moyenne (°C) de l'air sur 17 mois et, pour chaque station, de la nappe : en surface, à 5 cm, 20 cm, 60 cm et 100 cm de profondeur par rapport à la surface du sol. Dans une colonne donnée, les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

Température (°C)	Moyenne	Minimale	Maximale	Amplitude
Air	25,8 a	23,6	27,9	4,4
Surface	24,8 b	22,4	27,1	4,7
5 cm	24,5 b	22,6	26,1	3,5
20 cm	24,5 b	22,8	25,8	3,0
60 cm	24,6 b	23,4	25,7	2,3
100 cm	24,6 b	23,4	25,5	2,1

3.1.2.5 POTENTIEL HYDROGÈNE (PH) ET ANALYSES ÉLÉMENTAIRES

Le pH (Tableau 8) de l'eau de nappe en période humide est proche du neutre (7) quelle que soit la profondeur ou les stations. En surface la station II est la plus basique alors qu'à 60 cm elle devient la plus acide. Ces valeurs correspondent bien avec celles mesurées à la même période dans les premiers centimètres du sol par G. Loranger (Tableau 3).

La plupart des mesures des cations majeurs et du phosphore ne présentent pas de différences significatives entre les stations. Cependant à 10 cm de profondeur la concentration en sodium est significativement plus élevée dans la station III. À 60 cm de profondeur seul le rapport Ca/Mg présente des différences significatives : il est plus fort pour la station II qui se détache des deux autres. Si nous élevons le seuil de tolérance à 10 % nous nous apercevons qu'il existe, pour le niveau 10 cm, et seulement pour le potassium, la même hiérarchie entre stations que pour les mesures faites sur les échantillons de sol. L'ordre des stations est inversé pour le calcium et le magnésium. Toujours au seuil 10 % mais à 60 cm, le phosphore apparaît moins présent dans la station III.

Les mesures des cations et du phosphore présentent une très forte variabilité intra-stationnelle avec parfois pour une même station des valeurs qui diffèrent d'un facteur 3. Soit les variations sont effectivement très importantes sur une petite surface soit il y a eu une erreur dans le traitement des échantillons. Les mesures de pH qui ont été effectuées avant le conditionnement et l'envoi au laboratoire étant très cohérentes tout comme les analyses effectuées sur le sol, il est possible qu'il y ait eu un mélange d'échantillons lors des analyses ou que le mode de conservation (congélation) des échantillons ne soit pas adapté.

Tableau 8. Potentiel hydrogène (pH) et concentrations (mg.L⁻¹) des cations majeurs (Na⁺, K⁺, Ca²⁺ et Mg²⁺) et du phosphore (P) dans l'eau de nappe à 10 et 60 cm de profondeur des stations I, II et III. Les principaux résultats de l'ANOVA effectuée sur les rangs sont indiqués en bas de chaque variable. Dans une colonne donnée, les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil P > 0,05.

	<i>n</i>	pH	K ⁺	Na ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	P	K/Na	Ca/Mg
10 cm de profondeur									
I	4	6,93 ab	4,2 a	541 ab	242 a	123 a	0,14 a	0,0083 a	1,9 a
II	6	7,18 a	6,1 a	461 b	163 a	89 a	0,13 a	0,0134 a	1,8 a
III	7	6,82 b	3,2 a	762 a	297 a	162 a	0,16 a	0,0056 a	2,0 a
ANOVA <i>F</i>		7,2	3,21	3,86	3,21	3,04	0,41	3,58	0,35
<i>P</i> -value		0,007	0,074 ns	0,048	0,074 ns	0,083 ns	0,67 ns	0,058 ns	0,71 ns
60 cm de profondeur									
I	4	6,80 a	2,8 a	666 a	289 a	167 a	0,15 a	0,0048 a	1,8 b
II	4	6,55 b	1,8 a	989 a	525 a	205 a	0,28 a	0,0020 a	2,6 a
III	4	6,75 a	2,1 a	988 a	380 a	215 a	0,12 a	0,0040 a	1,9 b
ANOVA <i>F</i>		5,82	0,36	1,72	1,54	0,36	3,08	0,93	4,83
<i>P</i> -value		0,024	0,71 ns	0,23 ns	0,27 ns	0,71 ns	0,096 ns	0,43 ns	0,038

3.1.3 SYNTHÈSE

3.1.3.1 VÉRIFICATION DES CONDITIONS ÉDAPHIQUES ATTENDUES

Les caractéristiques physiques du sol des différentes stations sont conformes aux attentes (Tableau 9). Les sols tourbeux et les sols argileux sont donc les deux grands types de sol présents sur la zone d'étude. Les deux principaux constituants sont mélangés en différentes proportions qui varient selon la profondeur. Ainsi, le sol de la station V est tourbeux-argileux en surface et argileux-tourbeux à argileux en profondeur. Celui des stations I, III et IV est tourbeux en surface comme en profondeur. Enfin, le sol de la station II est tourbeux en surface et tourbeux-argileux en profondeur. Au moment du prélèvement, en période humide, tous les sols étaient saturés en eau, même dans la station III où la nappe était à plus de 10 cm sous la surface du sol.

Tableau 9. Valeurs pour chaque station des trois variables ayant été utilisées pour la mise en place du dispositif expérimental. Le niveau d'inondation correspond à la valeur moyenne sur deux ans du niveau de la nappe par rapport au sol (cm). La salinité correspond à la valeur moyenne sur deux ans de la salinité de la nappe à 20 et 60 cm de profondeur (g.L^{-1}). La texture du sol est donnée pour 10 et 40 cm de profondeur (T : tourbe ; A : argile ; A-T : argile tourbeuse).

	Inondation (cm)	Salinité (g.L^{-1})		Texture	
		20 cm	60 cm	10 cm	40 cm
I	-8	2	3	T	T
II	+12	4	7	T	A-T
III	-15	5	6	T	T
IV	+4	5	9	T	T
V	+4	10	16	A-T	A

Les écarts de salinité du sol entre les stations sont également conformes aux attentes sauf pour la station IV qui n'est pas aussi salée qu'attendu. La salinité est toujours plus élevée en profondeur suivant un gradient vertical. Tant que le niveau de la nappe était suffisant pour effectuer des mesures de salinité au conductimètre, le suivi saisonnier a permis de mettre en évidence une augmentation de la salinité concomitante à la baisse du niveau de la nappe. En moyenne un écart de 3 à 4 g.L^{-1} a été relevé entre les deux périodes à 10 cm de profondeur. Dans les parcelles les plus salées, des cristaux ont été observés à la surface du sol pendant les périodes les plus sèches.

Le niveau moyen d'inondation des parcelles est conforme au protocole mis en place. La station II est la plus inondée alors que la station III est la plus exondée. L'évolution du niveau de la nappe au cours du temps suit un même motif pour l'ensemble des stations mais avec des amplitudes différentes, plus marquées pour les stations argileuses II et V. Chaque année la nappe subit un enfoncement maximal autour du mois d'avril en fin de période sèche.

3.1.3.2 GÉOCHIMIE

La température de la nappe suit les variations saisonnières de la température de l'air avec en moyenne 1 °C de moins. Les températures de surface présentent une amplitude identique à celle de l'air (environ 4,5 °C) alors qu'en profondeur elle est deux fois moins importante (2,1 °C). L'écart de température entre la nappe et l'air est plus fort aux mois de juillet et d'août lorsque les températures sont élevées, et quasiment nul aux mois de mars et avril en période de basses eaux et d'augmentation de la température de l'air.

Le pH des 20 premiers cm du sol de l'ensemble des stations est globalement proche de la neutralité en période humide. La baisse d'environ 1,5 unités pH observée en saison sèche dans les stations II et V est directement reliée à la nature du sol. Elle est due principalement à l'oxydation des pyrites (sulfure de fer) contenues dans l'argile qui libère de l'acide sulfurique provoquant ainsi l'acidification du milieu ($2\text{FeS}_2 + 2\text{H}_2\text{O} + 7\text{O}_2 \rightarrow 2\text{FeSO}_4 + 2\text{H}_2\text{SO}_4$). La baisse de la nappe permet un meilleur accès à l'oxygène qui provoque cette oxydation probablement facilitée par l'action de bactéries. Le potentiel redox positif observé en période sèche (particulièrement dans la station II) vient confirmer l'existence de ces phénomènes d'oxydation.

L'ensemble des potentiels redox mesurés en période sèche correspond à un milieu déficient en oxygène. Étonnamment la plus élevée est mesurée dans la station la plus inondée en période humide (II).

De manière générale et malgré l'expression des concentrations en fonction d'un volume de sol, les analyses élémentaires effectuées sur le sol des stations possédant une fraction d'argile non négligeable ont montré des valeurs toujours supérieures à celles des stations tourbeuses. Cela peut s'expliquer par la composition chimique des deux matériaux. L'argile est naturellement plus riche en minéraux que la tourbe, de constitution essentiellement organique. Cependant, parmi les variables mesurées aucune ne paraît très nettement déficitaire. Que ce soit dans le sol ou dans l'eau, seul le potassium semble moins présent dans les stations III et IV mais cela pas toujours de manière significative. Le rapport Ca/Mg qui est assez bas pour un sol sous influence marine et plus élevé pour un sol sous influence terrigène (Medina et al, 2007) mérite tout de même un peu d'attention. Il est supérieur pour la station II (dans le sol et dans l'eau de nappe en profondeur), et aussi pour la station I (dans le sol uniquement). L'influence marine est donc moins importante dans les stations I et II.

Le complexe adsorbant de l'ensemble des stations est saturé et la somme des cations est très largement supérieure à la CEC. Cela peut s'expliquer par la présence importante de certains cations dissous dans l'eau qui sature le sol : le calcium issu du bassin versant calcaire mais aussi le sodium contenu dans l'eau d'origine marine. La différence qui existe entre les mesures de carbone total et de carbone organique s'explique par la forte présence de carbonates issus de l'altération du bassin versant calcaire. Elle est ainsi plus élevée dans les stations à plus forte proportion d'argile (V et II).

3.2 VÉGÉTATION

3.2.1 STRUCTURE

La structure de la végétation forestière a été abordée selon quatre principaux descripteurs : la surface terrière, la densité de tige, le diamètre moyen et la hauteur de la voûte.

La surface terrière, toutes espèces confondues, varie peu entre les stations ($F = 0,17$; $P > 0,05$) (Figure 21a). La station I possède la valeur moyenne la plus élevée avec $53 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$, alors que la station IV a la plus faible avec $39 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$. En revanche la densité de tiges (Figure 21b) est beaucoup plus variable ($F = 25,12$; $P < 0,0001$). La station III possède le plus de tiges avec $11119 \text{ tiges}.\text{ha}^{-1}$ alors que la station II a la plus faible avec $2225 \text{ tiges}.\text{ha}^{-1}$. La hauteur de voûte de chaque station représentée sur la Figure 26 complète utilement ces observations. Les peuplements dont les arbres sont les plus gros sont ceux qui présentent les plus fortes surfaces terrières combinées à de faibles densités de tiges et qui ont la plus haute voûte. Inversement, les peuplements dont les arbres ont de petits diamètres sont ceux qui présentent les plus faibles surfaces terrières combinées à des densités de tiges élevées et qui ont la voûte la plus basse. La variabilité intra-stationnelle indiquée sur les figures par les barres d'erreur apparait plus importante pour la surface terrière que pour la densité dans les peuplements à fort diamètres (I et II) alors qu'elle est plus élevée pour la densité de tige dans les peuplements plus denses (III et IV).

Contrairement aux surfaces terrières totales (toutes espèces confondues), celles de *P. officinalis* diffèrent nettement entre les stations ($F = 6,67$; $P < 0,01$). Tout en restant l'espèce dominante, *P. officinalis* représente entre 92 et 99 % de la surface terrière totale pour les stations I, II, IV et V alors qu'il ne représente que 56 % dans la station III. Alors que dans les stations I et II les peuplements de *P. officinalis* ont une surface terrière et un diamètre moyen (Figure 23) plus élevé ($F = 14,57$; $P < 0,001$), les trois autres stations sont plus denses ($F = 7,04$; $P < 0,01$) et donc peuplées d'individus de plus faible diamètre.

La surface terrière comme la densité de tiges des autres espèces d'arbres est nettement plus importante dans la station III (respectivement : $F = 25,37$ et $P < 0,0001$; $F = 30,15$ et $P < 0,0001$). Bien que la différence ne soit pas significative ($P = 0,57$), la densité de tiges des autres espèces y est même supérieure à celle de *P. officinalis*. Les stations II et V se démarquent par la quasi-absence d'autres espèces d'arbres. La station I qui possède approximativement la même surface terrière et la même densité de *P. officinalis* que la station

II se démarque par la présence d'autres espèces. L'interprétation conjointe de la surface terrière et de la densité indique que ces arbres ont un faible diamètre.

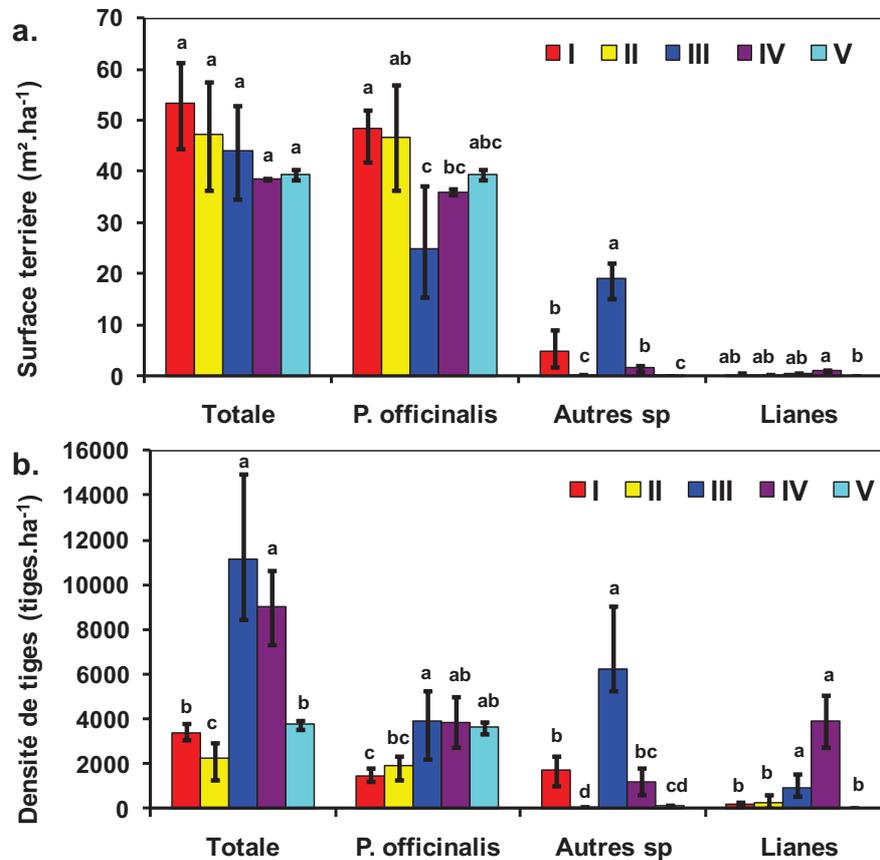


Figure 21. Surface terrière (a) et densité de tiges (b) totale, de *P. officinalis*, des autres espèces d'arbres et des lianes, pour les cinq stations étudiées. Les barres d'erreurs indiquent les valeurs extrêmes. Dans une catégorie donnée, les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

Les lianes ne représentent qu'une infime portion de la surface terrière (Figure 21a). La contribution des lianes à la surface terrière apparaît toutefois légèrement supérieure pour la station IV ($F = 4,11$; $P < 0,05$). La représentativité des lianes est bien plus importante en termes de densité (Figure 21b). Elle est plus élevée dans les stations denses surtout dans la station IV où elle participe grandement à la forte densité du peuplement ($F = 11,18$; $P < 0,01$).

La contribution des tiges mortes à la surface terrière et à la densité est maximale pour la station V avec respectivement 9 et 12 %, et minimale pour la station IV avec respectivement 1 et 5 % (Figure 22 a et b). Dans les stations I et II la contribution des tiges mortes à la densité

est très proche mais elle diffère pour la contribution à la surface terrière. Les tiges mortes sont donc de plus gros diamètres dans la station I. La proportion de tiges mortes de *P. officinalis* est très faible dans la station IV et maximale dans la V. La prédominance de la proportion de tiges mortes sur la proportion de surface terrière morte dans les stations II et V indique que les tiges mortes sont plutôt des individus de faible diamètre ce qui est confirmé par la Figure 24 où sont représentés les pourcentages de tiges mortes par classes de diamètre.

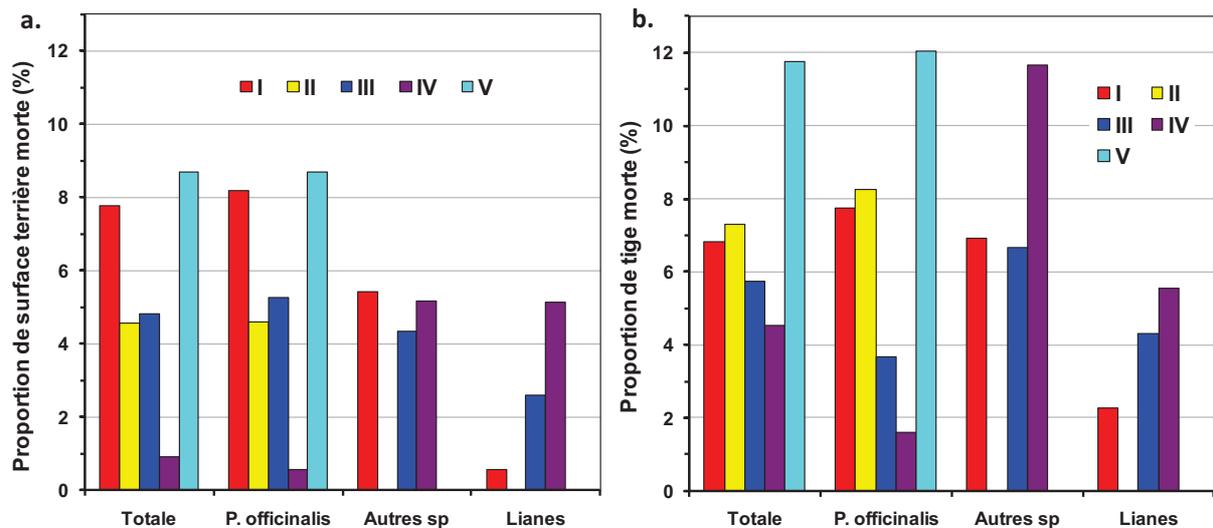


Figure 22. Contribution des tiges mortes à la surface terrière (a) et à la densité (b) totale, de *P. officinalis*, des autres espèces d'arbres et des lianes, pour les cinq stations étudiées.

Dans la station III, la contribution des tiges mortes de *P. officinalis* est à peu près équivalente et celle des autres espèces pour ce qui concerne la surface terrière. En revanche, elle est nettement supérieure pour les autres espèces en termes de densité de tiges. Il y a donc plus de tiges mortes chez les petits diamètres des autres espèces d'arbres dans la station III. Pour la station IV, le pourcentage de tiges mortes des autres espèces d'arbre comme celui des lianes apparaît nettement plus important tant en surface terrière qu'en densité de tiges.

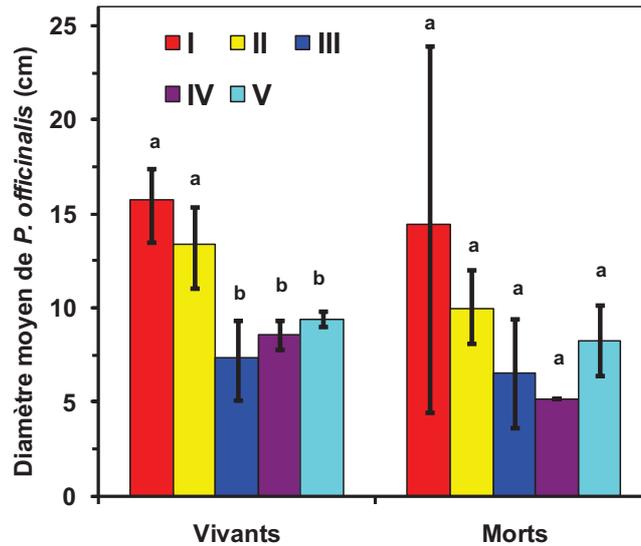


Figure 23. Diamètre moyen (cm) des tiges vivantes et mortes de *P. officinalis* dans chaque station. Les barres d'erreurs indiquent les valeurs extrêmes. Dans une catégorie donnée, les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

La distribution des tiges de *P. officinalis* par classes de diamètres (Figure 24) fait ressortir deux types de peuplements. Les peuplements des stations I et II dont le nombre de tiges diminue lentement avec l'augmentation du diamètre, et les peuplements des stations III, IV et V beaucoup plus riches en petits diamètres et dont la densité de tiges chute brutalement dans les classes de diamètres supérieurs. A partir de la classe 20,1 – 25 cm de diamètre et pour les classes suivantes, la tendance s'inverse et ce sont les stations I et II qui possèdent alors le plus grand nombre de tiges.

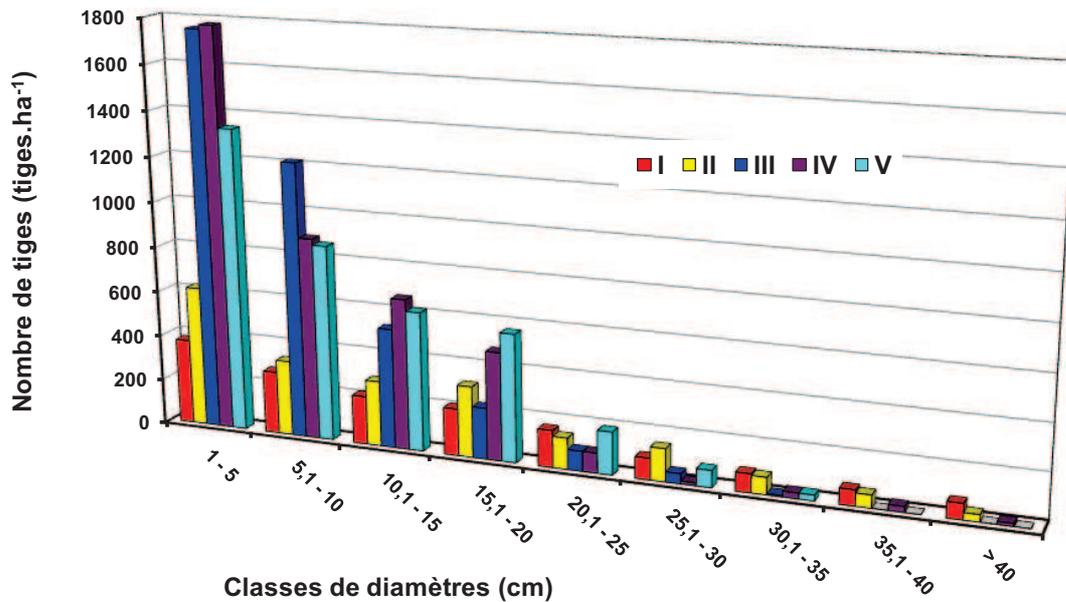


Figure 24. Distribution des tiges de *P. officinalis* (tiges.ha⁻¹) par classes de diamètre pour les cinq stations.

La proportion de tiges mortes de *P. officinalis* n'est pas répartie de la même manière dans les cinq stations (Figure 25). Quel que soit le diamètre, la station IV possède toujours le pourcentage de morts le plus faible. Dans la station I, il croît jusqu'à la classe 15,1 – 20 cm avant de baisser puis d'atteindre son maximum pour les plus gros diamètres. Dans la station II, le pourcentage de morts est principalement réparti dans les petits diamètres, plus précisément entre 5 et 15 cm. Le pourcentage de mort de la station III est assez bien réparti selon les classes de diamètre, et oscille entre 3 et 6 % avant un pic pour les plus gros diamètres qui reste relatif, compte tenu du très petit nombre de tiges inventoriées dans cette catégorie. Le pourcentage de tiges mortes est assez élevé dans toutes les classes de la station V et en particulier chez les très petits diamètres, entre 1 et 5 cm (13 % de tiges mortes) et pour la classe 20,1 – 25 cm (12 % de tiges mortes).

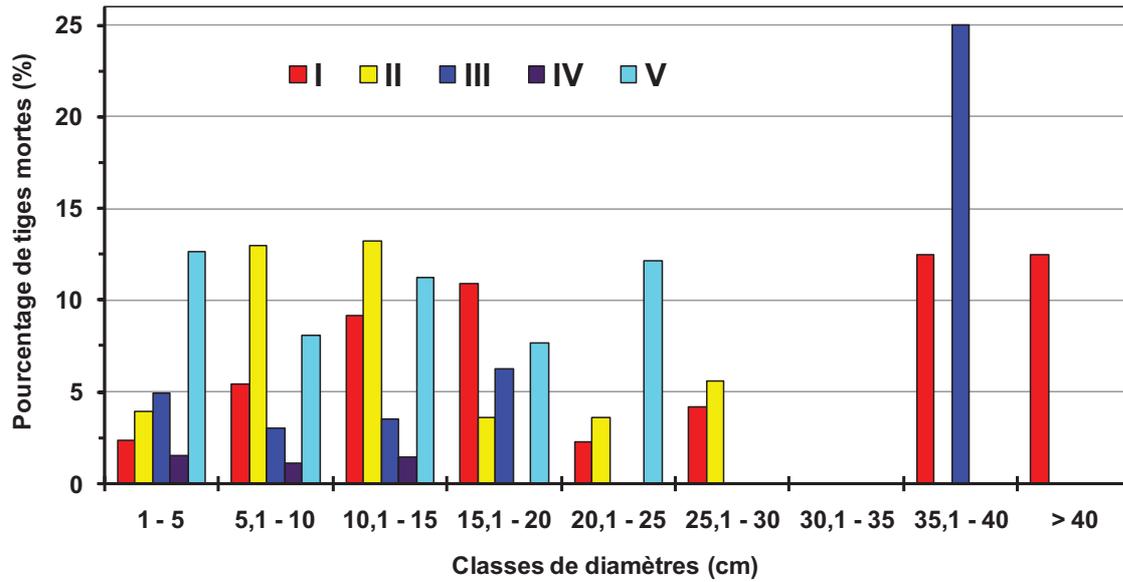


Figure 25. Distribution des pourcentages de tiges mortes de *P. officinalis* (%) par classes de diamètre pour les cinq stations.

La hauteur moyenne des peuplements varie suivant les stations ($F = 96,34$; $P < 0,0001$). Elle est de 26,5 m pour la station I, de 23 m pour la station II, de 15 m pour la station III, de 13,5 m pour la station IV et de 17,5 m pour la station V (Figure 26). La hauteur du peuplement le plus haut (I) est deux fois supérieure à celle du plus bas (IV) ce qui est non négligeable pour des peuplements constitués principalement par une même espèce et distant seulement de quelques centaines de mètres.

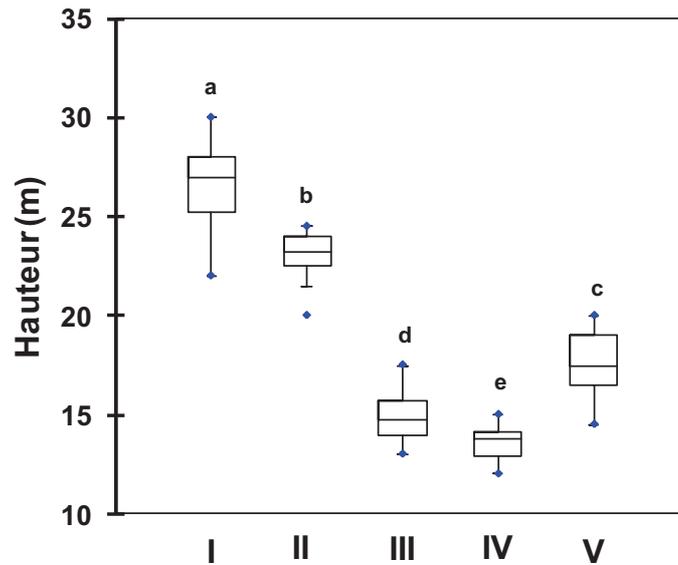


Figure 26. Taille (m) de quelques individus de *P. officinalis* représentatifs de la hauteur de la voûte dans chaque station. Les valeurs suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

3.2.2 FLORISTIQUE

3.2.2.1 INVENTAIRE DES ARBRES ET DES LIANES

L'inventaire forestier a permis de recenser l'abondance des différentes espèces ligneuses (arbres et lianes) dont le diamètre à hauteur de poitrine était supérieur ou égale à 1 cm ($dbh \geq 1$ cm). Au total 42 espèces ont ainsi été identifiées pour l'ensemble de l'inventaire. A surface inventoriée égale, la richesse spécifique de la station I est deux fois plus importante que celle de la station II, et deux fois moins importante que celle de la station III. La richesse de la station IV est cinq fois plus élevée que celle de la station V (Tableau 10).

Outre la dominance de *P. officinalis* démontrée précédemment par l'étude de la structure, les indices de diversité soulignent les variations inter-stationnelles de la diversité spécifique (Tableau 10). L'équitabilité de Pielou montre que les peuplements des stations II et V sont quasiment monospécifiques alors que l'abondance est mieux répartie dans les stations I, III et IV.

Tableau 10. Indices de diversité, richesse spécifique et surface inventoriée pour les tiges d'arbres et de lianes (dbh \geq 1 cm) dans les cinq stations étudiées.

Station	Indices de diversité (nT)					Surface (m ²)
	Shannon H'	Equitabilité J'	Simpson D	Hill	Rich. spécifique	
Tot.	3,11	0,58	0,26	0,17	42	6400
I	2,45	0,60	0,28	0,31	17	1600
II	0,69	0,25	0,78	0,64	7	1600
III	3,37	0,66	0,17	0,21	34	1600
IV	2,57	0,61	0,25	0,31	19	800
V	0,25	0,13	0,93	0,83	4	800

L'indice de Hill, qui intègre les indices de Shannon-Weaver et de Simpson indique une plus grande diversité spécifique pour la station III qui concentre 81 % des espèces rencontrées sur l'ensemble de l'inventaire, alors que les stations II et V sont très pauvres avec respectivement 17 et 10 % des espèces.

3.2.2.2 INVENTAIRE DES HERBACÉES ET DES PETITS LIGNEUX

L'inventaire en présence/absence a permis de compléter le travail précédant pour les espèces qui se développent au sol (dbh \leq 1 cm) ou en hauteur (épiphytes). Sur l'ensemble des stations, 81 espèces appartenant à 39 familles différentes ont été identifiées (annexe 6). Les Spermaphytes sont les plus nombreux (36 familles et 68 espèces), suivis par les Ptéridophytes (3 familles et 11 espèces). Parmi les Ptéridophytes notons la présence d'un Ptéridophyte primitif, *Psilotum nudum*. Les familles les mieux représentées sont des herbacées : les Polypodiacées (9 espèces) et les Aracées (7 espèces). Les Polygonacées et les Rubiacées sont les deux familles qui présentent le plus de ligneux (3 espèces). Le type biologique arbre est le plus diversifié (25 espèces) suivi des épiphytes (16 espèces) et des lianes (14 espèces).

Les stations I, III et IV sont les plus riches en espèces alors que les stations II et V sont nettement plus pauvres (Tableau 11). L'effort d'inventaire a été plus faible dans les stations IV et V où seulement deux parcelles ont été inventoriées. Elles se démarquent cependant l'une de l'autre ce qui permet de les rapprocher des autres stations. La station III est la plus riche alors que la répartition des types biologiques est assez similaire à celle de la station I. La station IV possède la diversité d'épiphytes et d'herbacées la plus élevée ce qui traduit une ouverture plus importante du couvert forestier permettant un meilleur accès à la lumière.

Comme cela a été mis en évidence par l'inventaire forestier, les stations II et V possèdent très peu d'espèces d'arbres alors que le type biologique épiphyte y est le plus diversifié.

Tableau 11. Nombre d'espèces (Ptéridophytes et Spermaphytes) recensées pour chaque station et pour l'ensemble de l'inventaire en fonction des types biologiques. Les contributions (%) sont indiquées entre parenthèse.

Type biologique	Stations					
	Tot.	I	II	III	IV	V
Arbre	25 (31)	14 (35)	3 (13)	18 (38)	11 (24)	3 (18)
Arbuste	9 (11)	6 (15)	3 (13)	6 (13)	6 (13)	0 (0)
Liane	14 (17)	9 (23)	5 (21)	8 (17)	7 (16)	1 (6)
Herbacé	11 (14)	4 (10)	4 (17)	4 (8)	5 (11)	3 (18)
Epiphyte	16 (20)	5 (13)	6 (25)	8 (17)	12 (27)	7 (41)
Hémi-épiphyte	5 (6)	1 (3)	2 (8)	3 (6)	3 (7)	2 (12)
Hémi-parasite	1 (1)	1 (3)	1 (4)	1 (2)	1 (2)	1 (6)
<i>Tot.</i>	<i>81 (100)</i>	<i>40 (100)</i>	<i>24 (100)</i>	<i>48 (100)</i>	<i>45 (100)</i>	<i>17 (100)</i>

Parmi les espèces d'arbres, huit d'entre elles n'ont été trouvées qu'avec un dbh supérieur à 1 cm. Il s'agit de : *Annona glabra* (II et IV), *Byrsonima spicata* (III), *Byrsonima trinitensis* (III), *Ceiba pentandra* (I), *Guazuma ulmifolia* (III), *Guettarda scabra* (III et IV), *Margaritaria nobilis* (III) et *Sapium caribaeum* (I et III).

3.2.3 SYNTHÈSE

Conformément à ce qui a été montré au paragraphe I-5, la structure et la composition floristique de la végétation varient d'une station à l'autre tout en restant dominées par *P. officinalis*.

En prenant en compte toutes les espèces d'arbres, les surfaces terrières restent assez proches pour l'ensemble des stations tandis que la densité de tiges varie davantage. Ces mesures mettent en évidence deux stratégies d'occupation de l'espace. D'un côté les peuplements qui présentent des arbres de forts diamètres et de grande taille, mais peu nombreux (I et II), et de l'autre des peuplements avec des individus de plus faibles diamètres et de petite stature, mais en plus grand nombre (III, IV et V).

En considérant maintenant séparément *P. officinalis* des autres espèces ligneuses, des stations quasiment monospécifiques ressortent (II et V) face à d'autres plus diversifiées (I, III et IV). *P.*

.officinalis reste largement majoritaire en terme de surface terrière pour toutes les stations mais devient minoritaire en densité de tiges dans la station III. Pour les stations I et II sa surface terrière est équivalente. Toutefois, la station I possède une densité importante de tiges d'autres espèces de faible diamètre, ce qui reflète la présence d'un sous bois contrairement à la station II qui en est dénuée. *P. officinalis* étant largement dominant, la structure de ses peuplements, résumée par la Figure 27, est identique à celle décrite précédemment pour l'ensemble des espèces. Ainsi, deux types de formations se démarquent nettement. D'un coté les peuplements à gros diamètres peu denses (I et II) et de l'autre les peuplements plus denses et à plus petits diamètres.

La structure de la végétation décrite précédemment pour les différentes stations se reflète dans la distribution de *P. officinalis* en fonction des classes de diamètres. Les tiges de *P. officinalis* des stations denses se concentrent dans les classes de faible diamètre (de 1 à 20 cm pour les stations IV et V et de 1 à 15 cm pour la III) alors qu'elles sont mieux réparties pour les stations moins denses (jusqu'à des dbh > 40 cm pour les stations I et II).

La richesse floristique est très proche de celle décrite pour les unités écologiques mises en évidence dans le paragraphe I-5. Ainsi les stations III et IV possèdent le maximum d'espèces tandis que les stations II et V sont très pauvres. L'inventaire des épiphytes, qui n'avait pas été effectué lors de la première étude, a montré qu'ils constituaient l'essentiel de la richesse spécifique végétale de ces stations pauvres en espèces ligneuses.

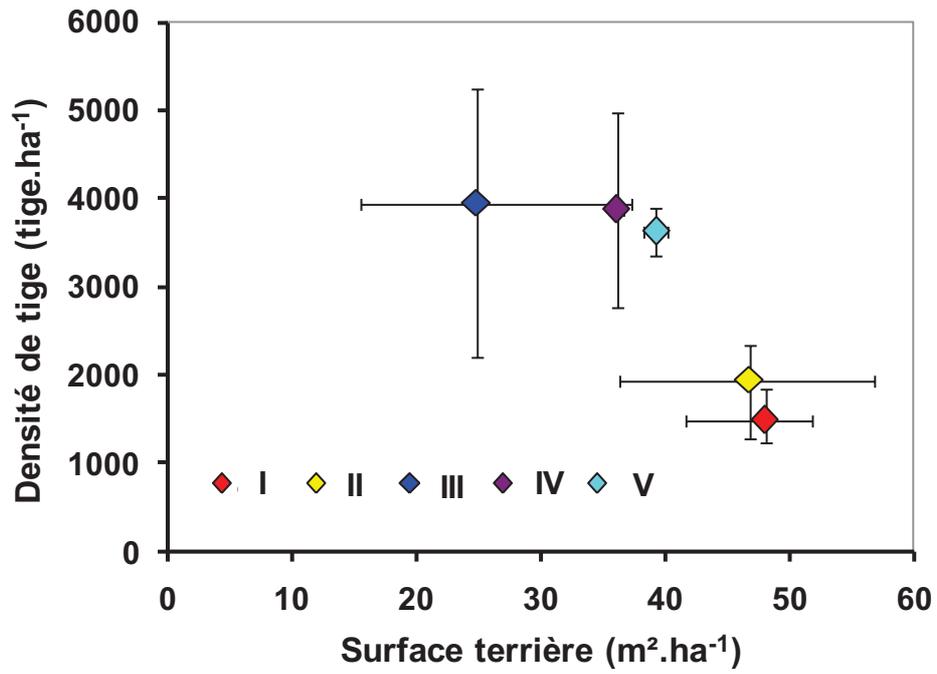


Figure 27. Densité (tige.ha⁻¹) de *P. officinalis* en fonction de sa surface terrière (m².ha⁻¹) pour chaque station. Les barres d'erreur représentent les valeurs extrêmes.

4 DISCUSSION

4.1 FONCTIONNEMENT HYDROLOGIQUE DU SITE D'ÉTUDE

4.1.1 FLUCTUATIONS SAISONNIÈRES

Le niveau de la nappe est le résultat de l'interaction de divers processus hydrologiques complexes. Les apports d'eau douce peuvent être de nature directe (précipitations locales) et indirecte : écoulements superficiels (ruissellement) ou de sub-surface (réseau karstique) issus du bassin versant. Les pertes sont causées par les écoulements gravitaires (sur ou sous la surface) vers la mer mais surtout par la transpiration des plantes et l'évaporation (évapotranspiration) (Figure 30).

L'étude des variations du niveau de la nappe en fonction des variations des précipitations (Figure 28) a montré qu'il existait une corrélation linéaire positive assez faible entre ces deux variables ($r = 0,494$; $P < 0,001$), mais aussi que des effets inverses étaient observés. En effet, les points situés en haut à gauche et en bas à droite des axes de la Figure 28 vont à l'encontre de cette corrélation. Ainsi, une augmentation des précipitations n'entraîne pas forcément une hausse du niveau de la nappe tout comme une diminution n'entraîne pas forcément sa baisse. L'absence de répercussion directe de l'augmentation ou de la diminution des précipitations parfois observée peut être expliquée par plusieurs phénomènes. Tout d'abord un effet de seuil qui, lorsqu'il est atteint par la nappe, permet l'écoulement de l'excédent d'eau vers la mer qui joue alors un rôle de tampon. Ce phénomène interagit directement avec la dynamique asymétrique d'arrivée (brutale) et de départ (lent) de l'eau qui participe également aux décalages observés. Enfin, le niveau marin, qui accompagne les variations saisonnières de la pression atmosphérique (cf. § I-2) et qui varie indépendamment des apports d'eau douce, peut accentuer ou au contraire minimiser l'effet d'un apport direct. Les plus bas niveaux de nappe interviennent ainsi lorsque le niveau marin minimal se conjugue avec des précipitations inférieures à l'évapotranspiration (ETP) (Figure 29).

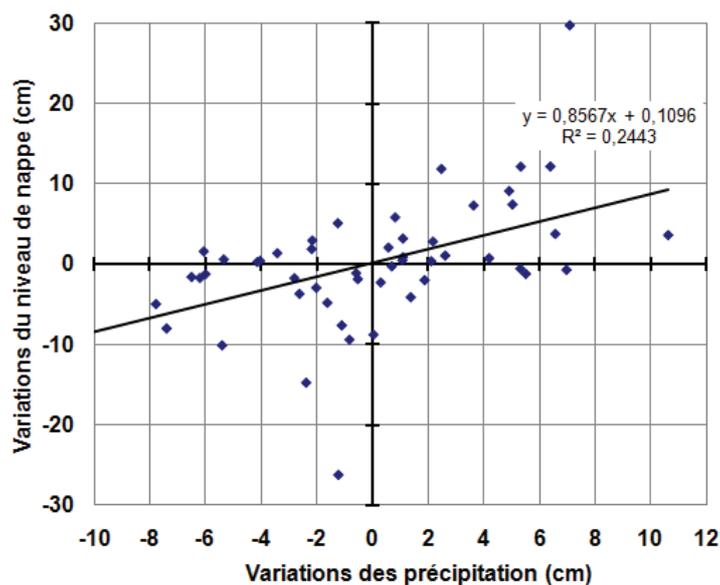


Figure 28. Variations entre deux mesures du niveau moyen de la nappe en fonction des variations des précipitations au Raizet (cm).

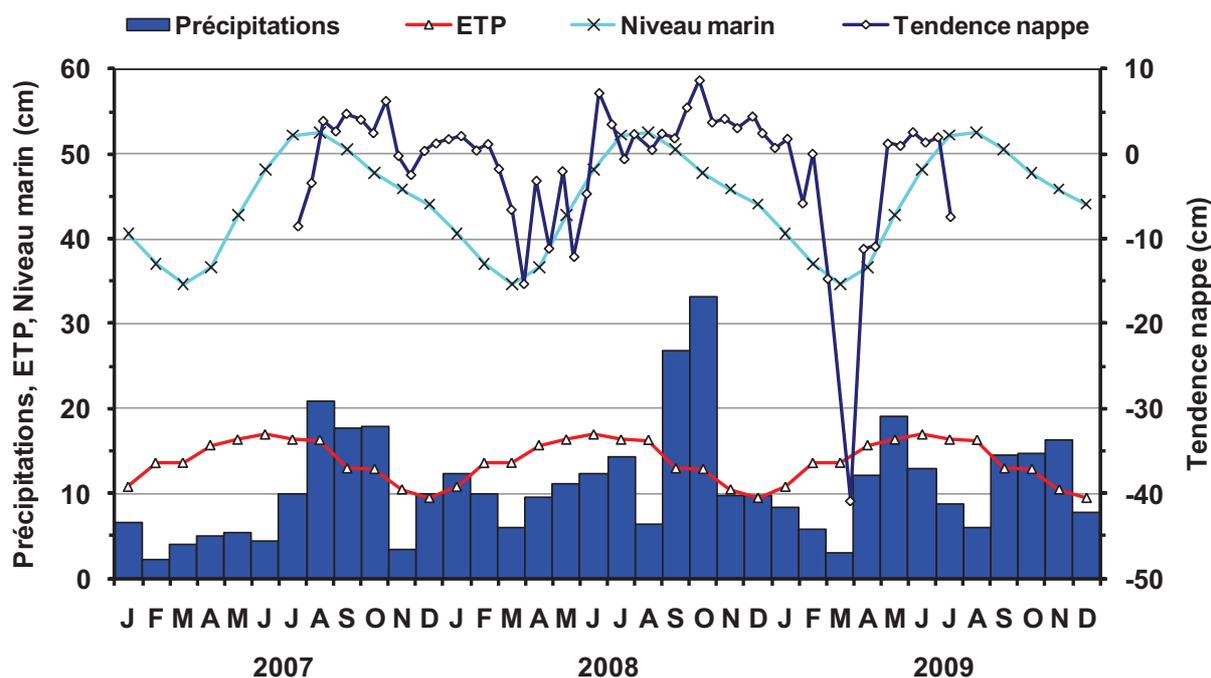


Figure 29. Précipitations mensuelles (cm) au Raizet et évolution du niveau moyen de la nappe pour la période 2007-2009 en relation avec l'évapotranspiration potentielle (méthode Penman) mensuelle moyenne (ETP) au Raizet (Météo France) et l'évolution barométrique du niveau marin (Rousteau et Leblond, 2005).

Les variations saisonnières des apports d'eau douce alliées à celles du niveau de la nappe interviennent directement sur la salinité de la partie superficielle de la nappe. Lorsque le

niveau baisse, c'est principalement l'eau de surface qui disparaît par évapotranspiration ; ceci a pour effet de contracter le gradient de concentration en sel de la colonne d'eau. En période sèche, l'évapotranspiration très élevée n'est plus compensée par les précipitations et par les apports latéraux. En aval du système hydrologique, le niveau de la mer s'abaisse pour cause de hautes pressions atmosphériques ; en amont, la nappe n'est plus alimentée par le réseau karstique (cf. § I-2).

Ces phénomènes interagissent de manière complexe (Figure 30) ce qui rend difficile la quantification de l'influence des uns par rapport aux autres. Néanmoins, ce fonctionnement permet d'apporter une interprétation aux mesures effectuées dans les piézomètres. Dans un premier temps, la salinité augmente en surface pour cause d'évapotranspiration et de diminution des apports d'eau douce. Tant que la nappe n'est pas trop basse, la salinité en profondeur reste stable jusqu'à ce que les effets barométriques provoquent l'enfoncement de la nappe qui va entraîner une translation verticale du gradient de salinité et donc une baisse de la salinité pour une profondeur donnée ; car les mesures physico-chimiques de l'eau de nappe ont été faites à des profondeurs prises à partir de la surface du sol, et non de la surface de la nappe. Une fois que la nappe atteint son plus bas niveau barométrique, le processus d'évapotranspiration se poursuit seul, ce qui a pour effet d'augmenter la salinité à une profondeur donnée par concentration des sels. Lors de la remise en eau le phénomène s'inverse, la nappe remonte avec la baisse de la pression atmosphérique, l'approvisionnement en eau douce reprend et les équilibres salins se remettent en place. Ce phénomène est particulièrement bien illustré dans la station II lors de l'abaissement de la nappe de mars 2009 (Figure 19). La salinité à 60 cm diminue dans un premier temps avant d'augmenter lorsque la nappe est au plus bas et de poursuivre son augmentation lors de la remise en eau.

Des trois principaux facteurs qui influencent le niveau de la nappe (niveau marin, précipitations et évapotranspiration), les précipitations possèdent la variabilité interannuelle la plus marquée (cf. § I-2 et Figure 29). Ceci a pour conséquence de faire varier l'intensité comme la durée de la période sèche. Cette variabilité se répercute directement sur l'abaissement maximal de la nappe qui s'étale sur une période allant de mars à juillet pour les 6 années de suivi (Figure 17).

Un retard dans la reprise des précipitations à la montée du niveau marin et à des « grandes » marées peut se traduire par une intrusion d'eau salée dans la partie aval, en lisière avec la mangrove (cf. § I-2). Ce phénomène a été observé dans la station V le 1^{er} juin 2007 au cours d'une sortie sur le terrain préalable à l'installation des piézomètres. De l'eau salée ($21,5 \text{ g L}^{-1}$)

provenant du débordement du canal Perrin au nord du massif se répandait à la surface du sol argileux et pénétrait dans les fissures de dessiccation provoquant une importante sur-salure du milieu. Le niveau de la nappe dans la station V est donc remonté avant celui des autres stations et uniquement grâce à un apport d'eau salée (Figure 17). L'augmentation du niveau de la nappe salée qui a permis cette remise en eau s'est répercutée dans toutes les stations par une augmentation de la salinité en profondeur (Figure 18). Comme le montre la baisse progressive de la salinité, la sur-salure engendrée en quelques heures a alors mis plusieurs mois à s'atténuer, voire plusieurs années pour la station V proche du canal. L'impact potentiel sur la végétation s'inscrit alors dans le temps.

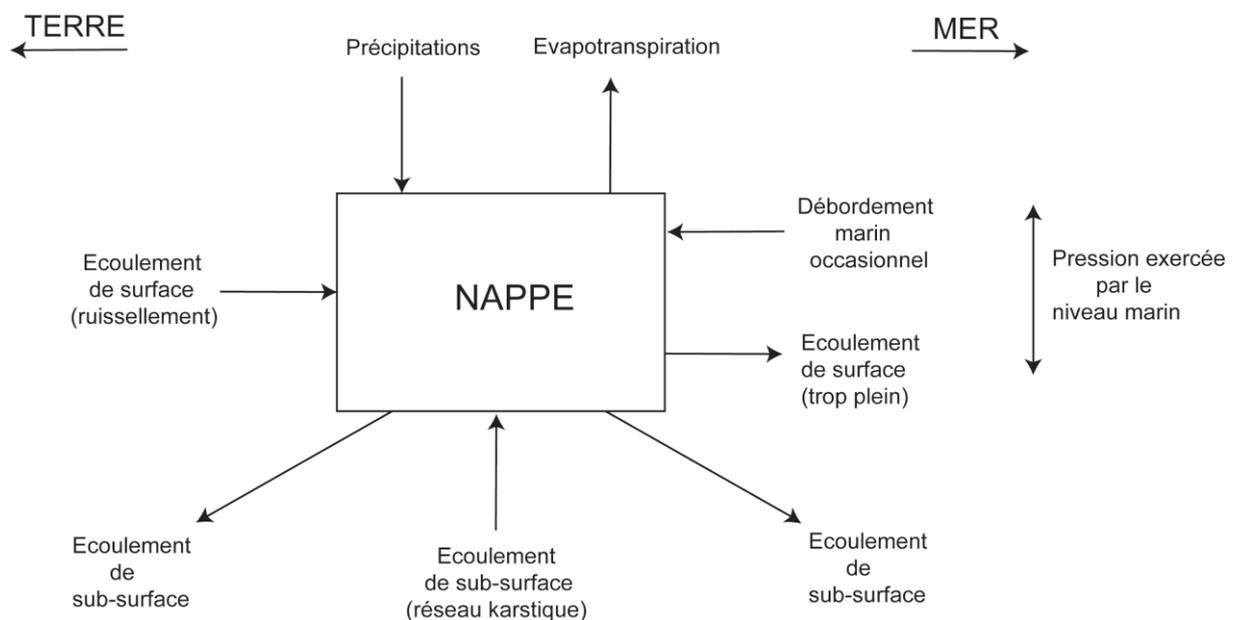


Figure 30. Schéma de synthèse des facteurs qui influencent les variations du niveau de la nappe dans la forêt marécageuse de Golconde.

4.1.2 VARIATIONS SPATIALES DE L'AMPLITUDE DU NIVEAU DE LA NAPPE

Les variations du niveau de la nappe sont dans l'ensemble synchronisées dans l'espace mais d'amplitude assez différente selon les stations. La nature du sol paraît être déterminante pour expliquer ces différences. D'après les résultats précédents (cf. § II-3-1-3), plus le sol est argileux et plus le rabattement de la nappe au cours de la période sèche est important. Seul le fonctionnement de la station IV, dont les 40 premiers cm de sol sont holorganiques, semble contredire ce raisonnement. Les carottages réalisés plus profondément dans la zone par

Delsanti (1999) et par Migeot (2005) indiquent cependant la présence d'argile dès 80 cm de profondeur ce qui peut expliquer que son fonctionnement hydrologique soit proche de celui de la station II.

La conductivité hydraulique des sols varie avec leur porosité qui est en partie liée à la texture. L'argile, avec une porosité très fine, permet une remontée verticale lente de l'eau de nappe par capillarité lorsque l'évapotranspiration est importante. Cependant, sa perméabilité est très faible ce qui ralentit fortement les transferts horizontaux. Contrairement à l'argile, la tourbe peu décomposée possède une importante macroporosité qui lui confère une perméabilité bien supérieure et facilite la circulation latérale de l'eau. Cependant, lorsque la nappe s'abaisse et que l'évapotranspiration est importante, la faible microporosité de la tourbe limite la remontée de l'eau de nappe par capillarité, et réduit ainsi ses pertes. Ces propriétés physiques permettent d'expliquer les écarts d'amplitude qui sont observables entre les stations tourbeuses et celles plutôt argileuses, lors des phases d'abaissement et de remise en eau de la nappe.

4.2 VÉGÉTATION

4.2.1 STRUCTURE

Deux grands types de structure ont été mis en évidence : des peuplements peu denses et hauts avec de gros diamètres, et des peuplements plus bas et denses avec des petits diamètres. D'un point de vue dynamique, ce dernier type d'organisation correspondrait à première vue à des peuplements en régénération, alors que le premier type correspondrait à des peuplements plus âgés et relativement stables. Cependant, au cœur des peuplements denses et bas se trouvent de vieux arbres (arbres du passé *sensu* Oldeman) qui ne sont pas plus hauts que les autres individus constituant la voûte et que Lescure (1980) assimile à des arbres du présent. De plus, la représentation de la hauteur de *P. officinalis* en fonction du diamètre (Figure 31) montre que pour toutes les stations, à l'exception de trois individus, ces arbres de la voûte se situent en dessous de la courbe de référence $H = 100 D$ pour laquelle, selon Oldeman (1974), les arbres sont conformes à leur modèle architectural initial (modèle de Troll pour *P. officinalis*). Pour cet auteur, les arbres qui se situent sous cette droite sont des individus âgés à réitérations spontanées. Cela confirme que la voûte plus basse des stations III, IV et V n'est pas constituée de jeunes individus qui vont grandir pour atteindre la taille des arbres des stations I et II, mais qu'il s'agit d'individus âgés ayant probablement atteint leur taille maximale à l'instar de l'hypothèse émise au paragraphe I-5.

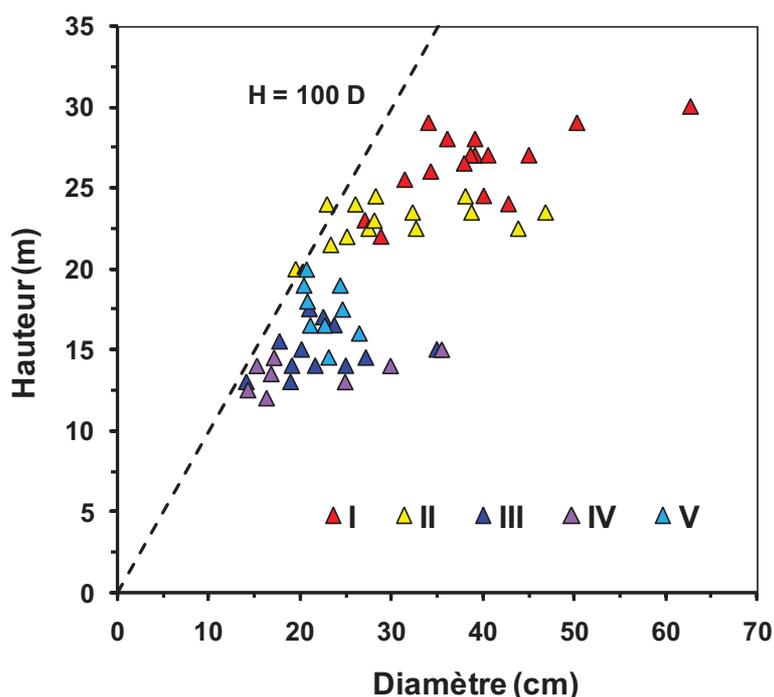


Figure 31. Relation hauteur / diamètre pour quelques *P. officinalis* de la voûte des différentes stations. La droite indique la relation générale selon Oldeman (1974) : $H = 100 D$.

Dans le paragraphe I-5, des hypothèses ont été avancées pour expliquer cette différence de hauteur. Il pourrait s'agir de carences nutritives pour la station III, et de la contrainte saline pour les arbres de la station V et (dans une moindre mesure) de la station IV. Les analyses de sol et d'eau de nappe n'ont pas permis de confirmer cette hypothèse. En effet, aucun cation majeur n'est apparu nettement déficitaire. Toutefois, le potassium, élément dont la carence est susceptible de provoquer des problèmes de croissance chez les arbres (Mitsch et Gosselink, 2000), est moins présent dans les stations III et IV. Le rapport Ca/Mg est aussi plus élevé dans la station II et un peu moins dans la I qui possèdent une voûte haute. L'hypothèse de carence en nutriments n'est pas pour autant totalement écartée. Il reste à apprécier les nutriments azotés et surtout le phosphore qui est très souvent un élément limitant dans les milieux marécageux tourbeux (Brown, 1981 ; Lugo et al., 1990 ; Mitsch et Gosselink, 2000). La mesure de la concentration en phosphore est très délicate. Elle n'a pas pu être réalisée sur les échantillons de sol par le laboratoire de l'INRA pour des raisons techniques. La mesure réalisée dans l'eau de nappe présentait par ailleurs de très importantes variations intra-stationnelles.

Le pH est assez homogène pour l'ensemble des stations. La baisse constatée en saison sèche dans les stations argileuses n'est pas suffisamment forte pour perturber la nutrition des arbres. Elle est d'ailleurs présente dans une station à voûte haute (II) et une à voûte moins haute (V).

L'augmentation saisonnière de la concentration en sel de l'eau interstitielle du sol peut avoir un effet direct sur la végétation en rendant l'eau moins accessible (augmentation du potentiel osmotique du sol) et en provoquant ainsi une sécheresse physiologique. En conditions contrôlées, Dulorme et al. (2009) ont observé un effet négatif de la salinité sur la croissance de plantules de *P. officinalis* lorsque la salinité était supérieure à 10 g.L⁻¹. À Porto Rico Eusse et Aide (1999) ont mis en évidence une baisse de la production de litière, en particulier de fleurs, le long d'un gradient positif de salinité dans un massif de forêt marécageuse à *P. officinalis*. Le sel, présent dans toutes les stations mais dans des concentrations différentes, peut donc avoir un impact sur la croissance et sur la phénologie de *P. officinalis*. Par exemple, la faible hauteur de voûte du peuplement de la station V, qui traduit souvent des problèmes de fertilité du sol, est très probablement due à la salinité élevée du site (16 g.L⁻¹ de moyenne annuelle à 60 cm de profondeur) dont le sol ne présente par ailleurs aucune autre contrainte potentielle pour l'espèce.

4.2.2 FLORISTIQUE

La diversité et la richesse floristique des stations varient dans la forêt marécageuse côtière antillaise selon l'intensité des deux contraintes majeures que sont le niveau d'inondation et la salinité (cf. § I-5). Les indices de diversité ont apporté la confirmation de la domination générale de *P. officinalis* sur l'ensemble des ligneux (dbh > 1 cm) mais ils ont aussi montré la variabilité qui existe entre les stations. Les stations les moins salées et les moins inondées (I et III) concentrent ainsi le maximum d'espèces, qu'elles soient ligneuses ou non ligneuses. Dans les stations où les contraintes édaphiques sont élevées, la diversité se trouve réduite chez les végétaux enracinés dans le sol. C'est le cas de la station II qui est très inondée et de la station V qui cumule l'inondation et la salinité élevée. Dans ces stations la diversité végétale terrestre est très faible et la diversification se rencontre plutôt chez les épiphytes qui sont isolées de ces contraintes. Dans la mangrove, les épiphytes sont très rares car elles ne peuvent pas s'isoler de la contrainte saline : non seulement en raison du contact avec les embruns salés mais aussi car certains palétuviers évacuent le sel par leurs feuilles (*Avicennia* sp). *P. officinalis* semble quant à lui, dans la limite de son seuil de tolérance, concentrer le sel au niveau des rachis puis l'évacuer lors de la chute des feuilles (Medina et al., 2007). Ce fonctionnement permet donc aux épiphytes de trouver en *P. officinalis* un support adéquat pour se développer.

La comparaison entre l'inventaire forestier et l'inventaire qualitatif a permis de mettre en évidence la présence de certaines espèces d'arbres possédant uniquement un diamètre supérieur à un centimètre. La plupart de ces espèces ont une distribution très sporadique en forêt marécageuse (annexe 6) comme *Byrsonima spicata*, *Byrsonima trinitensis*, *Guazuma ulmifolia* et *Margaritaria nobilis* ce qui peut expliquer l'absence de régénération dans la surface inventoriée. En revanche *Guettarda scabra*, *Annona glabra* et dans une moindre mesure *Sapium caribaeum* (station III) et *Ceiba pentandra* (station I) sont beaucoup plus fréquents. L'absence, dans les surfaces inventoriées, du stade « seedling » à proximité des individus adultes indique que les conditions de croissance ne sont plus favorables aux plantules. Il s'avère que ces espèces ont un comportement très héliophile et s'implantent préférentiellement dans des milieux ouverts (Fournet, 2002). Leur présence à l'état d'adulte témoignerait donc localement de perturbations anciennes du couvert forestier, et l'absence de leur régénération serait un signe de modification de leur environnement comme la fermeture récente de la voûte.

5 CONCLUSION

Pour chaque station la végétation et les conditions édaphiques ont été caractérisées puis confrontées statistiquement les unes aux autres pour chacune des variables mesurées. L'interprétation conjointe des caractéristiques physicochimiques du sol et des suivis de la salinité et de la hauteur de nappe ont permis de mieux comprendre le fonctionnement hydrologique de la zone et de proposer une hypothèse sur les battements de nappe. Par ailleurs, le niveau de nappe et la salinité ont montré l'existence de variations saisonnières opposées. De manière générale lorsque le niveau de la nappe baisse significativement, la salinité augmente. Pour la végétation, quand les contraintes liées à l'inondation diminuent, celles liées à la salinité augmentent. Nous disposons maintenant d'un maximum de renseignements sur les conditions édaphiques et la végétation de chaque station d'étude. Dans le chapitre suivant, ces informations pourront être confrontées au suivi de la croissance (litière et accroissement cambial) et de la phénologie de *P. officinalis* et ainsi nous pourrions apprécier l'impact des facteurs environnementaux sur l'espèce structurante de la forêt marécageuse antillaise.

CHAPITRE III :
PRODUCTION DE LITIÈRE, CROISSANCE CAMBIALE
ET PHÉNOLOGIE

CHAPITRE III : PRODUCTION DE LITIÈRE, CROISSANCE CAMBIALE ET PHÉNOLOGIE

*Le chapitre III est consacré aux variations spatiotemporelles de la croissance épigée (production de litière, accroissement cambial et traits phénologiques), de la dynamique des peuplements et de l'activité fixatrice d' N_2 de *P. officinalis* en relation avec les conditions environnementales caractérisées au chapitre précédent. Dans la première partie la production de litière et la phénologie de *P. officinalis* est présentée sous forme d'une publication soumise à *Aquatic Botany* (§ III-1). Puis, la croissance en diamètre et la dynamique des peuplements sont étudiées conjointement (§ III-2) avant de réunir la phénologie (foliaire et reproductrice) et l'accroissement cambial pour discuter leur interaction et l'origine de leur déterminisme (§ III-3). Enfin, les variations spatiales et la saisonnalité de l'activité symbiotique sont abordées par la méthode du $\delta^{15}N$ foliaire (§ III-4).*

1 PRODUCTION DE LITIÈRE ET PHÉNOLOGIE

1.1 INTRODUCTION

On connaît peu de choses sur la production de matière organique et la phénologie des forêts marécageuses tropicales en dépit de leur importance stratégique en matière de puits de carbone et de source de matière organique pour les écosystèmes marins côtiers. La forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis* constitue la principale formation forestière en milieux marécageux doux à légèrement saumâtre dans les Antilles. Les objectifs de cette étude étaient i) d'évaluer l'impact des variations spatiales de l'inondation sur la production de litière des peuplements, et ii) d'explorer les relations qui peuvent exister entre les variations temporelles et spatiales des facteurs environnementaux et les différents traits phénologiques (renouvellement des feuilles, floraison, fructification) de *P. officinalis*.

Quatre parcelles de 400 m² ont été délimitées dans chacune des trois stations réparties le long d'un gradient d'inondation au sein d'un massif forestier d'une centaine d'hectares situé en Guadeloupe (Petites Antilles). La structure de la végétation a été caractérisée dans chaque parcelle (surface terrière, densité, hauteur dominante). La litière a été récoltée puis triée tous les 14 jours pendant 24 mois dans 64 collecteurs de litière de 0,5 m² (16 collecteurs par station). Le niveau de la nappe, sa salinité et les conditions climatiques ont été mesurées à

chaque récolte. La production de gros bois a été mesurée tous les six mois dans des sous parcelles de 100 m².

Avec une production de litière fine comprise entre 10,5 et 14,2 t.ha⁻¹.yr⁻¹ la forêt marécageuse à *P. officinalis* est l'écosystème forestier le plus productif de Guadeloupe et probablement pour l'ensemble des Petites Antilles. Sa production de litière et de gros bois (14 à 25 % de la litière totale) est supérieure dans la station la plus inondée. La phénologie globale de la forêt est marquée par une alternance entre la chute des feuilles (saison sèche) et la période de production de pièces reproductrices (saison humide). L'espèce hémiparasite *Psittacanthus marticensis* est très présente dans la forêt marécageuse. Sa phénologie montre une saisonnalité marquée, en opposition avec celle des arbres ce qui lui permet d'exposer au maximum ses fleurs aux pollinisateurs. La production de litière de *P. officinalis* peut être perturbée par des événements climatiques violents comme les cyclones. Ses périodes de floraison synchrones seraient induites par les variations environnementales qui ont lieu lors de la transition saison sèche-saison humide et saison humide-saison sèche. La production relative de litière de *P. officinalis* et le taux de réussite de sa fructification sont plus faibles dans la station la moins inondée ce qui traduirait la moindre compétitivité de cette espèce lorsque l'inondation diminue. Enfin, malgré la présence d'eau au niveau de ses racines, *P. officinalis* est très sensible aux conditions climatiques qui entraînent une forte évapotranspiration.

Le suivi de production de litière a donc été réalisé le long d'un gradient positif d'exondation formé par les stations II, I et III. Pour une plus grande cohérence dans la rédaction du manuscrit, les stations ont été renommées selon un ordre logique faisant référence au gradient d'exondation. Ainsi, la station I devient la station II et la station II devient la station I. Cette inversion est valable uniquement dans la publication qui suit. D'autre part, en plus des stations précitées, des collecteurs de litière ont été installés dans la station salée (V) et utilisés selon le protocole décrit dans la publication. L'impact de la salinité sur la production de la forêt marécageuse à *P. officinalis* a déjà été abordé par Eusse et Aide (1999) à Porto Rico. L'effet de la salinité sur les traits phénologiques sera abordé au paragraphe III-3.

1.2 PUBLICATION 2: PHENOLOGY AND LITTER PRODUCTION IN THE *PTEROCARPUS OFFICINALIS* SWAMP FOREST IN GUADELOUPE (LESSER ANTILLES)

Phenology and litter production in the *Pterocarpus officinalis* swamp forest in Guadeloupe (Lesser Antilles)

Jonathan MIGEOT ^{a,*}, Daniel IMBERT ^a

^a Laboratoire de biologie végétale, Université des Antilles et de la Guyane, 97159 Pointe-à-Pitre Cedex, Guadeloupe (French West Indies).

* Corresponding author. Tel: 33590 590 48 30 55 / Fax: 33590 590 48 30 65.

E-mail address: jmigeot@univ-ag.fr

Soumis en octobre 2010 à « Aquatic Botany »

Abstract

Little is known about the production of organic matter or the phenology of tropical swamp forests despite their strategic importance as carbon sinks and as a source of organic matter for coastal marine ecosystems. The *Pterocarpus officinalis* swamp forest is the main type of forest in freshwater to slightly saltwater wetlands in the Antilles. The objectives of this study were to: i) evaluate the impact of spatial variations of flooding on the litterfall of these forests; and ii) investigate the relations that may exist between temporal and spatial variations of environmental factors and different phenological traits (leaf renewal, blooming, fruiting) of *P. officinalis*. Four plots of 400 m² were staked out at each of the three stands distributed along a flood gradient in a 100-ha forest track located in Guadeloupe (Lesser Antilles). The structure of the vegetation was characterised in each plot (basal area, density, stand height). The litter was collected every 14 days for 24 months in 64 litter traps measuring 0.5 m² (16 traps per stand). The level of the water table, groundwater salinity and climatic conditions were measured at every collection. Coarse litterfall (> 3 cm) was measured every six months in subplots of 100 m². With the production of fine litter ranging from 10.5 to 14.2 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹ the *P. officinalis* swamp forest is the most productive forest ecosystem of Guadeloupe and probably also of the whole of the Lesser Antilles. Fine (< 3 cm) and coarse litterfall (14 to 25% of total litter) was highest in the most flooded stand. The global phenology of the canopy was marked by the alternation of leaf fall during the dry season and booming and fruiting during the rainy season. The hemi-parasitic species *Psittacanthus martinicensis* is very common in the swamp forest. Its phenology displays marked seasonality, contrasting with that of the trees and enabling it to expose its flowers as much as possible to pollinators. Litter production of *P. officinalis* can be disturbed by violent climatic events such as hurricanes. Its synchronous blooming periods were due to environmental variations that occurred during the transition between the dry/rainy seasons and between the rainy/dry seasons. The relative litterfall of *P. officinalis* and the rate of success of its fructification were lowest in the least flooded stand, seeming to imply lower competitiveness of this species when flooding decreases. Lastly, despite the presence of water at root level, *P. officinalis* seems to be very sensitive to climatic conditions conducive to high evapotranspiration rate.

Keywords : Flooding / Litterfall / Phenology / Primary Productivity / *Pterocarpus officinalis* / Swamp forest

1. Introduction

The litterfall in forest environments is the main means of recycling nutrients within the ecosystem. In floodplain forests, litterfall also forms a specific source of organic matter for the trophic chains of downstream ecosystems (estuarine and coastal) and a carbon sink due to its contribution to the formation of peat (Lugo and Snedaker, 1973; Carter et al., 1973; Lugo et al. 1990, Ewel et al. 1998). In the context of global climatic change, coastal and estuarine forests are particularly threatened by rising sea levels and the progression of the fresh-salt water interface (Maul, 1989; Parkinson et al., 1994; Snedaker, 1995; Stumpf et Haines, 1998; Eusse et Aide, 1999; Parry et al., 2007). The study of the determinants of litterfall in these forests contributes to the production of regional carbon budgets and the production of models capable of predicting their evolution as a function of climatic variations and atmospheric CO₂ composition (Clark et al., 2001).

Tropical rainforests are considered to be the most productive plant formations (Proctor, 1983). Bray and Gorham (1964) linked the production of forest litterfall quantitatively to latitude. Meentemeyer (1982) showed that the litterfall is controlled as much by climate as by edaphic factors. Tropical swamp forests develop in highly variable climatic and edaphic conditions in space and time. The production of such forests mainly depends on hydrological conditions (Brown, 1981; Brown and Lugo, 1982; Lugo et al., 1990; Mitsch, 1991; Jonhston et al., 2001). Thus in the Antilles, the litterfall of *Pterocarpus officinalis* swamp forests varies from 8.7 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹ to 14.5 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹ (Alvarez-Lopez, 1990). These significant variations have been linked at regional scale to the type of hydro-geomorphological configuration (coastal, basin, riverine, etc.) (Alvarez-Lopez, 1990). More specifically, Eusse and Aide (1999) showed the influence of intra-site variations of groundwater salinity. However, there is little information available on the impact of other edaphic variables, especially flood levels associated with variations in stand structure (Migeot and Imbert, in press).

Measuring litterfall is a standard non destructive method that allows not only appreciating biomass production and renewal but also the phenology of a forest (Newbould, 1967). Communities of tropical trees are subject to seasonal blooming, fructification and leaf flushing (Borchert, 1983; van Shaik et al., 1986; Chapman et al., 1999; Anderson et al., 2005). Major variations of phenological processes for a community or stand of trees are often observed though poorly understood (Chapman et al. 2005). Phenological events can be controlled by endogenous and exogenous factors (Borchert, 1983; Ashton et al., 1988). Endogenic responses can also be triggered secondarily by environmental signals (Borchert,

1992). These phenological cycles can be influenced by climatic variables such as solar radiation, rainfall and temperature (Opler et al., 1976, van Schaik, 1986, van Schaik et al., 1993; Chapman et al., 1999; Anderson et al., 2005) or by other external factors such as flooding (Schongart et al., 2002). These phenomena are quite well-known for dry seasonal temperate and tropical forests (O'Brien et al., 2004) and Amazonian floodplains (Adis et al., 1979; Franken et al., 1979; Wittmann and Parolin, 1999; Shongart et al. 2002, O'Brien et al., 2004). However, few studies have focused on the phenology of tropical swamp forests.

Here we present the results of regular monitoring of litterfall (including coarse wood) over 24 months in the *Pterocarpus officinalis* swamp forest of Guadeloupe (Lesser Antilles). The two main objectives of this study were to: i) evaluate the impact of spatial variations of flooding on the litterfall of stands and more particularly on the production of the dominant species, *Pterocarpus officinalis*; ii) investigate the relations that can exist between temporal and spatial variations of environmental factors, and the different phenological traits (leaf renewal, blooming, fructification) of *Pterocarpus officinalis*.

2. Materials and methods

2.1. Study site

The study took place on a ca. 1 km² tract of *P. officinalis* swamp forest in the National Park of Guadeloupe, close to the Bay of the Grand Cul-de-sac Marin (61° 31' W, 16° 17' N). On the study site, the swamp forest is bordered to the north and south by mangroves, to the west by a brackish marsh dominated by the sawgrass *Cladium jamaicense*, and to the east by freshwater marshes and wet meadows (Fig. 1). These wetlands lie within a large coastal floodplain extending seawards from the karstic hilly district of Grands Fonds. The plio-pleistocene limestone bedrock is covered by clayey sediments which are in turn overlaid by peat in most swampy areas. The deepest peaty deposits are found seawards, where they may reach 7 meters in depth (Feller et al., 1992). In the swamp forest, groundwater is fed by rain, watershed runoff, underground seepage and numerous springs scattered within and around the forest. The influence of seawater is perceptible at the seaward edges of the swamp forest, near the mangrove and the *Cladium* marsh (Imbert and Delbé, 2006). The major part of the forest floor lies underwater most of the year whereas the other part remains a few centimeters above the water table, even during the rainy season (Migeot and Imbert, in press). During long-lasting dry periods, when evapotranspiration (ca. 100 mm/yr) exceeds rainfall, the water table may fall several decimeters below ground level.

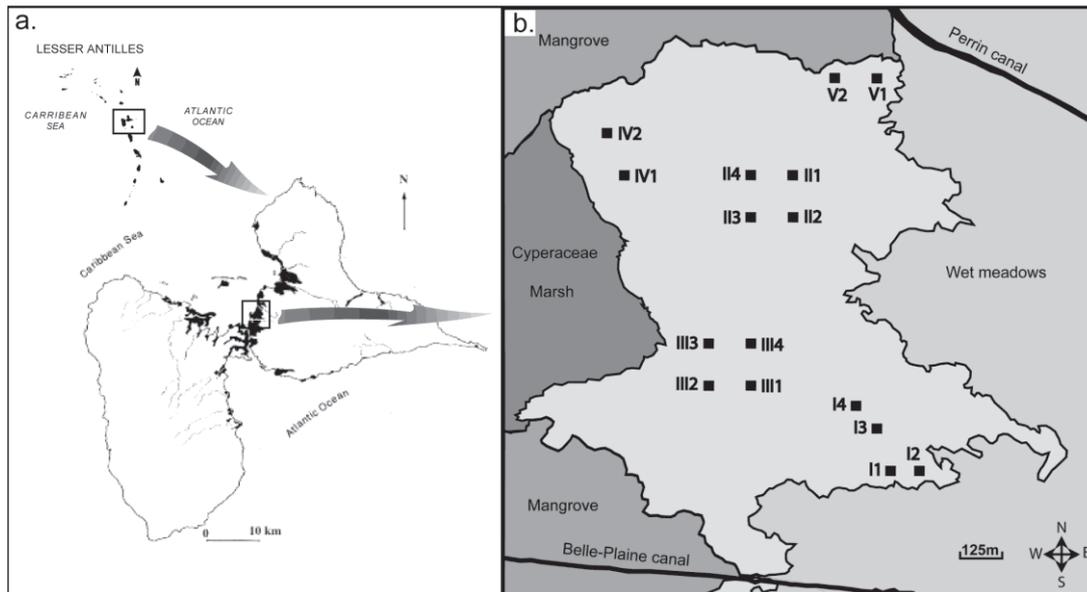


Fig. 1. Main location of the wetland areas of Guadeloupe (a) and the experimental design at the study site (b).

This swamp forest is dominated by *Pterocarpus offinalis* (Jacq.), a large-butressed and relatively salt-tolerant (Medina et al., 2007; Dulormne et al., 2009) evergreen legume tree that hosts both mycorrhizal and bacterial symbionts (Saur et al., 1998; St Etienne et al., 2006). Its buttresses ensure its stability in marshy soils (Lewis, 1988). It has numerous lenticels and well-developed aerenchyma that facilitate gaseous exchanges between the atmosphere and the submerged part of the root system (Alvarez-Lopez, 1990). *Pterocarpus offinalis* also has a strong capacity for reiteration, giving it a selective advantage in terms of restoring forest cover, in particular following damage caused by hurricanes (Lescure, 1980). Thus it has adapted in many different ways to swamp environments and develops under different flood conditions (Migeot and Imbert, in press).

Annual rainfall averages 1800 mm, but it can vary greatly from year to year (Cabaussel, 1982). Rainfall during the rainy season (August to November) amounts to 50% of the annual total (Corre, 1981). In Guadeloupe, the dry season coincides with the hurricane season during which disastrous hurricanes can occur in certain years, such as "Hugo" in 1989 (Bouchon et al., 1991).

During the study period, monthly rainfall generally remained lower than the average levels calculated from 1967 to 1990 (Fig. 2), highlighting the inter-annual variability of the climate of the Antilles. The dry season of 2007 was very marked from January to July. The months of November 2007 and August 2008 and 2009 were exceptionally dry. On 17 August 2007, hurricane Dean crossed the Lesser Antilles to the north of Martinique. At Raizet (3 km

south of the study site) it generated maximum winds of 27 m/s (97.2 km.h⁻¹) with heavy rain. This phenomenon caused large numbers of branches to fall and the appearance of several windfalls in the forest. On 16 October 2008 hurricane Omar passed close to Guadeloupe, generating maximum wind speeds of 21 m/s (75.6 km.h⁻¹). This climatic episode had less impact on vegetation.

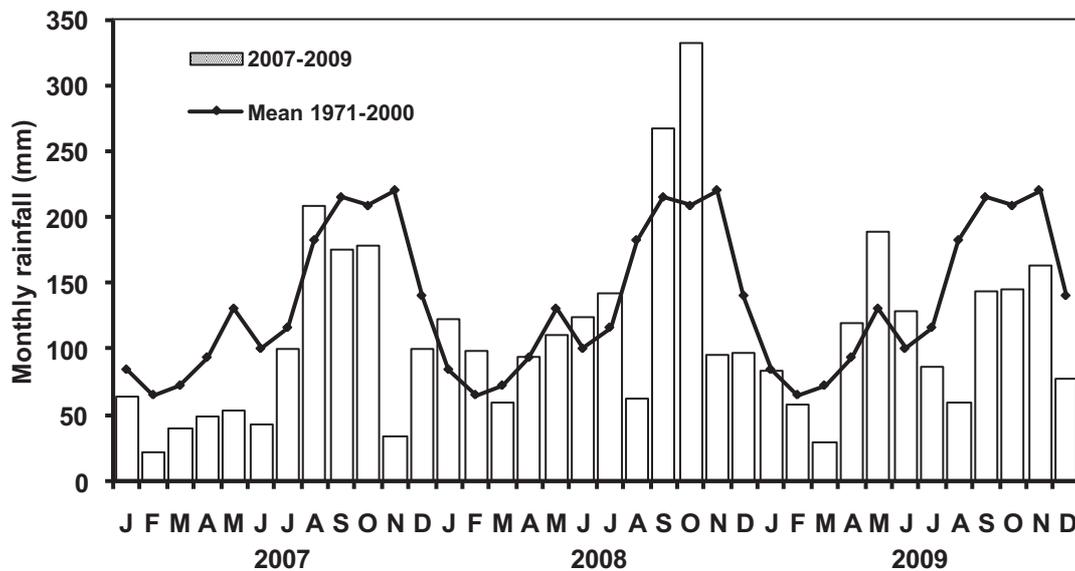


Fig. 2. Monthly rainfalls for the study period and monthly averages calculated over a period of 27 years (1967-1990) at the meteorological station of Raizet, 3 km from the study site 1967-1990 (source: Météo France).

A previous study of forest structure and flora in relation to soil characteristics has been conducted on the same site (Migeot and Imbert, in press). It was found that forest structure (primarily stem density, canopy height and species richness) was mainly controlled by ground elevation, i.e. the degree of submersion. For the purpose of the present study, four 400-m² plots (20 x 20 m) subdivided into four 100-m² subplots were set out in each of the three main forest types previously identified (Migeot and Imbert, in press). The first set of plots (stand I) was representative of the most frequently inundated soils, stand II was set at average ground elevation, whereas stand III was located on the least inundated soils. The four plots of each stand were centred on the intersections (grid of 125 m) of the systematic sampling grid used during the previous study (Migeot and Imbert, in press), or close by if the desired conditions were unobtainable.

2.2. Data collection

Litter collection

Each 400 m² plot was equipped with four fixed 0.5 m² traps held at about 50 cm from the ground by four PVC posts. The traps consisted of a galvanized iron wire with a section of 3 mm and a very finely meshed net. A trap was placed systematically at the centre of each 100 m² subplot. The fine litter (without coarse fragments of wood and bark) was collected in this way every two weeks for 2 years (from July 2007 to July 2009). The contents of the four traps of the same plot were placed together in the same bag during collection and then treated as the same sample. The litter contained in the 12 bags from 12 plots was then sorted in the laboratory by identifying eight compartments. For *P. officinalis*, the leaves, flower and fruit were identified; the leaves and reproductive parts of the hemi-parasite *Psittacantus martinicensis*, a particularly abundant species in this forest, were grouped; finally, the last compartment was composed of twigs, fragments of wood and bark from small branches (diameter \leq 3cm), all species confounded. The samples were dried in a drying cabinet for three days at 70° and then weighed.

P. officinalis' investment in sexuater reproduction was estimated on the basis of the dry weight of fruits and flowers collected. The average unit weight of these organs was determined from a hundred flowers and a hundred fruits from the three stands. This allowed estimating the number of flowers and fruits produced, and deducing the rate of success of fructification in each stand during the study period.

The production of coarse wood (branches with a diameter exceeding 3 cm) constituted the coarse litter fraction. It was measured for 27 months (from August 2007 to October 2009) by collecting the wood fallen to the ground over a surface area of 100 m² staked out at the centre of each plot. The interval between the two collections was 6 months on average, though this period was shortened to estimate the impact of hurricane episodes. At each collection, the large fragments of wood collected in each plot were distributed into 2 or 3 categories according to their rate of apparent humidity, and weighed on site with vertical mechanical scales. Samples of each category were then taken from each plot and weighed after being placed in a drying cabinet at 70°C, until reaching stabilised dry weight. The rates of humidity obtained made it possible to calculate the production of dry coarse litter.

Vegetation structure

Vegetation structure was characterised for each plot to refine the interpretation of spatial differences of litterfall. Diameter at breast height (dbh) was measured for all tree stems over 1 cm dbh. Buttressed trees were measured with a ladder, 10 cm above the top of the buttresses. In each plot, canopy height was assessed by measuring the four tallest trees with a SUUNTO clinometer.

Environmental factors

Climatic conditions (average winds, maximum instantaneous wind, rainfalls, humidity and air temperature, global radiation), and the level of groundwater salinity were measured for each of the litter collection periods. Hourly meteorological data came from the Météo France station installed at Raizet, 3 km from the study site. In order to measure the evolution of groundwater salinity through time, the plots were equipped with a piezometer of one meter depth positioned in the approximate centre of each plot. Salinity was measured at 20 and 60 cm depth from the soil surface by using a “MultiLine P4” multimeter equipped with a “TetraCon 325®” probe. The microtopography of each plot was described during the maximum submersion period along a N-E / S-W diagonal, by measuring the level of the water table in comparison to the soil surface every meter. The water table heights measured in the piezometers were reported for the average topographical height of each plot.

2.3. Data analyses

A one factor ANOVA, followed by a Tukey pairwise comparison test (HSD), was used to compare the values of the three stands ($P < 0.05$). The conditions of application were tested on the residues by using the Shapiro-Wilk normality test and Levenne's test for homogeneity of variance ($P < 0.05$). Logarithmic transformation was applied if the conditions were not respected. When transformation proved insufficient, the Kruskal Wallis non parametric test was performed, followed by a Dunn pairwise comparison ($P < 0.05$).

Pearson's correlation coefficient was used to seek relations between environmental conditions and litterfall.

3. Results

3.1. Soil environment and vegetation structure

Water table level

Monitoring the variation of flood levels over the two years of measurement showed that the three stands in the study followed the same evolution (Fig. 3a). The water table level was relatively stable throughout the year then lowered around March before rising again in June/July at the onset of the rainy season. The intensity of water table reduction varied according to rainfall levels. Consequently, this phenomenon was less marked in 2008 since the dry season had not been particularly marked (Fig. 3a).

The average level of the water table in comparison to the ground during the two years of measurement varied between stands ($K = 445.86$; $P < 0.0001$). It was +17 cm (SD=9) for the most inundated stand (I), -13 cm (SD=6) for the intermediate stand (II) and -22 cm (SD=6) for the least inundated stand (III). The most inundated stand (I) also differed due to the presence of a marked microtopography (maximum difference in level: 66 cm) that took the form of a mosaic of emerged humps and inundated troughs.

Groundwater salinity

It was not possible to measure groundwater salinity at shallow depth (20 cm) several times due to the lowering of the water table. This varied significantly between the three stands ($K = 141.52$; $P < 0.0001$). Stand II had the lowest average salinity over the two years, 2.3 g.L^{-1} (SD = 0.6). Stand I (the most inundated) and stand III (the least inundated) had very close to average salinity values, with respectively 4.1 g.L^{-1} (SD = 0.5) and 4.6 g.L^{-1} (SD = 1.1). On the other hand, monitoring of variations at 60 cm depth (Fig. 3b) was more complete. Constant lowering could be observed from July 2007 to May 2008 for the entirety of the three stands. This fall corresponds to the progression of an exceptional phenomenon of excess salinity that occurred at the end of the dry season 2007: whereas the level of the groundwater was almost 0.5 m below ground level (Migeot and Imbert, in press), very high tides accentuated by a fall in atmospheric pressure supplied the water table, before the seasonal rain. With an average salinity over two years of 3.4 g.L^{-1} (SD = 0.6), stand II remained the least brackish ($K = 281.83$; $P < 0.0001$). The emerged stand and the inundated stand differed from each other with an average salinity of 5.7 g.L^{-1} (SD=0.3) and 7.0 g.L^{-1} (SD=1.3) respectively.

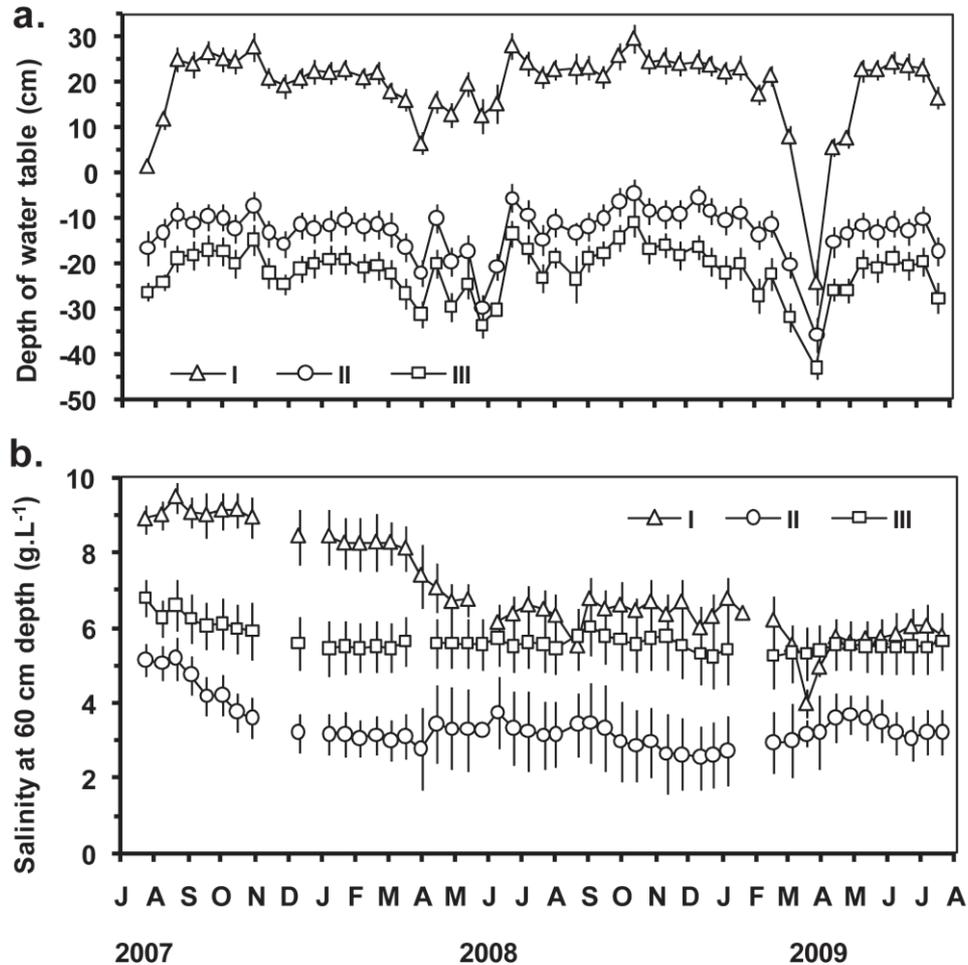


Fig. 3. Water table level and salinity measured every two weeks (from July 2007 to July 2009) on the three study stands. a) Variation in cm of the water table level in relation to the soil surface. 0 represents the average surface area of each of the three stands. b) Variations of groundwater salinity at 60 cm depth. The error bars represent 1 SE.

Forest structure

Stand I had an average basal area (dbh \geq 1 cm) of 44.8 m².ha⁻¹ (SE = 4.0) and an average density of 2,225 stems.ha⁻¹ (SE = 206). *P. officinalis* represented 88% of the stems, i.e. 1,956 stems.ha⁻¹ (SE = 152) and 99% of the basal area, i.e. 44.5 m².ha⁻¹ (SE = 3.9). The average height of the stand was 23 m (SE = 0.3).

Stand II had an average basal area of 53.1 m².ha⁻¹ (SE = 5.6) and an average density of 3,438 stems.ha⁻¹ (SE = 159). *P. officinalis* represented 44% of the stems i.e. 1,519 stems.ha⁻¹ (SE = 404) and 90% of the basal area i.e. 48.0 m².ha⁻¹ (SE = 5.4). The average height of the stand was 26.5 m (SE = 0.6).

Stand III had an average basal area of 44.0 m².ha⁻¹ (SE = 3.1) and an average density of 11,069 stems.ha⁻¹ (SE = 811). *P. officinalis* represented 35% of the stems i.e. 3,869 stems.ha⁻¹

(SE = 620) and 56% of the basal area i.e. 24.6 m².ha⁻¹ (SE = 3.1). The average height of the stand was 14.8 m (SE = 0.4).

3.2. Litterfall and phenology

Annual production

Annual fine litterfall measured over two years was 11.6 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹ on average for the three stands. Litterfall in the second years was lower than litterfall for the first year for all the stands. The distribution of total litterfall between the three stands was the same for the two years of measurement (Fig. 4). The two annual production measurements were therefore considered as a repetition of this measurement and integrated in the sampling campaign. Therefore for each stand, eight annual production values (4 plots measured twice) were used for the statistical tests.

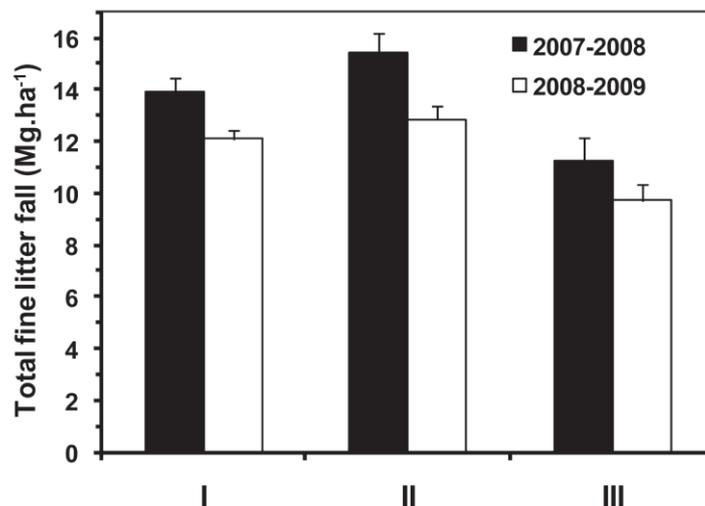


Fig. 4. Total fine litterfall for two years of measurement at the three study stands. The bars indicate 1 SE.

Total annual fine litterfall (Table 1) varied between stands ($F = 11.05$; $P < 0.001$). It is maximum for stand II with 14.2 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹. Stand I follows with 13.0 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹, then stand III with 10.5 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹. There is no significant difference between stands for coarse litterfall ($F = 0.71$; $P = 0.501$) though production is slightly higher for stand III. Total leaf production is significantly different between the three stands ($F = 25.32$; $P < 0.0001$). The lowest leaf production was measured at stand III (6.6 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹) followed by stand I (8.1 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹) and stand II (9.0 Mg/ha/yr). The contribution of leaves was equivalent for the three stands with approximately 63% fine litter. The production of reproductive parts, all

species confounded, was also significantly lower for stand III with 1.5 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹, versus 2.3 and 2.2 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹ for stands II and I respectively (F = 7.41; P = 0.004). However, leaf production (4.0 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹) and the production of reproductive parts (0.9 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹) of species other than *P. officinalis* are higher (resp. F = 41.69; P < 0.0001 and F = 10.72; P < 0.001) and amount to 38% and 9% of total litter. Leaf production other than *P. officinalis* was lowest in stand I.

The production of leaf, flower and fruit litter was highest in stands I and II (resp. F = 94.3; P < 0.0001, F = 14.85; P < 0.0001 and F = 17.12; P < 0.0001). The production of *P. officinalis* leaves at stands I and II was 7.3 and 7.1 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹ respectively (i.e. 56 and 50% of total litter) versus only 2.7 Mg.ha⁻¹.yr⁻¹ for stand III (i.e. 25% of total litter). Production of *P. officinalis* flowers and fruits obeys the same order (Table 1). There is a strong correlation between the leaf production of *P. officinalis* and its basal surface (Pierson r = 0.842; P < 0.001). Litterfall as a function of basal surface highlighted significant differences between stands for fruit production and for the total production of this species (resp. F = 4.03; P = 0.033 et F = 3.72; P = 0.041). The relativized production of the species was equivalent in stands I and II but less in stand III.

Table 1

Average annual production and the contribution of different compartments of fine litter for the three study stands. The standard errors (1 SE) are shown in parentheses. The values followed by identical letters are not significantly different from each other (P < 0.05) according to the Tukey pairwise comparison of averages (HSD).

Stand	Unit	Pterocarpus leaves	Pterocarpus flowers	Pterocarpus fruits	Other leaves	Other fruits and flowers	Small Wood	Total leaves	Total flowers and fruits	Total fine litter
I	Mg.ha ⁻¹ .yr ⁻¹	7.27 (0.17) a	0.38 (0.03) a	1.53 (0.15) a	0.81 (0.11) c	0.31 (0.04) b	2.71 (0.24) a	8.08 (0.15) b	2.24 (0.22) a	13.00 (0.46) a
	%	56	3	12	6	3	21	62	17	100
II	Mg.ha ⁻¹ .yr ⁻¹	7.13 (0.36) a	0.35 (0.05) a	1.40 (0.20) a	1.84 (0.20) b	0.50 (0.13) b	2.94 (0.30) a	8.97 (0.25) a	2.28 (0.25) a	14.15 (0.63) a
	%	50	2	10	13	4	21	63	16	100
III	Mg.ha ⁻¹ .yr ⁻¹	2.65 (0.25) b	0.12 (0.03) b	0.39 (0.08) b	3.96 (0.38) a	0.90 (0.09) a	2.45 (0.33) a	6.61 (0.27) c	1.46 (0.13) b	10.48 (0.59) b
	%	25	1	4	38	9	23	63	14	100

The success rate of *P. officinalis* fructification, estimated over the whole measurement period, was 0.98% for the inundated and intermediate stands. Their estimated productions were respectively 7.4*10⁷ and 6.8*10⁷ flowers.ha⁻¹.yr⁻¹ and 7.3*10⁵ and 6.7*10⁵ fruits.ha⁻¹.yr⁻¹. The emerged stand stood out with a fructification success rate estimated at 0.78% for an estimated production of 2.4*10⁷ flowers.ha⁻¹.yr⁻¹ and 1.9*10⁵ fruits.ha⁻¹.yr⁻¹.

Coarse litterfall varied between stands (K = 6.04; P < 0.05). According to the pairwise comparison performed using Dunn's procedure, stand II differed from stand III (Fig. 5) with a

production of $3.6 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ (SE= 0.83) versus $1.5 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ (SE = 0.6). The production of stand I falls between that of the two other stands with $2.3 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ (SE = 0.2). Taking into account coarse litter brought total epigeal litterfall to $17.7 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ for stand II, $15.3 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ for stand I and $11.9 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ for stand III. Coarse litterfall therefore amounted to 20% of total litterfall for stand II, 15% for stand I and 12% for stand III.

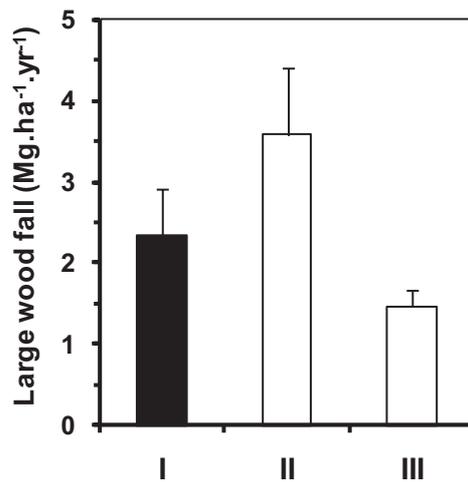


Fig. 5. Coarse litterfall (diameter > 3cm) in the three study stands of the *P. officinalis* forest for the period August 2007 – October 2009. The bars indicate 1 SE.

Seasonal production

- Total litter

The three stands showed very similar variations of fine litterfall (Fig. 6a). Total production displayed no marked seasonal variations due to the lag between leaf production cycles and plant reproductive parts, and due to disturbances caused by hurricanes. This led to peaks of fine litterfall caused by the storms. The first corresponded to the collection following the passage of hurricane Dean which, over the measurement period, led to a maximum fall of $195.7 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{dy}^{-1}$ for stand I. This collection amounted to 18% of annual litterfall for stand I, 16% for stand II and 17% for stand III. This event also led to a fall of 38% of annual coarse litterfall for stand I, 45% for stand II and 32% for stand III. During the passage of hurricane Omar off Guadeloupe in October 2008, the winds recorded near the study site were much less intense than for hurricane Dean. The corresponding litterfall was lower, with a maximum value for stand II of only $69.1 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{dy}^{-1}$. This phenomenon did not appear to impact the litterfall of stand III.

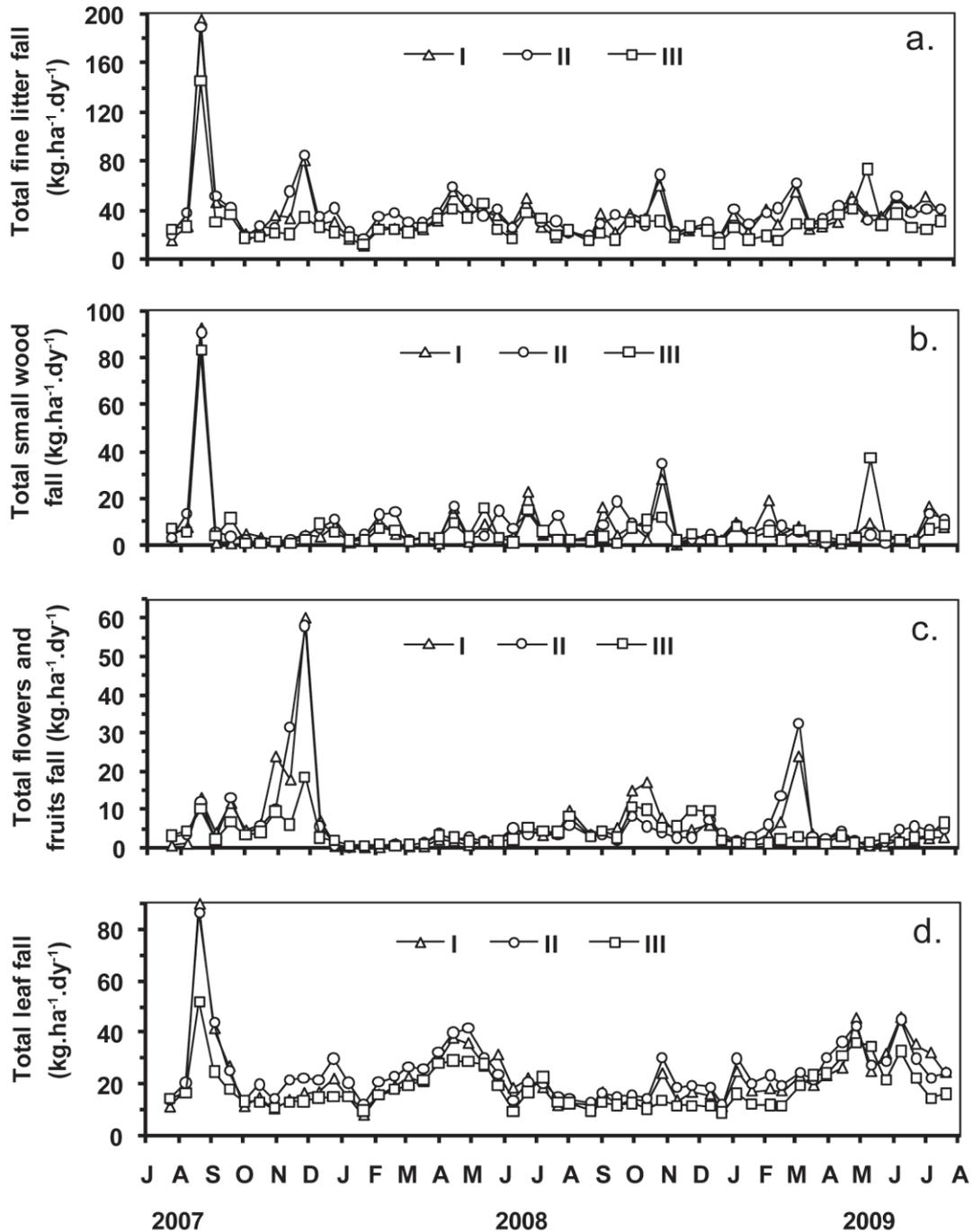


Fig. 6. Fine litterfall all species confounded ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{dy}^{-1}$) measured every two weeks for two years (July 2007 to July 2009) in the three study stands of the Golconde swamp forest. a. Total fine litter. b. Twig litter ($D < 3$ cm. c. Reproductive parts (flowers and fruits). d. Leaves.

The coarse litterfall (Fig. 6b) mainly coincides with violent climatic events. Outside these periods, coarse litterfall occurred asynchronously between the three stands. Production of reproductive parts (Fig. 6c) followed a marked seasonal pattern, with a high production period from July to December. This production reached a maximum of $86 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{dy}^{-1}$ in stand II, in November 2007. A noteworthy additional peak was observed in February-March 2009. Total

leaf production (Fig. 6d) seemed to follow a marked seasonal trend. For the two years of the study, an initial peak can be seen from December to January followed by a second higher peak between March and June.

- *Pterocarpus officinalis*

The seasonal evolution of *P. officinalis* leaf production is quite similar for the three stands (Fig. 7a). Noticeable are the two peaks linked to hurricanes Dean (August 2007) and Omar (October 2008), as well as a basic pattern that repeats itself during the two years: a period of heavy leaf fall at the beginning of the year (from December to June), followed a period of similar length during which leaf fall is lower. Stand III differs from the two others with lower production and a more regular shape on its production curve.

Monitoring of *P. officinalis* flower production (Fig. 7b) shows quite similar evolution for the three stands measured, with a common blooming period from August to September (2 more or less distinct peaks) for both years. In 2008, two additional blooming periods can be seen for stands I and II only: a small peak in April, and a larger one in December.

The fruit production of *P. officinalis* (Fig. 7c) displays the same patterns of seasonal variation as for blooming. The distance between the peaks permits calculating the length of fruit maturation. Thus an average of 70 days is required to pass from blooming to the production of mature fruits. It is interesting to note the difference in fruit production between the two peaks of August-September 2007 which nonetheless stem from an equivalent flower production (Fig. 7b and 7c).

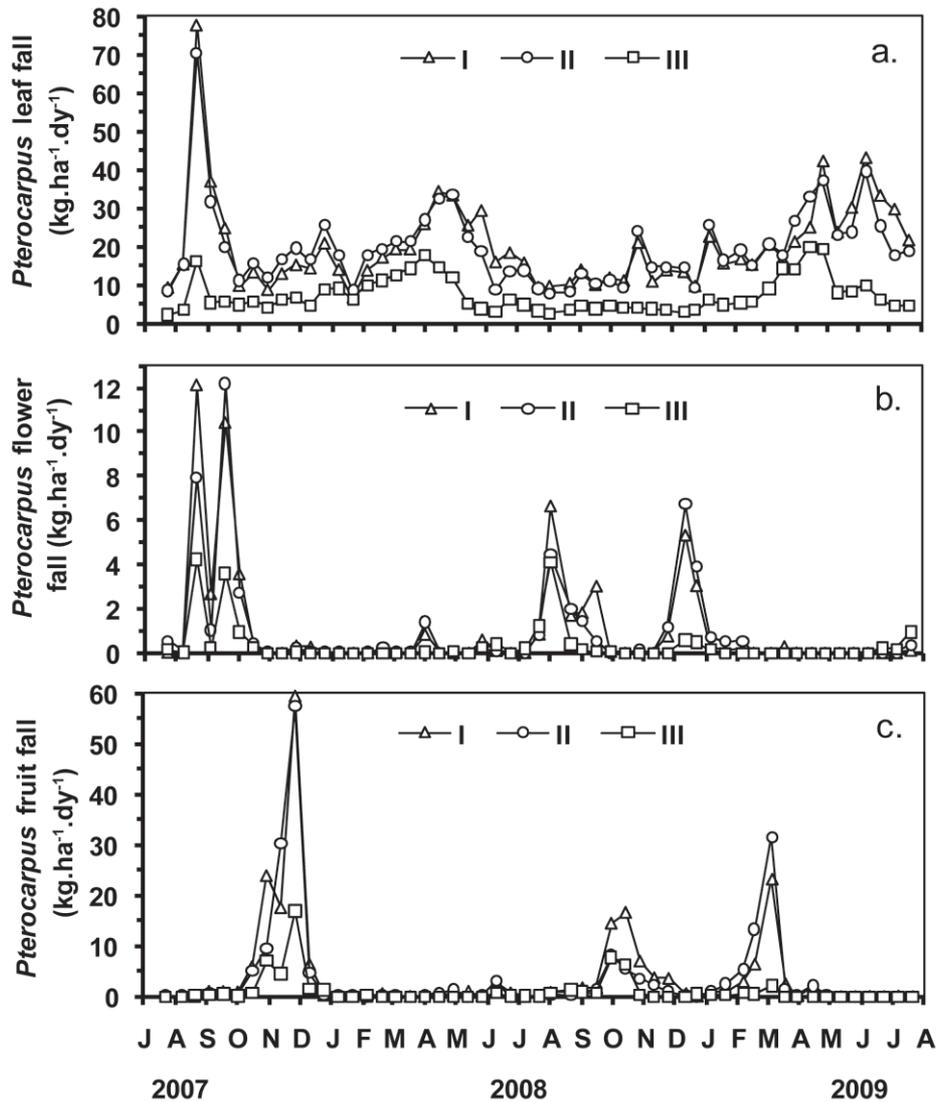


Fig. 7. Fine litterfall of *Pterocarpus officinalis* ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{dy}^{-1}$) measured every two weeks for two years (July 2007 to July 2009) in the three study stands of the Golconde swamp forest. a. Leaves. b. Flowers. c. Fruits.

- *Psittacanthus martinicensis*

The litterfall of *Psittacanthus martinicensis* does not differ according to stand ($K = 0.4$; $P = 0.751$). It has an average production of $0.5 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$ ($\text{SE}=0.1$). This hemi-parasite was mainly observed on *Pterocarpus officinalis*, though not exclusively. Its litterfall is therefore present for all the measurement stands along with the production of leaves of other species (Fig. 8).

Seasonal variations of *Psittacanthus martinicensis* leaf production are out of phase with the leaf production of other species (Fig. 8). This hemi-parasite above all loses its leaves during the rainy season, from August to December, whereas the other species mainly lose their leaves at the end of the dry season, from March to June (Pearson $r = -0.489$; $P < 0.001$).

The curve for the fall of reproductive parts has two peaks per year, one from March to April and the other from June to August. The first corresponds to flowers and the second to fruits. Flower production is in phase with the periods when the leaf fall from trees is highest (Pearson $r = 0.460$; $P = 0.002$). The duration of fruit is about three months.

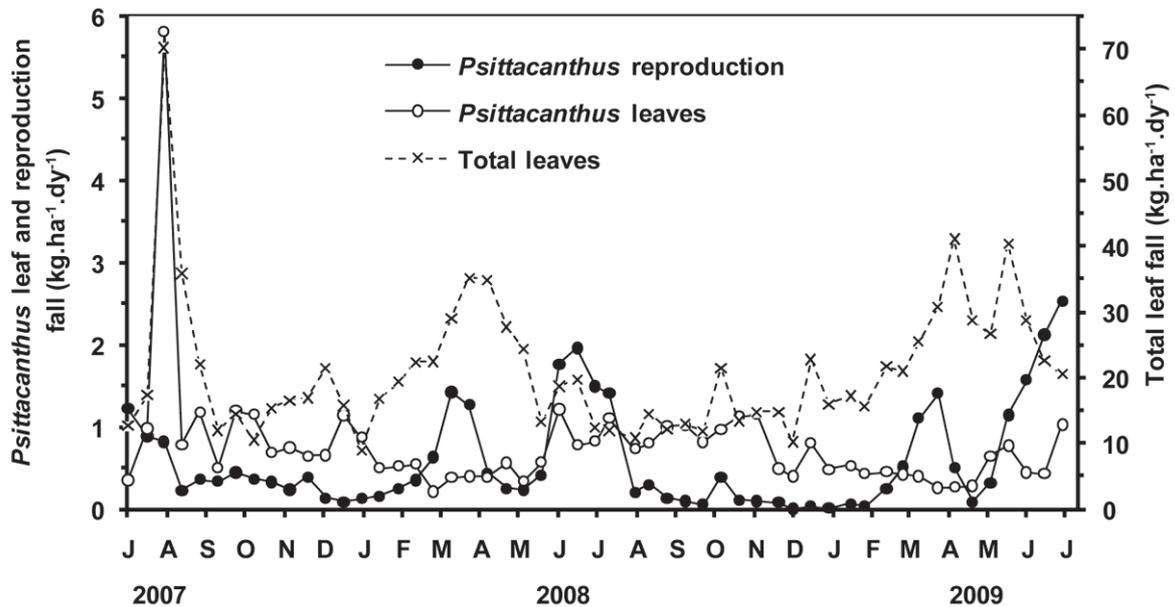


Fig. 8. Litterfall of *Psittacanthus martinicensis* (leaves and reproductive parts) compared with the leaf production of the other species in the three study stands.

3.3. Seasonal litterfall vs. Environmental factors

In order to prevent climatic conditions from masking possibly less evident relations, the three collections that followed the passage of hurricane Dean were not incorporated in the correlation tests.

The leaf fall of *P. officinalis*, like that of the other species, appeared to be greatly influenced by atmospheric humidity, global radiation, average wind and variations of water table level (Table 2). Thus a low humidity rate, high global radiation, constant wind and low water table level tended to increase leaf fall. The combination of these factors resulted in high evapotranspiration demand. Despite this, rainfall did not appear to have a direct effect on leaf fall.

The blooming and fructification of *P. officinalis* do not appear to have a linear relation with the factors measured. The production of the reproductive parts of the other species, however, seemed to reach its maximum when the average temperature was high. The evolution of salinity at 60 cm depth did not appear to affect any compartment of the litter except the reproductive parts of the other species for which no significant correlation could be

noted. Lastly, coarse litterfall appeared to be influenced by maximum instantaneous wind speed and not average wind speed. Gusts therefore had a greater impact than regular wind on coarse litterfall.

In Guadeloupe, the photoperiod varies by two hours between the longest and shortest days. The three main peaks of blooming measured of *Pterocarpus officinalis* occur during the period of declination of diurnal duration or short days (July to January).

Table 2

Correlations between the production of different compartments of fine litter and environmental factors. The values in bold type are significant at threshold $P < 0.05$.

Variables	<i>Pterocarpus</i> Leaves	<i>Pterocarpus</i> Flowers	<i>Pterocarpus</i> Fruits	Other Leaves	Other Flowers and Fruits	Small Wood
Water table movements	-0.400 **	0.184	0.090	-0.301 *	0.246	0.171
Salinity at 60 cm depth	-0.275	-0.142	-0.059	-0.260	-0.312 *	-0.099
Rainfall	-0.282 *	-0.036	-0.010	-0.074	0.157	0.203
Air humidity	-0.428 **	0.028	0.152	-0.408 **	0.012	-0.009
Global radiation	0.395 **	-0.030	-0.246	0.567 ***	0.117	0.052
Mean air temperature	-0.276	0.153	-0.023	0.227	0.459 **	0.139
Mean wind	0.465 **	-0.216	-0.221	0.523 ***	-0.077	0.190
Max wind	-0.074	-0.135	-0.062	0.095	0.119	0.698 ***

* $P < 0.05$ ** $P < 0.01$ *** $P < 0.001$

4. Discussion

4.1. Annual litterfall and the effect of inundation

References in the literature on litterfall in *Pterocarpus officinalis* forests and more generally in neotropical floodplain forests are rare and difficult to compare since the methods of measuring the fall of ligneous matter varies considerably. The production of fine litter measured during our study is very close to other annual production figures for *Pterocarpus officinalis* forests, both in Guadeloupe (Febvay et al, 1981) and in Puerto-Rico (Eusse et Aide, 1999). These values are higher than the litterfall of other types of forests found on these islands (Table 3).

The work performed by Cattanio et al. (2004) in Brazilian Amazonia, shows that the fine litter of floodplain forests (varzeas) is comparable to that of *Pterocarpus* forests, but generally higher than that of blackwater swamp forests (igapos) (Table 3). The lower production of this latter type of forest could be due to the fact that blackwaters are less rich in nutritive elements (Adis et al., 1979).

The proportion of leaves in the litter of *Pterocarpus* forests (58 to 63%) is much lower than the values reported for forests located nearby: 71% in dry forest (Imbert and Portecop, 2008) and 81% in mangrove (Imbert and Portecop, 1986). This proportion is also lower than the average world value of 70% proposed by Meentemeyer et al. (1982) and the values reported by Cattanio et al. (2004) for other forests flooded seasonally (Table 3).

Table 3

Comparison between the litterfall of neotropical swamp forests and the production of surrounding formations.

Forest type	Litter production (Mg.ha ⁻¹ .yr ⁻¹)	Leaves ratio (%)	Country	Source
<i>P. officinalis</i> swamp	10.5 - 14.2	-	Guadeloupe	Febvay and Kermarrec, 1981
<i>P. officinalis</i> swamp	10.5 - 14.2	58 - 61	Guadeloupe	Present study
Mangrove	8.7	81	Guadeloupe	Imbert and Portecop, 1986
Dry forest	7.2	71	Guadeloupe	Imbert and Portecop, 2008
Wet forest	6.9	-	Guadeloupe	Febvay and Kermarrec, 1981
<i>P. officinalis</i> swamp	8.7 - 14.5	-	Puerto Rico	Alvarez-Lopez, 1990
<i>P. officinalis</i> swamp	9.8 - 13.8	62 - 63	Puerto Rico	Eusse and Aide, 1999
Mangrove	9.8	-	Puerto Rico	Pool et al., 1975
Dry forest	2.9	83	Puerto Rico	Lugo et al., 1978
Wet forest	8.7 - 9.1	-	Puerto Rico	Zou et al., 1995
Wet forest	6.6 - 10.2	56 - 84	Brazil	Cattanio et al., 2004
Floodplain (Varzeas)	6.4 - 13.8	63 - 81	Brazil	Cattanio et al., 2004
Black water swamp (Igapos)	6.7 - 8.6	78 - 86	Brazil	Cattanio et al., 2004

Annual litterfall varies quantitatively from one stand to another while the proportions of compartments of coarse litter, leaves and reproductive parts remain the same. Furthermore, according to Eusse and Aide (1999) increased salinity tends to decrease the productivity of *P. officinalis* forests. The higher production of litter in stand I in comparison to that of stand III shows that the difference of salinity between the two plots does not distinctly influence their production. High flood levels appear to increase the litterfall of *P. officinalis* swamp forests.

Although this trend is confirmed for the production of leaves and reproductive parts, coarse litterfall (diameter \leq 3cm) is similar for the three measurement stands. The proportion of coarse litter in the overall litter is therefore higher.

Coarse litter (diameter $>$ 3cm) production is often neglected when appreciating the production of forest stands. In the *P. officinalis* swamp forest, it made up a considerable proportion (from 14% to 25%) of the litter collected in the traps. On average, coarse litter amounted to 16% of the total litter of the swamp forest versus 18% for twig litter and 66% for non ligneous components (leaves and reproductive parts). The proportion of coarse litter

estimated by Chambers et al. (2000) in central Amazonia (*terra firme* forests) was twice as high. It makes up 30% of total litter versus 16% for twig litter and 54% for non ligneous debris. This estimation can be partially explained by the fact that it takes into account of the decomposition of dead wood before it falls. Bray and Gorham (1964) estimated that wood amounts to 30% of annual litterfall which appears to agree with our measurements (34%), though it is lower than those of Chambers et al. (2000). Christensen (1975) put forward the figure 18.5% for oak forests in Denmark in which twig litter (diameter ≤ 1 cm) composed 77% of the wood collected, a much higher figure than for the two previous studies. Wood production in tropical forests therefore appears to be constituted by larger diameters than that of temperate areas where production has a far higher percentage of coarse litter. Besides that fact that spatial variations of coarse litterfall obey the hierarchy observed for fine litterfall, they are also related to the structure of the stand. Thus the maximum production of coarse litter concerned the stand with the highest canopy (II), thus the highest volume and the most exposed to wind, whereas the lowest litterfall came from the stand with the least developed and lowest canopy. The vulnerability of high stands to violent winds was observed during the Dean cyclonic event. The impact on fine litter was the same for each of the measurement stands, with 17% of average annual litterfall collected following the hurricane. On the contrary, for coarse litter, the impact on annual production was much greater for stands with much higher trees (I and II).

In line with general litterfall, the contribution of *P. officinalis* to total litter decreased from the most inundated stand (I) to the least inundated stand (III). In parallel, the contribution of other species increased. *P. officinalis*, which has a large number of adaptations relating to inundation (Bacon, 1990; Alvarez-Lopez, 1990; Imbert et al., 2000), becomes decreasingly less competitive with the reduction of flood level which leaves more space for species occupying terra firma sites (Migeot and Imbert, in press). The litterfall of *P. officinalis* relativised by basal surface was also lower for the least flooded stand. The same evolution was observed for the rate of success of fructification of *P. officinalis*. It was highest for the most inundated stands (0.98% of flowers produced resulted in mature fruits) and lowest in the least inundated stand (0.78%). Not only does *P. officinalis* become scarcer along the land emergence gradient, but its litterfall and reproductive efficiency decrease. The trees of this stand were more plentiful and lower, but despite this they did not appear to be younger than the other stands of the study (Migeot and Imbert, in press). The lower production of *P. officinalis* in this stand could be due to less access to nutriment resulting from competition

with terra firma species, or from lower soil fertility linked to the hydrological confinement of this stand (Migeot and Imbert, in press).

4.2. Seasonal litterfall and phenology

Phenology of *Psittacanthus martinicensis*

As indicated by its omnipresence in the litter, *Psittacanthus martinicensis*, a hemi-parasite endemic in the Lesser Antilles, is common in the three stands studied. Its development strongly impedes the cambial growth of the host (Vazquez Collazo, 2002). It was not possible to identify its influence on dead wood due to its presence in all the plots studied. However, it may be surmised that its development increases the turnover of the branches that carry it i) due to their premature dieback; ii) by increasing the wind surface and weight of these branches which, in addition, have very weak mechanical resistance (Bacon, 1990).

This species has a clearly marked seasonal reproductive rhythm. It flowers when the trees lose most of their leaves. This gives makes the flowers more visible, and increases the efficiency of pollination mainly ensured by birds, especially humming birds and perching birds (Vazquez Collazo, 2002). The fruits reach maturity three months later, when the canopy is once again densely leaved. *Psittacanthus martinicensis* then loses the advantage of leaves during the rainy season when the trees lose less of theirs.

Phenology of *Pterocarpus officinalis*

- *Leaf fall*

Maximum leaf loss of *P. officinalis* occurs during the transition from dry to rainy seasons, from March to June (Fig. 9). Schongart et al. (2002) showed that in terms of the foliar phenology of terra firma tropical forests in west Africa (Mariaux, 1969), Brazil (Alvim and Alvim, 1978), Costa Rica (Reich and Borchert, 1984), and Venezuela (Worbes, 1999) react in the same way to the dry season, as an Amazonian floodplain forest to the flood period. They parallel the hydric deficit of the top caused by soil drying on the one hand and the anorexic conditions caused by flooding (Worbes, 1997), on the other. In spite of the presence of anoxic conditions during most of the year and access to water during the dry season, the foliar phenology of the *P. officinalis* swamp forest behaves like the terra firma forests mentioned previously. However, Eusse and Aide (1999) state that the leaf fall of *P. officinalis* is not a response to hydric stress, since the water table is never far from the soil surface, even in the

dry season. Basing their study on the experiment carried out by Baro Colorado (Panama), Wright and Cornejo (1990) proposed the hypothesis of a high demand for evapotranspiration dictated by the atmospheric conditions of the dry season as one of the possible causes for leaf loss. In our study, we show that a negative correlation exists between leaf fall and atmospheric humidity, while a positive one exists with global radiation and wind. When leaf loss of *P. officinalis* reaches its maximum, from March to June, these three parameters combine to create a high demand for evapotranspiration. Increased rainfall at the end of the dry season leads to a rise in water table level and humidity rates. Conditions therefore become less desiccant so trees can replace their leaves relatively soon after their fall (Migeot, personal observation). Eusse and Aide (1999) mention similar behaviour for the *P. officinalis* forest of Sabana seca (Porto Rico), where leaf fall is followed by rapid renewal. *P. officinalis* therefore follows the *insolation-limitation hypothesis* according to which *leaf flushing* coincides with periods of strong radiation if water is available (van Schaik et al., 1993; Wright and van Schaik, 1994). Another observation tends to confirm *P. officinalis'* high sensitivity to desiccant atmospheric conditions. Isolated individuals exist at the edge of the forest in the middle of flood meadows resulting from old land clearings. They appear moribund and partially stripped of leaves whatever the period, with numerous dead branches. These individuals are subject to maximum exposure to desiccant conditions (wind and radiation) from which the trees in the midst of the forest are partially protected. In spite of water being present at root level, *P. officinalis* appears to have problems in transferring it to its leaves when atmospheric conditions become more severe. A physiological study on the water management of this species is in progress in order to understand this paradox.

- *Blooming*

The information provided by the literature on the floral phenology of *P. officinalis* does not in general stem from precise monitoring, though it does underline the strong variability of its blooming period. Weaver (1997) reports a blooming period from February to September for Porto Rico, and from July to August for Jamaica where the species is indicated as rare (Adams, 1972). In Guyana, on the continent, the largest number of observations of *P. officinalis* blooming reported in the literature concern the months of February, March and April, whereas no observation has been mentioned for January and September (Steege and Persaud, 1991).

A total of seven years of observation in Guadeloupe have led to the observation that the blooming of *P. officinalis* can occur during each month of the year (Imbert, unpublished data). However, generally, two massive blooming periods occur each year for all the stands of *P. officinalis* in Guadeloupe (Migeot, personal observation): between July and September on the one hand and from November to January on the other. Alvarez-Lopez (1990) also mentions two blooming periods in Porto Rico, between February and May and between mid-June and mid-August. Regarding evolutionary biology, such synchronous blooms increase attraction from pollinators (mainly bees for *P. officinalis*) for blooms whose lifetime is several days. The high number of individuals in bloom at the same time also permits increasing the chances of crossed pollination (Opler, 1976).

According to Richards (1966) the flower buds of tropical trees blooming synchronously are preformed very early and remain in waiting for long periods for the signal to trigger flowering. This is partially determined by genetics and partially by environmental factors (Borchert, 1983). In our study, matching the flower production of *P. officinalis* with measured environmental variables did not reveal any direct correlation, perhaps due to the difference in time between the moment of emitting signals that trigger blooming and that causing the flowers to fall. Photoperiod variations are often mentioned as being the potential factor triggering synchronous blooming (Borchert et al., 2005). However, data from the literature and our observations have shown that the massive blooming of *P. officinalis* occurs both when periods of daylight lengthen and when they shorten. Alvarez-Lopez (1990) considered that in Porto Rico blooming occurs at the beginning and end of the dry season. In Guadeloupe synchronous blooming tends to occur more at the beginning of the rainy season and at the beginning of the dry season. In both cases, changing climatic conditions (drier and then wetter), could be the reasons behind triggering blooming. In the Antilles, these phases of climatic transition can vary from one year to another, as much in time as in intensity. This could explain the variability of the number and intensity of bloomings. At present nothing is known about the determinism underlying the blooming of *P. officinalis*.

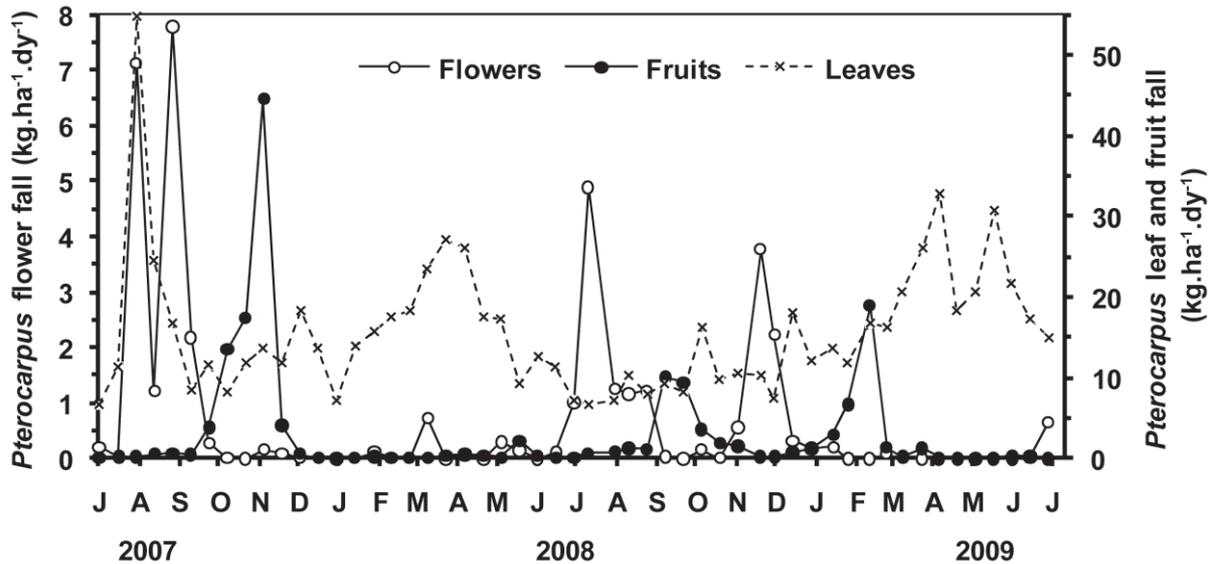


Fig. 9. Average leaf, flower and fruit production of *P. officinalis* measured every two weeks for two years (July 2007 to July 2009) in the three study stands. Production is expressed in $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$.

- Fructification

Synchronous blooming is followed by massive production of fruits. Massive fructification permits a plant species to ensure its reproduction by saturating fruit predators, and limiting their proliferation during years of low production (Augspurger, 1981). This strategy appears adapted to *P. officinalis* whose seeds are rich in nitrogen and highly attractive for predators. The small quantity of predators in the Antilles with respect to the massive production of fruits could contribute towards explaining the presence of monodominant stands of *P. officinalis* on these islands, whereas such stands do not exist on the continent.

Several fructification peaks in the year allow *P. officinalis* to produce seeds in every flood configuration. Thus the fructification of October and November occurs when the rainy season is well underway, when the water table is at its highest. The later fructification of February-March occurs during the dry season, when the water table is below the surface of the soil. When the soil is submerged, the seeds float to the surface of the water and disperse before reaching ground and germinating if the water does not exceed 3 to 4 cm (Alvarez-Lopez, 1990). If the level of the water table is below that of the soil surface, the seeds germinate quickly on the damp soil with a far higher establishment rate (Alvarez-Lopez, 1990).

Fruit maturation lasts about 70 days. Thus a series of reproductive sequences (blooming-fructification) without overlapping can be observed. This cycle can be disturbed by exceptional climatic events such as hurricanes. During the first year of monitoring, hurricane Dean passed during full bloom, causing the flower still present to fall. A month later, a second

massive bloom was observed before the fruits of the first bloom had matured. This second bloom, which occurred the following year but with lower intensity, was qualified as post traumatic since it probably occurred in reaction to the damage caused by the hurricane. Hopkins and Graham (1987) observed the same phenomenon after the passage of a hurricane on a tropical rain forest in Australia. The bloom at the end of the rainy season, which occurs most frequently between December and January, was very sporadic the year of the hurricane. It is probable that the energy expended by the trees to compensate for the stress caused by the hurricane and produce two massive blooms with an interval of only one month, combined with a shortage of rainfall during November, was the cause of this phenomenon.

Acknowledgements

This work was funded by the Guadeloupe National Park and the Direction Régionale de l'Environnement of Guadeloupe. The authors want to thank Modeste Salignat for his help during the field work and the Guadeloupe National Park for allowing field work in the Golconde forest.

References

- Adams, C.D., 1972. Flowering plants of Jamaica. University of the West Indies, Mona, Jamaica.
- Adis, J., Furch, K., Irmiler, U., 1979. Litter production of a Central-Amazonian black water inundation forest. *Tropical Ecology*. 20: 236-245.
- Alvarez-Lopez, M., 1990. Ecology of *Pterocarpus officinalis* forested wetlands in Puerto Rico. In: Lugo, A.E., Brinson, M., Brown, S. (Ed.). Ecosystems of the World 15: Forested Wetlands. Elsevier, Amsterdam. pp. 251-265.
- Alvim, P.T. and Alvim, R., 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. *Tropical trees as living systems*. 445-464.
- Anderson, D.P., Nordheim, E.V., Moermond, T.C., Bi, Z.B.G., Boesch, C., 2005. Factors influencing tree phenology in Taï National Park, Côte d'Ivoire. *Biotropica*. 37: 631-640.
- Ashton, P.S., Givnish, T.J., Appanah, S., 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist*. 132: 44-66.
- Augsburger, C.K., 1981. Reproductive Synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*. 62: 775-788.
- Borchert, R., 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*. 81-89.
- Borchert, R., 1992. Computer simulation of tree growth periodicity and climatic hydroperiodicity in tropical forests. *Biotropica*. 24: 385-395.

- Borchert, R., Renner, S.S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., Spichiger, R., Von Hildebrand, P., 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*. 433: 627-629.
- Bouchon, C., Bouchon-Navaro, Y., Imbert, D., Louis, M., 1991. The effects of hurricane Hugo on the coastal environment of Guadeloupe Island (French West Indies). *Annales de l'Institut océanographique*. 67: 5-33.
- Bray, J.R. and Gorham, E., 1964. Litter Production in Forests of the World. *Advances in Ecological Research*. 2: 101-157.
- Brown, S., 1981. A comparison of the structure, primary productivity, and transpiration of cypress ecosystems in Florida. *Ecological Monographs*. 51: 403-427.
- Brown, S. and Lugo, A.E., 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*. 14: 161-187.
- Cabaussel, G., 1982. Climatologie. In: Lasserre, G. (Ed.). Atlas des DOM: La Guadeloupe". CEGET-CNRS, Bordeaux.
- Carter, H.R., Burns, L.A., Cavinder, T.R., Dugger, R.R., Fore, P.L., 1973. Ecosystems analysis of the big cypress Swamp and estuaries. U.S. Environmental Protection Authority, Georgia.
- Cattanio, J.H., Anderson, A.B., Rombold, J.S., Nepstad, D.C., 2004. Phenology, litterfall, growth, and root biomass in a tidal floodplain forest in the Amazon estuary. *Revista Brasileira de Botânica*. 27: 703-712.
- Chambers, J.Q., Higuchi, N., Schimel, J.P., Ferreira, L.V., Melack, J.M., 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia*. 122: 380-388.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., Struhsaker, T.T., Zanne, A.E., Clark, C.J., Poulsen, J.R., 2005. A long-term evaluation of fruiting phenology: importance of climate change. *Journal of Tropical Ecology*. 21: 31-45.
- Christensen, O., 1975. Wood litter fall in relation to abscission, environmental factors, and the decomposition cycle in a Danish oak forest. *Oikos*. 26: 187-195.
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Ni, J., 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications*. 11: 356-370.
- Corre, J.J., 1981. Données récentes sur le climat de la Guadeloupe. In: Golvan, Y.J., Combes, C., Euzeby, J., Salvat, B. (Eds.). Enquête d'épidémiologie écologique sur la schistosomiose à *Schistosoma mansoni* en Guadeloupe (Antilles françaises). Editions du Museum, Paris. pp. 24-27.
- Dulormne, M., Musseau, O., Muller, F., Toribio, A., Bâ, A., 2010. Effects of NaCl on growth, water status, N₂ fixation, and ion distribution in *Pterocarpus officinalis* seedlings. *Plant and Soil*. 327: 23-34.
- Eusse, A.M. and Aide, T.M., 1999. Patterns of litter production across a salinity gradient in a *Pterocarpus officinalis* tropical wetland. *Plant Ecology*. 145: 307-315.
- Ewel, K.C., Twilley, R.R., Ong, J.E., 1998. Different kinds of mangrove forests provide different goods and services. *Global Ecology and Biogeography Letters*. 7: 83-94.
- Febvay, G., Kermarrec, A., Rosseau, L., Paul, R., 1981. Formation des litières en forêts littorales et de montagne. In: Kermarrec, A. (Ed.). Étude de la mangrove et de la zone côtière en Guadeloupe. AGRST, CRAAG, Guadeloupe. pp. 99-110.
- Feller, C., Fournier, M., Imbert, D., Caratini, C., Martin, L., 1992. Datations ¹⁴C et palynologie d'un sédiment tourbeux continu (0-7 m) dans la mangrove de Guadeloupe (FWI): résultats préliminaires. In: ORSTOM (Ed.). Évolution des littoraux de Guyane et de la zone caraïbe méridionale pendant le quaternaire. Paris. pp. 193-202.
- Franken, M., 1979. Major nutrient and energy contents of the litterfall of a riverine forest of Central Amazonia. *Tropical Ecology*. 20: 211-224.

- Hopkins, M.S. and Graham, A.W., 1987. Gregarious flowering in a lowland tropical rainforest: a possible response to disturbance by Cyclone Winifred. *Australian Journal of Ecology*. 12: 25-29.
- Imbert, D. and Portecop, J., 1986. Production de litière dans la mangrove du Grand Cul-de-sac Marin (Guadeloupe). *Acta Ecologica-Oecologia Plantarum*. 7: 379-396.
- Imbert, D. and Delbé, L., 2006. Ecology of fire-influenced *Cladium jamaicense* marshes in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Wetlands*. 26: 289-297.
- Imbert, D. and Portecop, J., 2008. Hurricane disturbance and forest resilience: assessing structural vs. functional changes in a Caribbean dry forest. *Forest Ecology and Management*. 255: 3494-3501.
- Johnston, C.A., Bridgham, S.D., Schubauer-Berigan, J.P., 2001. Nutrient dynamics in relation to geomorphology of riverine wetlands. *Soil Science Society of America Journal*. 65: 557.
- Lescure, J.P., 1980. Aperçu architectural de la mangrove guadeloupéenne. *Acta Ecol.Gen.* 1: 249-265.
- Lewis, A.R., 1988. Buttress arrangement in *Pterocarpus officinalis* (Fabaceae): effects of crown asymmetry and wind. *Biotropica*. 20: 280-285.
- Lugo, A.E. and Snedaker, S.C., 1973. The role of mangrove ecosystems: properties of a mangrove forest in south Florida. National Technical Information Service, US Department of Commerce, Springfield.
- Lugo, A.E., Gonzalez-Liboy, J.A., Cintrón, B., Dugger, K., 1978. Structure, productivity, and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica*. 10: 278-291.
- Lugo, A.E., Brown, S., Brinson, M., 1990. Concepts in wetland ecology. In: Lugo, A.E., Brown, S., Brinson, M. (Eds.). *Forested Wetlands.Ecosystems of the World*, 15. Elsevier, Amsterdam. pp. 53-85.
- Mariaux, A., 1969. La périodicité des cernes dans le bois de Limba. *Bois et Forêts des Tropiques*. 128: 39-54.
- Maul, G., 1989. Implications of climatic changes in the wider Caribbean region, preliminary conclusions of the Task Team of Experts. UNEP Caribbean Environment Program, Kingston.
- Medina, E., Cuevas, E., Lugo, A., 2007. Nutrient and salt relations of *Pterocarpus officinalis* L. in coastal wetlands of the Caribbean: assessment through leaf and soil analyses. *Trees-Structure and Function*. 21: 321-327.
- Meentemeyer, V., Box, E.O., Thompson, R., 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *Bioscience*. 32: 125-128.
- Migeot, J. and Imbert, D., 2010. Structural and floristic patterns in tropical swamp forests: a case study from the *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) forest in Guadeloupe; French West Indies. *Aquatic Botany*. In Press.
- Mitsch, W.J., Taylor, J.R., Benson, K.B., 1991. Estimating primary productivity of forested wetland communities in different hydrologic landscapes. *Landscape Ecology*. 5: 75-92.
- Newbould, P.J., 1967. Methods for estimating the primary production of forests. Blackwell Science Publication, Oxford.
- O'Brien, J.J., Oberbauer, S.F., Clark, D.B., 2004. Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant, Cell & Environment*. 27: 551-567.
- Opler, P.A., Frankie, G.W., Baker, H.G., 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*. 3: 231-236.
- Parkinson, R.W., De Laune, R.D., White, J.R., 1994. Holocene sea-level rise and the fate of mangrove forests within the wider Caribbean region. *Journal of Coastal Research*. 10: 1077-1086.
- Parry, M.L., Canziani, O., Palutikof, J., van der Linden, P., Hanson, C., 2007. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. In: Anonymous Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 23-78.

- Pool, D.J., Lugo, A.E., Snedaker, S.C., 1975. Litter production in mangrove forests of southern Florida and Puerto Rico. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Miami.
- Proctor, J., Anderson, J.M., Fogden, S.C.L., Vallack, H.W., 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak: II. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *The Journal of Ecology*. 71: 261-283.
- Reich, P.B. and Borchert, R., 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*. 72: 61-74.
- Richards, P.W., 1996. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University Press, Cambridge.
- Saint-Etienne, L., Paul, S., Imbert, D., Dulormne, M., Muller, F., Toribio, A., Plenchette, C., Bā, A.M., 2006. Arbuscular mycorrhizal soil infectivity in a stand of the wetland tree *Pterocarpus officinalis* along a salinity gradient. *Forest Ecology and Management*. 232: 86-89.
- Saur, E., Bonhême, I., Nygren, P., Imbert, D., 1998. Nodulation of *Pterocarpus officinalis* in the swamp forest of Guadeloupe (Lesser Antilles). *Journal of Tropical Ecology*. 14: 761-770.
- Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Ludwigshausen, S., Horna, V., Worbes, M., 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 581-597.
- Snedaker, S.C., 1995. Mangroves and climate change in the Florida and Caribbean region: scenarios and hypotheses. *Hydrobiologia*. 295: 43-49.
- Steege, H. and Persaud, C.A., 1991. The phenology of Guyanese timber species: a compilation of a century of observations. *Plant Ecology*. 95: 177-198.
- Stumpf, R.P. and Haines, J.W., 1998. Variations in tidal level in the Gulf of Mexico and implications for tidal wetlands. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 46: 165-173.
- Van Schaik, C.P., 1986. Phenological changes in a Sumatran rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 2: 327-347.
- Van Schaik, C.P., Terborgh, J.W., Wright, S.J., 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 24: 353-377.
- Vazquez Collazo, I. and Geils, B.W., 2002. *Psittacanthus* in Mexico. In: Geils, B.W., Cibrián Tovar, J., Moody, B. (Eds.). Mistletoes of North American Conifers. USDA Forestry Service General Technical Report, Fort Collins. pp. 9-17.
- Weaver, P.L., 1997. *Pterocarpus officinalis* Jacq. US Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, Río Piedras.
- Wittmann, F. and Parolin, P., 1999. Phenology of six tree species from Central Amazonian várzea. *Ecotropica*. 5: 51-57.
- Worbes, M., 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: Junk, W.J. (Ed.). The Central Amazon floodplains. Ecology of a pulsing system. Springer Verlag, Berlin. pp. 223-266.
- Worbes, M., 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology*. 87: 391-403.
- Wright, S.J. and van Schaik, C.P., 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*. 143: 192-199.
- Wright, S. and Cornejo, F., 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology*. 71: 1165-1175.

Zou, X., Zucca, C.P., Waide, R.B., McDowell, W.H., 1995. Long-term influence of deforestation on tree species composition and litter dynamics of a tropical rain forest in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*. 78: 147-157.

2 DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS ET CROISSANCE CAMBIALE

2.1 INTRODUCTION

Après avoir abordé un premier aspect de la croissance et de la phénologie de *P. officinalis* avec la production de litière, nous abordons ici un deuxième aspect : la croissance cambiale. Le suivi des variations du diamètre à hauteur de poitrine (dbh), offre une vision partielle de la croissance, dans la mesure où il ne fait que traduire le fonctionnement des assises génératrices secondaires (cambium libéro-ligneux et cambium subéro-phellodermique) à un niveau particulier de l'architecture de l'arbre. Cette méthode reste néanmoins l'approche la plus employée pour caractériser la croissance des arbres en forêt, car la mesure du diamètre de tronc offre une plus grande accessibilité et une meilleure précision que celle d'autres dimensions (Madelaine-Antin, 2009). Sa complémentarité avec l'étude de la production de litière permet d'apprécier l'ensemble de la croissance épigée.

Nous avons ainsi tenté de quantifier la croissance des arbres de la forêt marécageuse, et plus particulièrement celle de son espèce structurante, *P. officinalis*. Pour comprendre les facteurs qui la contrôlent, la croissance a été appréhendée selon deux axes majeurs : un premier axe a été consacré à l'approche collective (incidence sur la structure et la dynamique des peuplements), tandis que le second axe a concerné la croissance individuelle (accroissement cambial) et ses variations spatiales et saisonnières.

Le ré-inventaire de tous les arbres ayant un diamètre (dbh) supérieur ou égal à 1 cm a été réalisé deux ans après la mise en place du dispositif expérimental (cf. Chapitre II). Cette approche a permis d'apprécier la croissance du diamètre des arbres mais aussi d'appréhender la dynamique des différents peuplements durant cette période, à travers le recrutement et la mortalité des arbres.

Pour suivre les variations saisonnières de l'accroissement cambial, des individus ont été équipés de rubans dendromètres.

2.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.2.1 RÉ-INVENTAIRE DES TIGES ($DBH \geq 1$ CM)

L'ensemble des arbres qui ont été identifiés, mesurés et marqués lors de la campagne de caractérisation des parcelles (début 2008) ont été ré-inventoriés en avril 2010 selon la même

méthodologie (cf. § II-2.3). Nous disposons ainsi pour chaque station de l'accroissement moyen sur deux ans de chaque espèce, pour tous les diamètres et dans chaque station.

La prise en compte de la mortalité au sein de l'effectif initial et le recensement des individus recrutés durant la période d'étude a permis d'aborder la dynamique des populations de *P. officinalis* dans chacune des stations. Cette évolution des effectifs a été mise en regard de celle du reste du peuplement forestier.

La croissance de *P. officinalis* a également été étudiée sous forme d'accroissement cambial net, et d'accroissement relatif au diamètre des tiges. Les accroissements ont été calculés selon les classes de diamètre utilisées dans la partie II, pour toutes les stations confondues. L'observation de la répartition des accroissements a permis ensuite de les classer selon deux catégories de diamètre (petits et gros) afin d'apprécier les variations inter-stationnelles de la croissance cambiale au cours de la vie de l'arbre, et plus précisément en fonction de l'exposition à la lumière (arbres installés dans la voûte vs surcîmés). Or, la hauteur et le diamètre des arbres constituant la voûte varient d'une station à l'autre (cf. Chapitre II). La limite entre « gros » et « petits » diamètres a donc été déterminée séparément dans chaque station. Les arbres qui constituent la voûte (bénéficiant d'un plein éclaircissement) ont été considérés comme représentatifs des gros diamètres, les autres arbres (surcîmés, ne recevant qu'une fraction du rayonnement incident) constituant l'ensemble des petits diamètres. Le diamètre minimal des arbres situés dans la voûte de chaque station (Tableau 12) a été utilisé pour séparer les petits des gros diamètres.

Tableau 12. Diamètre minimal des arbres (*P. officinalis*) situés dans la voûte et hauteur correspondante.

Station	I	II	III	IV	V
Hauteur (m)	23	20	13	13	19
Diamètre (cm)	27	20	14	14	20

La croissance cambiale de *P. officinalis* a ensuite été comparée à celle d'autres espèces d'arbres au sein des stations les plus diversifiées avant d'étudier la variabilité inter-stationnelle de l'accroissement de ces mêmes espèces. Seules les stations I, III et IV possédaient des espèces à effectifs suffisants pour que leur croissance cambiale puisse être comparée à celle de *P. officinalis*. Les espèces choisies se développent préférentiellement dans des milieux contrastés : soit en milieu marécageux (*Symphonia globulifera* et

Chrysobalanus icaco), soit en milieu sec (*Guettarda scabra*), soit en forêt humide de terre ferme (*Sterculia caribaea* et *Coccoloba swartzii*).

2.2.2 SUIVI SAISONNIER DE LA CROISSANCE DE *P. OFFICINALIS*

Des rubans dendrométriques ont été installés sur *P. officinalis* dans toutes les stations, sauf la station IV. Ce choix résulte d'un compromis entre le nombre de rubans disponibles et le contraste des conditions stationnelles. Dans un premier temps, six individus par station (répartis dans deux parcelles), ont été équipés en juin 2007 d'un ruban dendromètre plastique du type UMS GmbH[®] permettant une lecture directe du diamètre (annexe 3). L'analyse des premiers résultats fin 2007 a montré une importante variabilité de l'accoisement cambial entre les individus d'une même station ce qui nous a conduit à renforcer l'échantillonnage. En janvier 2008, trois arbres supplémentaires par station ont été équipés de rubans dendromètres en acier (de notre fabrication), portant ainsi à 36 le nombre d'individus de *P. officinalis* mesurés.

Afin de comparer la croissance des arbres entre les stations, les individus équipés de rubans dendromètres devaient posséder approximativement les mêmes caractéristiques architecturales. Ainsi, n'ont été sélectionnés que des « arbres du présent » (*sensu* Oldeman, 1974) de diamètres proches (environ 23 cm), bien insérés dans la voûte, francs de pied, et d'état sanitaire satisfaisant. Les rubans dendrométriques ont été positionnés au dessus des contreforts au moyen d'une échelle, à environ 3 m du sol. La lecture de l'accroissement cambial a été effectuée dans un premier temps toutes les deux semaines avant de passer à une lecture mensuelle compte tenu du très faible accroissement constaté. Les mesures ont donc été réalisées mensuellement, de juin 2007 à novembre 2009. Une dernière lecture a été effectuée lors du ré-inventaire d'avril 2010.

En plus des 36 *P. officinalis*, quatre Palétuviers jaunes (*Symphonia globulifera*) de la station III ont également été équipés de rubans dendrométriques. La mesure de l'accroissement cambial de *S. globulifera*, espèce souvent associée à *P. officinalis*, a été mise en place dès juin 2007 pour suivre sa croissance saisonnière et la comparer avec celle de *P. officinalis*.

2.2.3 VARIABLES ENVIRONNEMENTALES

Pour tenter d'identifier les principaux facteurs qui influencent la croissance en diamètre de *P. officinalis*, les mesures d'accroissement cambial ont été confrontées aux variables environnementales susceptibles de l'influencer. L'environnement édaphique, décrit pour

chaque station dans le chapitre II, ainsi que les conditions météorologiques ont été pris en compte. Les données météorologiques horaires brutes proviennent de la station Météo France de l'aéroport du Raizet située à trois kilomètres au sud du site d'étude. Dix variables ont été retenues : les précipitations, le taux d'humidité de l'air, la durée d'insolation, le rayonnement global, la température (valeurs moyennes, minimales, maximales), l'amplitude thermique journalière, la vitesse moyenne (« vent moyen ») et maximale (« vent maximum instantané ») du vent. Afin de tester l'effet de la photopériode, la durée du jour et les horaires de lever et de coucher du soleil ont également été pris en compte. Chacune de ces variables a été appréhendée pour l'intervalle de temps qui a séparé chaque mesure d'accroissement.

2.2.4 ANALYSES STATISTIQUES

Afin de comparer plusieurs ensembles de données dont les distributions ne sont souvent pas gaussiennes, la représentation graphique en « box plot », ou boîte à moustaches, a été utilisée. Cette représentation donne des indications sur la tendance centrale des valeurs, leur variabilité, la symétrie de la distribution et la présence de valeurs très différentes des autres. La hauteur de la boîte correspond à l'intervalle interquartile (50 % des valeurs). La barre épaisse à l'intérieur de la boîte représente la médiane. Les traits verticaux au-dessus et au-dessous de la boîte relient respectivement le troisième quartile au dernier décile, et le premier quartile au premier décile. Les points correspondent aux valeurs extrêmes.

Le test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été utilisé pour comparer les échantillons multiples afin de s'affranchir des conditions de normalité et d'homoscédacité de l'ANOVA classique. Lorsqu'au moins un des échantillons était différent, un test post-hoc de comparaison par paire suivant la procédure de Dunn a été effectué pour identifier le ou les échantillons significativement différents. Le test non paramétrique U de Mann-Whitney a été utilisé pour comparer deux échantillons.

Le test du χ^2 a été utilisé pour comparer des proportions multiples. Lorsqu'au moins un des échantillons était différent, le test suivant la procédure Marascuilo qui consiste à effectuer des comparaisons deux à deux pour tous les couples de proportions, a été effectué afin d'identifier quelles étaient les proportions significativement différentes.

Des tests de corrélation de Pierson ont été réalisés entre les données des suivis saisonniers de la croissance cambiale et des facteurs environnementaux. Seuls les résultats significatifs ont été présentés.

Ces tests ont été réalisés à l'aide du logiciel XLSTAT 2008 (Addinsoft) et du logiciel R version 2.9.2 (R Development Core Team, 2006).

2.3 RÉSULTATS

2.3.1 DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS

2.3.1.1 ÉVOLUTION DE LA SURFACE TERRIÈRE

Les différences inter-stationnelles de surface terrière mises en évidence lors du premier inventaire pour chaque catégorie (totale, *P. officinalis* seul et autres espèces) sont inchangées en 2010 (cf. § II-3.2).

Les accroissements nets et relatifs de surface terrière pour les trois catégories sont représentés respectivement sur la Figure 32 et la Figure 33. Aucun accroissement de surface terrière totale, net ou relatif, ne diffère significativement entre les stations (respectivement $K = 7,54$; $P = 0,11$ et $K = 9,20$; $P = 0,056$). Alors que pour la plupart des stations la majorité des accroissements sont positifs, une assez grande partie de ceux de la station V sont négatifs. Comme pour l'accroissement net, l'accroissement relatif moyen de la surface terrière est maximal pour la station IV (7 %) et minimal pour la station V (1 %).

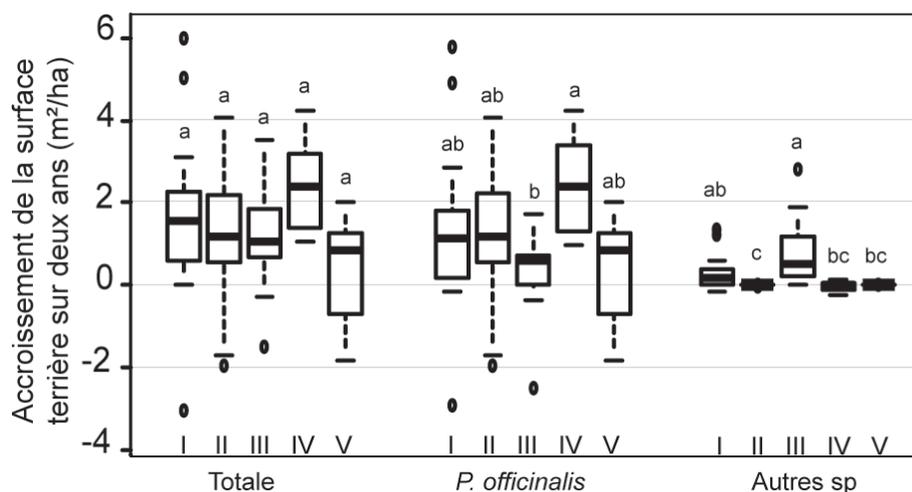


Figure 32. Accroissement de la surface terrière (m²/ha) dans les cinq stations d'étude entre 2008 et 2010, pour l'ensemble des espèces, pour *P. officinalis* seul, et pour les autres espèces d'arbre. Les boîtes suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil de $P > 0,05$.

Pour *P. officinalis*, il existe des différences significatives entre les stations pour l'accroissement net ($K = 12,95$; $P = 0,012$) et relatif ($K = 10,36$; $P = 0,035$). La station IV possède l'accroissement relatif moyen le plus élevé (7 %) et les stations III et V les plus faibles (entre 1 et 2 %). Dans les stations I et II, l'accroissement n'est pas différent de celui des autres stations. Comme précédemment, une partie des accroissements de la station V est négative.

Pour les autres espèces, il existe également des différences significatives entre les stations pour l'accroissement net ($K = 9,49$; $P < 0,0001$) et relatif ($K = 15,93$; $P = 0,003$). L'accroissement net est supérieur (entre 5 et 8 %) pour les stations I et III qui sont beaucoup plus diversifiées que les autres. Les stations II et V sont quasiment monospécifiques (cf. partie II), ce qui explique l'écrasement et l'extrême faiblesse des accroissements mesurés. Alors que dans la station IV *P. officinalis* présentait l'accroissement moyen le plus élevé, il est parmi les plus bas pour les autres espèces.

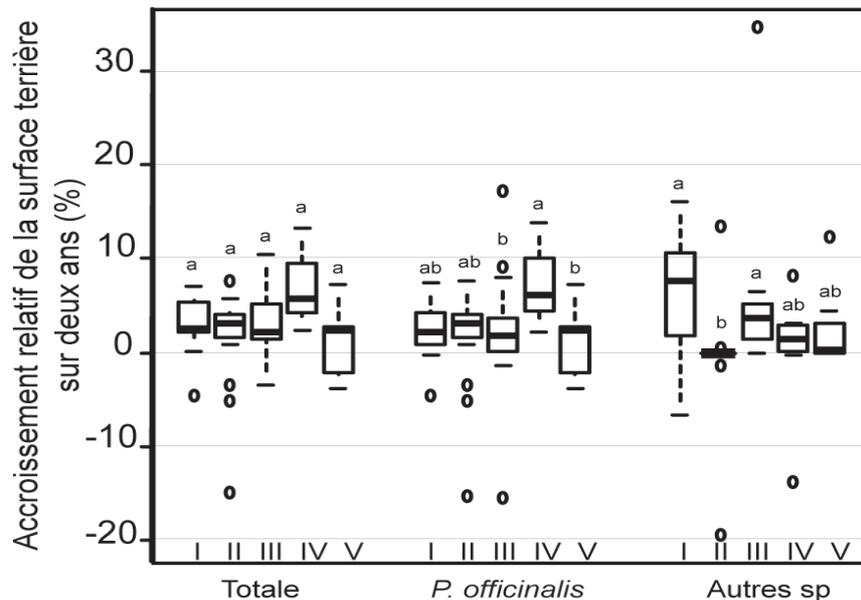


Figure 33. Accroissement relatif de la surface terrière (%) dans les cinq stations d'étude entre 2008 et 2010, pour l'ensemble des espèces, pour *P. officinalis* seul, et pour les autres espèces d'arbre. Les boîtes suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

2.3.1.2 ÉVOLUTION DE LA DENSITÉ DE TIGES

L'évolution de la densité de tiges sur deux ans pour les trois catégories a été caractérisée tout d'abord par le recrutement (Figure 34). Celui-ci varie significativement entre les stations pour l'ensemble des espèces ($P < 0,0001$), pour *P. officinalis* ($P = 0,007$) et pour les autres espèces ($P < 0,0001$). Toutes espèces confondues, c'est la station I qui se démarque par le recrutement le plus élevé proche de 8 %, face à des taux compris entre 1 et 4 % pour les autres stations. En considérant seulement *P. officinalis*, les écarts entre les stations sont moins importants. Les stations II et V ont le recrutement le plus élevé (entre 3 et 4 %). Pour les autres espèces, aucun recrutement n'a été observé dans les stations quasi-monospécifiques II et V. Dans les trois stations plus diversifiées, le recrutement de la station I est très largement supérieur (plus de 14 %) à celui des stations III et IV (entre 1 et 2 %). Le recrutement des autres espèces est nettement supérieur à celui de *P. officinalis* pour les arbres de la station I et dans une moindre mesure dans la station III.

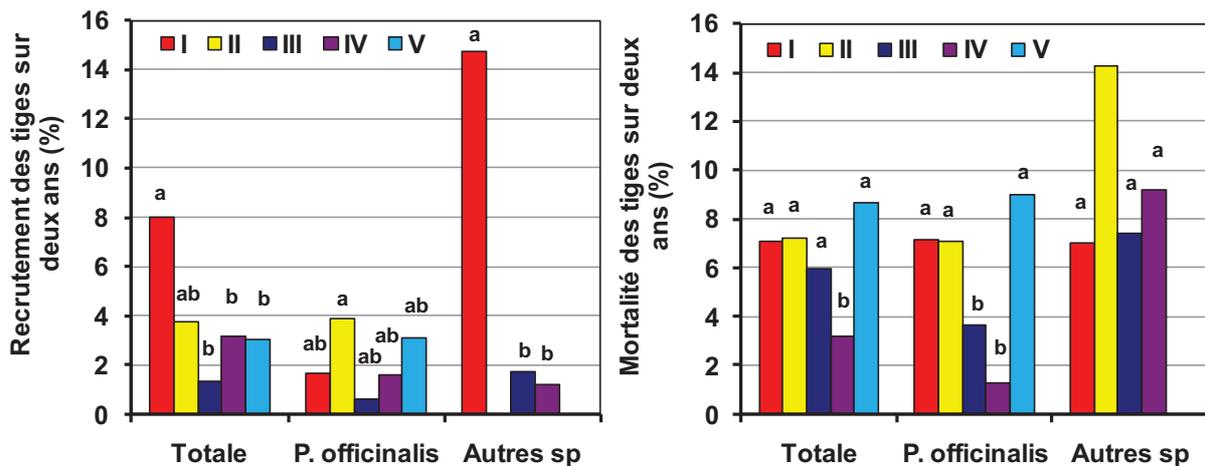


Figure 34. Taux de mortalité et de recrutement (%) des tiges dans les cinq stations d'étude entre 2008 et 2010, pour l'ensemble des espèces, pour *P. officinalis* seul, et pour les autres espèces d'arbre. Les histogrammes suivis par une même lettre ne sont pas statistiquement différents au seuil $P > 0,05$.

Le taux de mortalité (Figure 34) varie significativement entre les stations pour l'ensemble des espèces ($P = 0,024$) et *P. officinalis* ($P < 0,0001$) mais pas pour les autres espèces ($P = 0,763$). Toutes espèces confondues, c'est la station IV qui se démarque par un taux de mortalité très bas de moins de 4 %, face à des taux compris entre 6 et 9 % pour les autres stations. En considérant seulement *P. officinalis*, le taux de la station III se rapproche du faible taux de la station IV et se démarque des stations I, II et V. Pour les deux catégories précédentes même si

le taux de mortalité de la station V ne diffère pas statistiquement de ceux des stations I et II, il reste le plus élevé. Pour les autres espèces, très peu d'arbres ont été mesurés dans les stations quasi-monospécifiques II et V, ce qui ne permet pas de calculer un taux de mortalité fiable. Dans les trois stations plus diversifiées, le taux de mortalité est compris entre 7 et 9 %. Il est nettement supérieur à celui de *P. officinalis* pour les arbres des stations III et IV.

Le diamètre moyen des tiges mortes (Figure 35) indique que ce sont principalement des tiges de faible diamètre qui sont mortes au cours des deux années de suivi. Aucune différence significative entre les stations n'a été mise en évidence (totale : $K = 7,88$, $P = 0,10$; *P. officinalis* : $K = 5,55$, $P = 0,24$; autres espèces : $K = 3,18$; $P = 0,20$). Toutefois, les valeurs sensiblement plus élevées des diamètres moyens des tiges mortes de *P. officinalis* dans les stations I et II ainsi que leur forte variation intra-stationnelle (barres d'erreurs) indiquent la présence de quelques gros diamètres parmi les morts. Les diamètres moyens des tiges mortes des autres espèces paraissent plus petits que ceux de *P. officinalis* sauf dans la station IV.

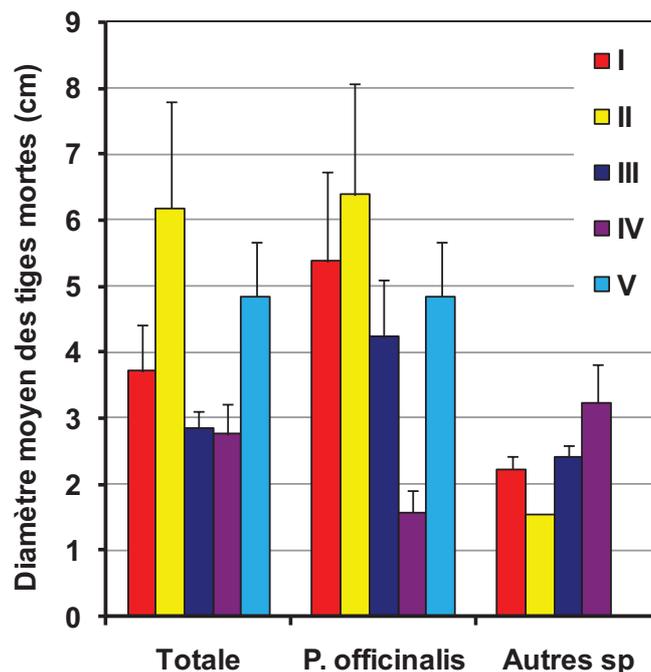


Figure 35. Diamètre moyen des tiges mortes entre 2008 et 2010 pour l'ensemble des espèces, pour *P. officinalis* seul, et pour les autres espèces d'arbre. Les barres d'erreurs indiquent l'erreur standard (SE). Au sein de chaque catégorie il n'y a pas de différences significatives entre les stations ($P > 0,05$).

L'évolution du nombre de tiges sur deux ans (Figure 36) est significativement différente entre les stations pour toutes les espèces ($P < 0,0001$), pour *P. officinalis* ($P < 0,001$) et pour les

autres espèces ($P = 0,018$). Toutes espèces confondues, l'ensemble des stations présente une diminution du nombre de tiges, sauf la station I qui présente une légère augmentation (+1 %) et celui de la station IV qui reste stable. La densité de *P. officinalis* diminue quant à elle pour toutes les stations (entre -3 et -6 %) à l'exception de celle de la station IV qui reste stable. Concernant les autres espèces, la station I se démarque par un bilan de recrutement proche de +7 % de tiges, alors qu'il est de -5 % pour la station III et -8 % pour la station IV. Trop peu d'arbres autres que *P. officinalis* sont présents dans les stations II et V pour permettre une comparaison.

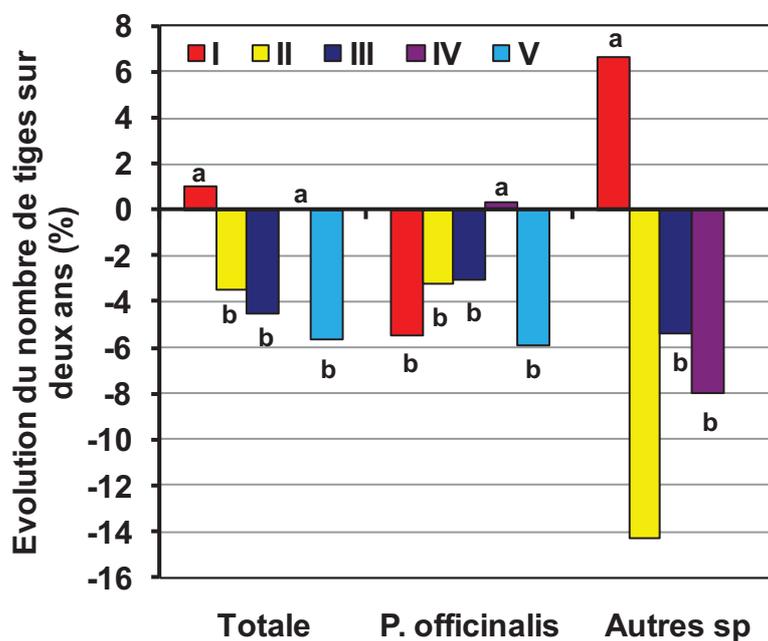


Figure 36. Évolution relative du nombre de tiges (%) dans les stations d'étude entre 2008 et 2010 pour l'ensemble des espèces, pour *P. officinalis* seul, et pour les autres espèces d'arbre. Les histogrammes suivis par une même lettre ne sont pas statistiquement différents au seuil $P > 0,05$.

2.3.1.3 VARIATIONS INTRA-STATIONNELLES

La comparaison entre l'évolution des populations de *P. officinalis* et celle des autres espèces d'arbre est représentative seulement dans les stations suffisamment diversifiées I, III et IV (Tableau 13). Les stations II et V sont presque totalement monospécifiques en raison de leur important niveau d'inondation (II) et de la salinité du sol (V) (cf. § I-5). La station IV possède également un niveau moyen d'inondation élevé mais le microrelief y est d'avantage marqué ce qui permet l'installation d'espèces moins tolérantes à l'inondation.

Dans la station I, l'accroissement net en surface terrière est supérieur pour *P. officinalis* en raison des nombreux individus de gros diamètre. Cependant, l'accroissement relatif est supérieur pour les autres espèces sur la période d'inventaire. Le nombre de tiges de *P. officinalis* diminue alors qu'il augmente pour les autres espèces. Les taux de mortalité sont semblables. Il y a donc progression du nombre de tiges et de l'accroissement relatif de la surface terrière des autres espèces.

Dans la station III aucune différence significative n'a été mise en évidence pour la surface terrière. Cependant le taux de mortalité de *P. officinalis* est plus bas, et son nombre de tiges diminue moins par rapport aux autres espèces. Il y a donc une légère progression du nombre de tiges de *P. officinalis* par rapport aux autres espèces. La situation est donc assez stable.

Dans la station IV, l'accroissement et l'évolution du nombre de tiges de *P. officinalis* sont nettement supérieurs, et sa mortalité bien inférieure à celle des autres espèces. *P. officinalis* est en très nette progression par rapport aux autres espèces.

Tableau 13. Comparaison intra-stationnelle entre la dynamique des populations de *P.officinalis* (Po) et celle des autres espèces d'arbre (Autres). M&W : test de Mann et Whitney ; Chi² : test du Chi².

	Accroissement net de la surface terrière (M&W)	Accroissement relatif de la surface terrière (M&W)	Mortalité (Chi ²)	Diamètre moyen des tiges mortes (M&W)	Evolution du nombre de tiges (Chi ²)
I	Po>Autres P=0,032	Po<Autres P=0,032	Po=Autres (ns) P=0,955	Po=Autres (ns) P=0,124	Po<Autres P<0,001
III	Po=Autres (ns) P=0,515	Po=Autres (ns) P=0,323	Po<Autres P=0,003	Po>Autres P=0,047	Po>Autres P<0,0001
IV	Po>Autres P<0,001	Po>Autres P=0,010	Po<Autres P<0,001	Po=Autres (ns) P=0,096	Po>Autres P=0,010

2.3.2 VARIATIONS SPATIALES DE LA CROISSANCE CAMBIALE INDIVIDUELLE

2.3.2.1 ACCROISSEMENT CAMBIAL DE *P. OFFICINALIS*

Le grand nombre de valeurs extrêmes observées sur les représentations graphiques (Figure 37) montre l'importante variabilité de l'accroissement cambial (net et relatif) entre les individus, et cela quelle que soit la station. Si la plupart des arbres présentent un accroissement nul ou positif, une partie non négligeable a aussi des accroissements négatifs dans toutes les stations.

L'accroissement cambial net et l'accroissement relatif varient de manière significative entre les stations (respectivement $K = 140,57$, $P < 0,0001$; $K = 169,11$, $P < 0,0001$). Les arbres de la station IV montrent l'accroissement moyen le plus élevé (1,67 mm/an). Ils sont suivis par ceux de la station II (1,08 mm/an) et de la station III qui possèdent le plus faible accroissement moyen (0,60 mm/an). Lorsque l'accroissement est relativisé par le diamètre des tiges, l'ensemble des stations présente des accroissements relatifs très proches, à l'exception de la station IV qui possède toujours l'accroissement moyen le plus élevé (3 %). Les accroissements des stations II, III et V, ne sont plus significativement différents et ce sont les individus de la station I qui ont les plus faibles (1 %).

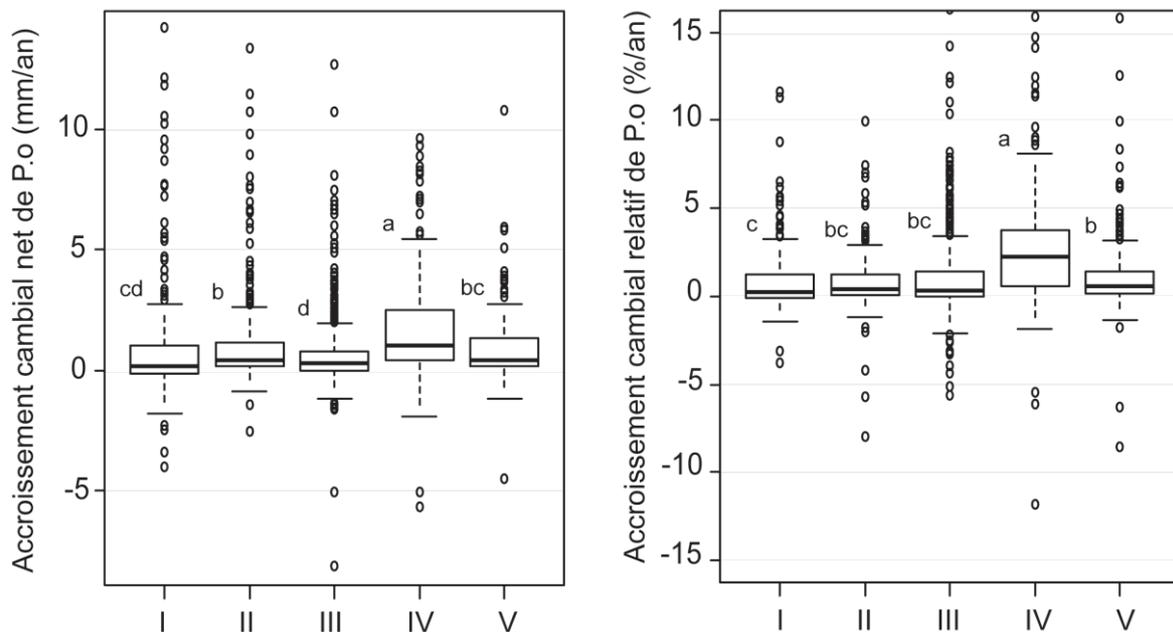


Figure 37. Accroissement cambial net (mm/an) et relatif au diamètre (%/an) de *P. officinalis* dans les cinq stations d'étude. Les boîtes suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

La répartition des tiges en fonction des classes d'accroissement annuel moyen (Tableau 14) indique que beaucoup d'arbres présentent un accroissement nul voir légèrement négatif alors qu'une majorité connaît une croissance de l'ordre du millimètre par an, et que quelques individus ont une forte croissance supérieure à 5 mm/an. La répartition des accroissements est très proche pour les stations I et III où près de 40 % des tiges mesurées ne présentent pas d'accroissement positif ainsi que pour les stations II et V où près de 50 % des tiges ont un accroissement moyen annuel compris entre 0 et 1 mm/an. Les arbres de la station IV se

démarquent une nouvelle fois. Dans cette station très peu d'individus possèdent un accroissement nul ou négatif alors que la majorité d'entre eux ont une croissance supérieure à 1 mm/an.

Tableau 14. Pourcentage de tiges de *P. officinalis* par classe d'accroissement annuel moyen du diamètre.

Croissance annuelle moyenne (mm/an)	≤ 0	0 à 1	1 à 5	≥ 5
I	39%	36%	17%	8%
II	22%	50%	22%	6%
III	38%	40%	19%	3%
IV	12%	35%	46%	7%
V	23%	44%	31%	2%

2.3.2.2 COMPARAISON ENTRE *P. OFFICINALIS* ET QUELQUES ESPÈCES ASSOCIÉES

Les accroissements cambiaux de *P. officinalis* ont été comparés à ceux de quelques espèces associées, à partir des données concernant les trois stations les plus diversifiées : I, III, et IV (figure 7).

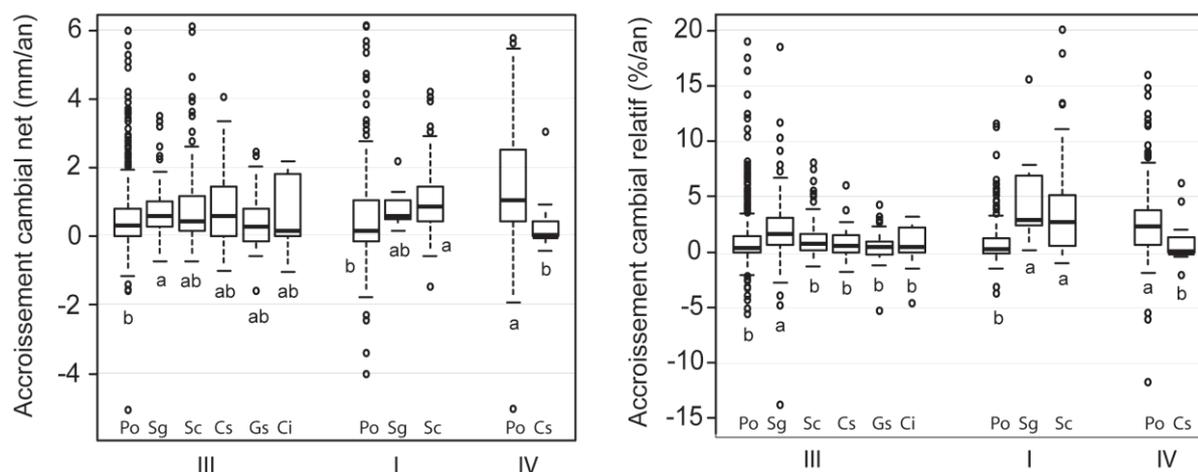


Figure 38. Accroissement cambial net (mm/an) et relatif au diamètre (%/an) des principales espèces des stations I, III, et IV. Les boîtes suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$. (Po : *P.officinalis*, Sg : *Symphonia globulifera*, Sc : *Sterculia caribaea*, Cs : *Coccoloba swartzii*, Gs : *Guettarda scabra* et Ci : *Chrysobalanus icaco*).

Les accroissements nets et relatifs des arbres de la station III varient suivant les espèces (respectivement $K = 25,73$; $P < 0,001$ et $K = 69,23$; $P < 0,0001$). Le diamètre de *Symphonia globulifera* s'accroît plus vite que ce lui de *P.officinalis*. Une fois relativisé, il s'accroît plus vite que toutes les autres espèces. Les accroissements nets et relatifs des arbres de la station I varient également suivant les espèces (respectivement $K = 16,77$; $P < 0,001$ et $K = 52,32$; $P < 0,0001$). *Symphonia globulifera* et *Sterculia caribaea* ont un accroissement supérieur à celui de *P. officinalis*. Enfin, dans la station IV, que les accroissements soient nets ou relatifs, ce sont les diamètres de *P. officinalis* qui s'accroissent plus rapidement que ceux de *Coccoloba swartzii* (respectivement $P < 0,001$ et $P < 0,01$).

La comparaison des accroissements d'une même espèce sur deux stations différentes indique que l'accroissement net de *Symphonia globulifera* n'est pas différent entre les stations I et III ($P = 0,37$) mais que son accroissement relatif est plus important dans la station I ($P = 0,019$). L'accroissement net comme le relatif de *Sterculia caribaea* est supérieur dans la station I par rapport à la station III (respectivement $P < 0,01$ et $P < 0,001$). Enfin l'accroissement net comme le relatif de *Coccoloba swartzii* est identique pour les stations III et IV (respectivement $P = 0,21$ et $P = 0,46$).

2.3.3 ACCROISSEMENT CAMBIAL ET DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE *P. OFFICINALIS*

2.3.3.1 TOUS DIAMÈTRES CONFONDUS

Faisant suite à la mise en évidence de l'importante variabilité individuelle de la croissance de *P. officinalis*, le Tableau 15 présente les valeurs moyennes globales des principaux éléments caractérisant la dynamique de l'espèce à l'échelle des stations.

La surface terrière de toutes les stations s'est accrue malgré la perte engendrée par le bilan négatif entre la surface terrière des tiges recrutées et la surface terrière des tiges mortes (Tableau 15). L'accroissement cambial des arbres représente donc le principal apport à l'augmentation annuelle de la surface terrière ce qui est assez compréhensible puisque le recrutement concerne des tiges de 1 cm de diamètre. Les arbres de la station IV possèdent les valeurs d'accroissement en surface terrière et en diamètre les plus élevées (valeurs nettes aussi bien que relatives). C'est également la seule station dont le nombre de tiges est en légère augmentation.

Tableau 15. Principaux éléments caractérisant la dynamique de *P. officinalis* dans les cinq stations d'étude. Les valeurs exprimées en % ont été relativisées par les mesures effectuées en 2008 (cf. Chapitre II). Les valeurs entre parenthèses indiquent 1 SE (Erreur Standard).

Station		Accroissement de la surface terrière (m ² /ha/an)	Accroissement cambial moyen (mm/an)	Nombre de tiges mortes (tige/ha/an)	Nombre de nouvelles tiges (tige/ha/an)	Evolution du nombre de tiges (tige/ha/an)	Evolution de la surface terrière (tiges recrutées - mortes) (m ² /ha/an)
I	Net	0,63	1,07 (0,19)	51	12	-39	-0,14
	Relatif (%)	1,30	0,98 (0,20)	3,40	0,80	-2,60	-0,30
II	Net	0,33	1,08 (0,12)	64	35	-29	-0,50
	Relatif (%)	0,70	0,88 (0,11)	3,28	1,79	-1,49	-1,08
III	Net	0,19	0,60 (0,07)	76	13	-63	-0,15
	Relatif (%)	0,75	0,99 (0,13)	1,92	0,33	-1,58	-0,60
IV	Net	1,13	1,67 (0,11)	23	29	6	-0,003
	Relatif (%)	3,13	2,69 (0,18)	0,60	0,75	0,15	-0,01
V	Net	0,17	0,81 (0,08)	149	51	-97	-0,47
	Relatif (%)	0,44	1,03 (0,13)	4,10	1,42	-2,68	-1,18
Tot	Net	0,47	0,98 (0,05)	72	27	-45	-0,31
	Relatif (%)	1,19	1,29 (0,07)	2,61	0,95	-1,62	-0,78

La station V présente l'accroissement en surface terrière le plus faible, non pas à cause de sa vitesse de croissance cambiale (qui est proche de celles des stations I et II), mais par son taux de mortalité élevé qui occasionne des pertes de surface terrière. Il en est de même pour la station II dont les arbres possèdent un accroissement cambial moyen parmi les plus élevés, mais dont l'accroissement en surface terrière reste faible en raison de la mort de quelques gros individus (Figure 41). Le cas contraire est observable dans la station III. Le faible accroissement de surface terrière s'explique ici non pas par un taux de mortalité élevé mais par la faiblesse de la vitesse de croissance cambiale. Contrairement à ce qui a été mis en évidence précédemment sur la représentation en « box plot » de l'ensemble des accroissements mesurés (Figure 37), l'accroissement annuel de *P. officinalis* dans la station I est plus proche de celui de la station II que de celui de la station III. Cette différence peut s'expliquer par l'importante proportion de tige (près de 40 %) qui ont un accroissement cambial nul ou négatif (Tableau 14). Cependant, les 60 % de tiges restantes ont un accroissement élevé ce qui fait grimper la moyenne annuelle des arbres de la station I.

2.3.3.2 VARIATIONS PAR CLASSE DE DIAMÈTRE

La représentation graphique des accroissements individuels de *P. officinalis* représentés sur la Figure 39 montre une augmentation de l'accroissement cambial net en fonction des classes de diamètre ($K = 125,51$; $P < 0,0001$). L'accroissement le plus important est donc pour la classe des grands diamètres (> 40 cm) et le plus faible pour les plus petits (entre 1 et 5 cm). Lorsqu'il est

relativisé par le diamètre des tiges, l'accroissement reste important pour les gros diamètres mais est aussi maximal pour les petits ($K = 40,63$; $P < 0,0001$). Ce sont alors les classes de diamètres moyens (de 5,1-10 cm à 25,1-30 cm) qui présentent les accroissements cambiaux relatifs les plus faibles.

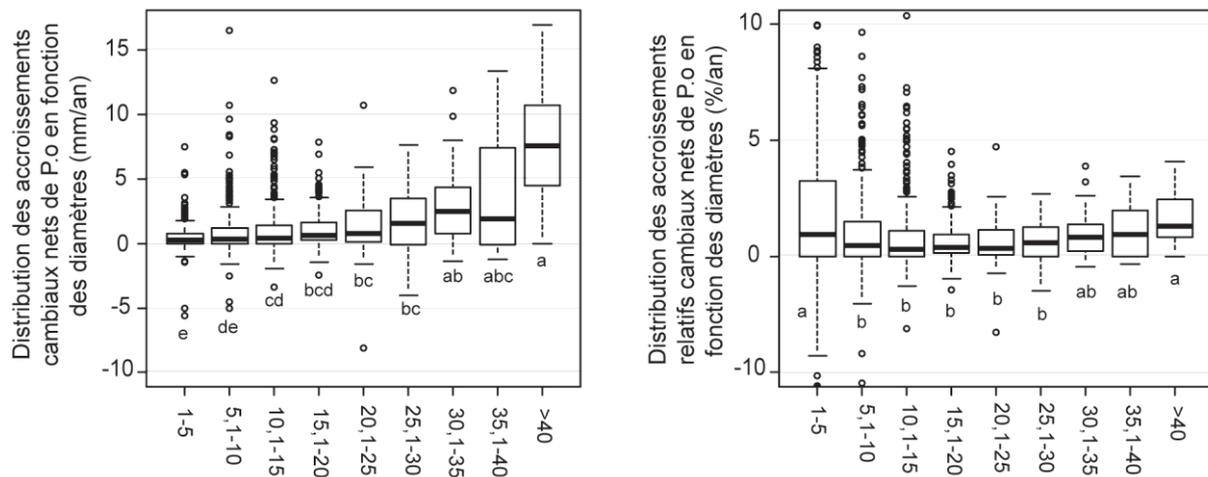


Figure 39. Distribution des accroissements cambiaux nets (mm/an) et relatifs (%/an) de *P. officinalis*, en fonction des classes de diamètre. Les boîtes suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

Afin de tester au niveau stationnel l'observation faite précédemment, les accroissements des gros et des petits diamètres ont été comparés entre les stations (Figure 40) puis au sein de chacune d'entre elles (Tableau 16).

La vitesse d'accroissement cambial des petits diamètres varie suivant les stations ($K = 143,22$; $P < 0,0001$). La hiérarchie des stations est proche de celle établie pour l'ensemble des classes réunies (cf. Figure 37) mais il n'y a plus de différences significatives entre les stations I, II et III. Pour les gros diamètres, qui présentent une variabilité intrastationnelle plus importante, la vitesse d'accroissement cambial varie également suivant les stations ($K = 19,39$; $P < 0,001$) mais seul les arbres de la station III se démarquent avec des valeurs plus faibles. La relativisation par le diamètre ne change rien ni pour les petits diamètres ni pour les gros.

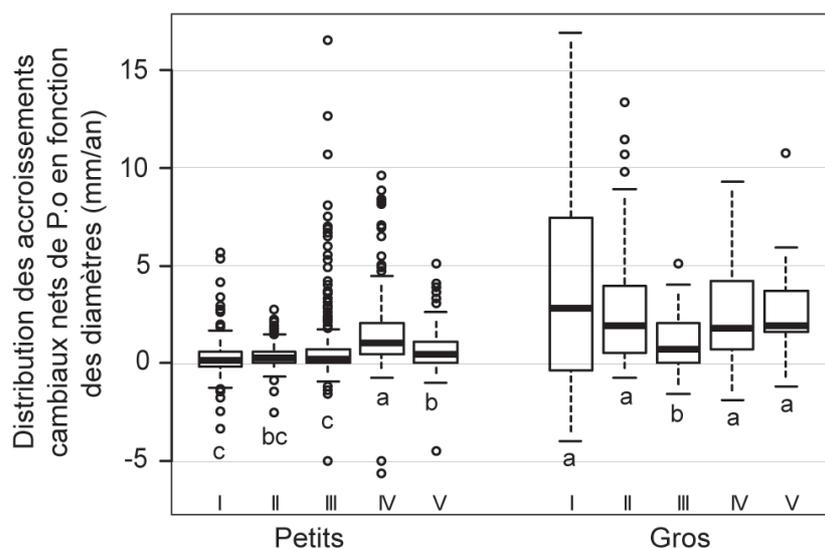


Figure 40. Distribution des accroissements cambiaux nets (mm/an) de *P. officinalis* dans deux classes de diamètres (gros et petits) par station. Les boîtes suivies par une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$.

À l'intérieur de chaque station, l'accroissement cambial net est supérieur pour les gros diamètres (Tableau 16). Comme cela était déjà observable sur la figure 6, la supériorité des accroissements relatifs des gros diamètres est beaucoup moins évidente. Elle reste néanmoins significative pour les stations I et II. Dans la station IV ce sont les petits diamètres qui possèdent l'accroissement relatif le plus élevé.

Tableau 16. Comparaison entre les accroissements cambiaux des petits et des gros diamètres de *P. officinalis* pour chaque station. Les accroissements relatifs aux diamètres sont indiqués entre parenthèses.

Station	Petits diamètres mm/an (%/an)	Gros diamètres mm/an (%/an)	M & WP-value
I	0,30 (0,97)	4,02 (1,01)	< 0,0001 (0,036)
II	0,41 (0,87)	2,82 (0,91)	< 0,0001 (0,030)
III	0,56 (1,05)	0,98 (0,54)	< 0,001 (0,938)
IV	1,46 (3,03)	2,43 (1,46)	< 0,003 (< 0,0001)
V	0,62 (1,02)	2,75 (1,14)	< 0,0001 (0,059)

La Figure 41 illustre pour chaque station, les variations du taux de mortalité et de l'accroissement cambial moyen annuel, en fonction des classes de diamètre. Ces variations sont mises en regard avec la distribution des tiges en 2010 (très proche de celle de 2008), afin

de relativiser l'importance des valeurs qui correspondent à des classes de diamètres peu représentées au sein des stations.

La distribution de l'accroissement moyen net confirme le fait que les gros diamètres, donc les arbres les plus hauts, ont un accroissement supérieur aux petits diamètres dans toutes les stations, sauf la IV. Les arbres de la station III ont le plus faible accroissement cambial des très petits diamètres (1-5 cm) et sont les seuls à ne posséder aucun individu atteignant un accroissement de 2 mm/an. Les tiges des peuplements hauts (I et II) et intermédiaires (V) présentent des écarts très marqués entre l'accroissement des petits diamètres (sous la voûte) et les gros (dans la voûte). L'accroissement net moyen des arbres de la station I diminue jusqu'à la classe 10,1-15 cm puis augmente jusqu'à la classe > 40 cm tout en marquant une baisse pour la classe 25,1-30 cm. Dans la station II l'accroissement moyen est assez stable (environ 0,5 mm/an) jusqu'à la classe 15,1-20 cm puis augmente jusqu'à la classe > 40 cm. Dans la station III l'accroissement du diamètre augmente de la classe 1-5 cm jusqu'à la classe 10,1-15 cm avant de se stabiliser autour de 1 mm/an. Pour les individus de la station IV, qui possèdent par ailleurs l'accroissement cambial moyen le plus rapide toutes classes confondues, la croissance annuelle moyenne en diamètre augmente jusqu'à la classe 10,1-15 cm puis se stabilise et diminue à partir de la classe 25,1-30 cm (peu représentée). Enfin, dans la station V, l'accroissement des arbres est assez stable jusqu'à la classe 10,1-15 cm puis augmente et se stabilise de nouveau à partir de la classe 20,1-25 cm.

L'accroissement cambial relatif est maximal dans toutes les stations pour les arbres de très petit diamètre (1-5 cm). Pour les stations III et surtout IV, l'accroissement relatif diminue avec l'augmentation du diamètre des tiges. En revanche, dans les stations I, II et V il commence par diminuer jusqu'à la classe 10,1-15 cm puis augmente jusqu'aux classes maximales.

Le taux de mortalité annuel des très petits diamètres (1-5 cm) est le plus fort pour l'ensemble des stations. Dans cette classe de diamètre, les stations I, II et V ont le taux le plus élevé (environ 8 %/an) et la station IV, dont l'ensemble des tiges mortes appartient à cette catégorie, le plus bas (un peu plus de 1 %/an). La mortalité des classes suivantes chute avant de remonter dans la classe 10,1-15 cm pour la station V, et dans la classe 15,1-20 cm pour les stations I et II. Dans la station III le taux baisse constamment. La mort d'un gros individu fait monter à près de 4 %/an la mortalité de *P. officinalis* dans la classe 30,1-35 cm de la station II et dans la classe 20,1-25 cm de la station III. La comparaison entre la distribution du taux de mortalité annuel selon les classes de diamètre d'une part, et le pourcentage de morts sur pied

mesuré en 2008 (cf. partie II) d'autre part, indique la même hiérarchisation des stations mais un changement dans la répartition des arbres morts. En 2008 les petits diamètres n'étaient pas majoritaires face aux tiges mortes de diamètre supérieur. Cette différence peut être attribuée au temps nécessaire à la décomposition des petits individus face au plus gros qui se conservent plus longtemps. D'autre part, le ré-inventaire a été effectué seulement deux ans après les premières mesures, ce qui est très peu pour appréhender significativement la mortalité d'individus de gros diamètres souvent liée à des épisodes traumatiques aléatoires. Toutefois, le pourcentage de tiges mortes appartenant à la classe 1-5 cm était déjà élevé dans la station V ce qui indique très probablement l'existence d'un turn-over important des très petits diamètres dans cette station.

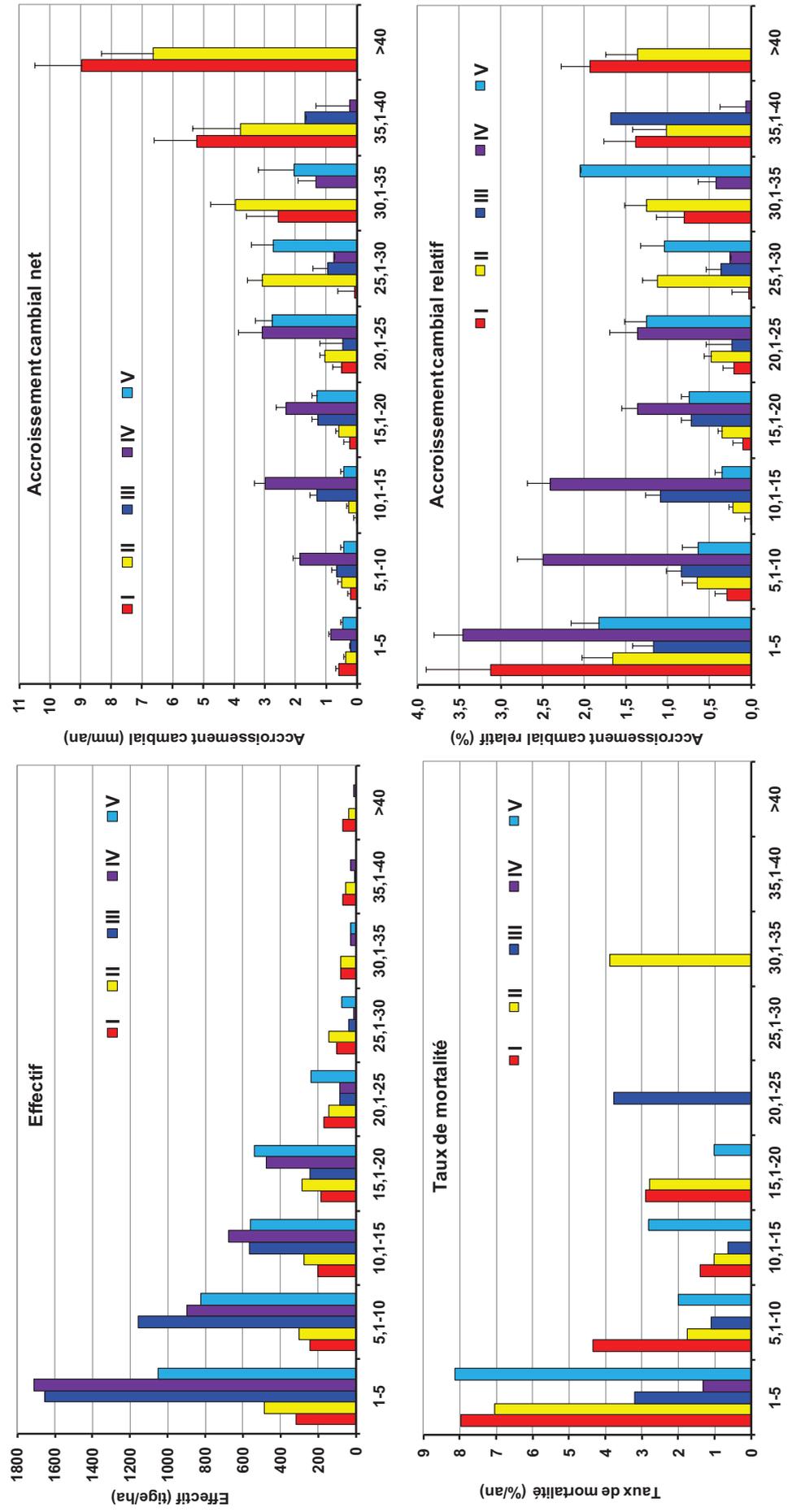


Figure 41. Effectif 2010 (tige/ha), taux de mortalité (%/an), accroissement cambial net moyen (mm/an) et accroissement cambial relatif moyen (%) de *P. officinalis* en fonction des classes de diamètre. Les barres d'erreurs indiquent 1 SE.

La plupart des études forestières disponibles ont été réalisées sur les tiges plus grosses (dbh ≥ 10 cm). Afin de comparer notre travail avec la littérature, la mortalité de *P. officinalis* a été également représentée en séparant les tiges ayant un diamètre inférieur à 10 cm des autres (Figure 42), bien que ce seuil n'ait pas forcément la même signification dans les cinq stations en terme d'âge et de position dans la voûte.

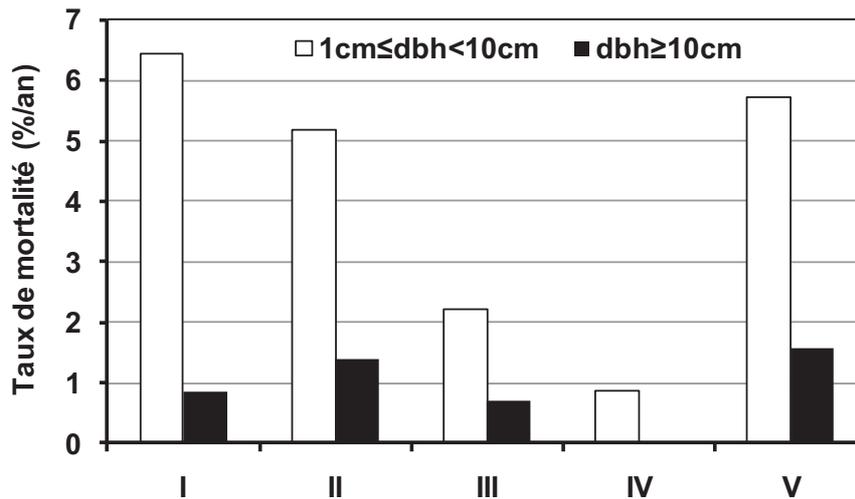


Figure 42. Taux de mortalité annuel de *P. officinalis* selon le diamètre pré-comptable (1 cm et 10 cm) dans chaque station.

Le taux de mortalité mesuré pour les tiges de moins de 10 cm de diamètre est clairement supérieur à celui des diamètres plus importants, quelle que soit la station. La hiérarchisation stationnelle est la même que celle décrite pour les classes de diamètres plus fins.

2.3.4 SUIVI SAISONNIER DE LA CROISSANCE

2.3.4.1 VARIATIONS SPATIOTEMPORELLES DE L'ACCROISSEMENT CAMBIAL

Comme cela a été observé pour l'ensemble des tiges lors du réinventaire, les variations d'accroissement entre les individus d'une même station équipés de rubans dendrométriques sont importantes. Certains arbres n'ont presque pas poussé en deux ans et demi de mesure alors que d'autres ont présenté des accroissements assez importants. En gardant cela à l'esprit, la moyenne des accroissements de l'ensemble des arbres mesurés dans chaque station a été utilisée pour suivre les variations saisonnières.

Le suivi régulier de l'accroissement cambial de quelques *P. officinalis* dans les stations I, II, III et V de juillet 2007 à novembre 2010 est représenté sur la Figure 43. Une période d'accroissement commune aux quatre stations, de juillet à novembre, est visible pour les trois années (2007, 2008 et 2009) concernées par les mesures. L'accroissement cambial a été maximal pendant le pic de 2008. Comme les accroissements les plus importants, les plus faibles interviennent conjointement dans les quatre stations (avril-mai 2008 et mars 2009). En dehors de ces périodes, des variations spatiales du rythme d'accroissement sont observables. Les accroissements cambiaux moyens mesurés dans les stations I, II et V semblent évoluer conjointement alors que ceux des arbres de la station III se démarquent. Pendant les périodes intermédiaires, des accroissements irréguliers sont observables dans les trois stations précitées (principalement entre 2008 et 2009) alors que l'accroissement cambial reste faible et régulier dans la station III.

La représentation de l'accroissement cambial moyen cumulé (Figure 43) met en évidence des variations spatiales de la vitesse de croissance. La vitesse d'accroissement est analogue pour les *P. officinalis* des stations I, II et V alors qu'elle est nettement plus faible pour ceux de la station III. Or, pendant le pic commun (juillet – novembre), les vitesses moyennes d'accroissement mesurées dans toutes les stations sont très proches. L'absence de pics secondaires serait donc responsable de l'infériorité de la vitesse annuelle de croissance cambiale des arbres de la station III.

La relativisation par le diamètre des tiges ne modifie pas les observations faites précédemment.

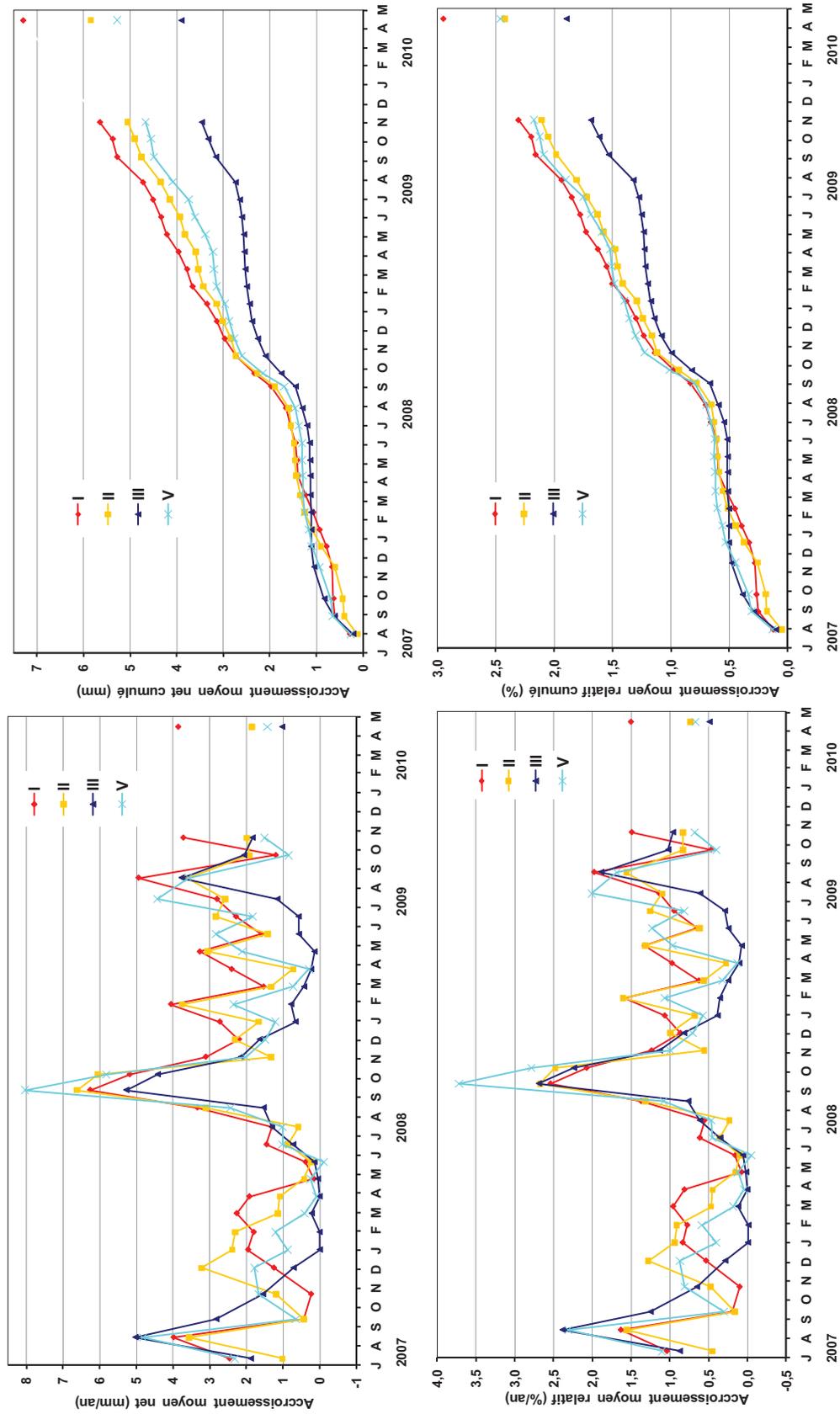


Figure 43. Accroissement cambial (gauche) et accroissement cambial cumulé (droite) net (haut) et relatif au diamètre (bas) de *P. officinalis* dans les stations I, II, III et V. Les valeurs du moi d'avril 2010 ont été mesurées au cours du ré-inventaire global.

La Figure 44 confronte l'accroissement cambial de *P. officinalis* dans les stations I, II et V à celui de *P. officinalis* et de *S. globulifera* dans la station III. L'évolution des courbes de croissances des arbres des stations I, II et V étant très proche, elles ont été représentées conjointement par une courbe moyenne. La courbe de croissance de *S. globulifera* a été établie à partir de quatre individus ce qui la rend assez peu robuste mais qui fournit néanmoins une tendance saisonnière pour l'espèce. Son accroissement cambial maximal intervient à la même période que pour *P. officinalis*, entre juillet et novembre, mais d'une intensité plus faible. Un accroissement négatif, qui indique une rétraction des troncs, est observable en décembre 2007. Bien que les *S. globulifera* mesurés soient situés dans la station III, l'allure de la courbe de croissance cambiale semble plus proche de celle des stations I, II et V avec des accroissements assez irréguliers au cours des périodes intermédiaires. Contrairement à ce qui a été observé pour l'ensemble des diamètres lors du ré-inventaire (cf. § III-2.3.2.), son accroissement cumulé apparaît comme le plus faible, proche de celui de *P. officinalis* dans la station III.

Au cours des deux années complètes de suivi, des variations de l'accroissement cambial annuel ont été observées (Tableau 17). Dans les stations I, II et V l'accroissement moyen de *P. officinalis* a été presque deux fois plus important la seconde année alors qu'il est resté stable dans la station III. Les accroissements moyens sur deux ans (2007-2009) obtenus à partir des arbres équipés de rubans dendrométriques sont assez proches, mais toujours légèrement plus faible, des valeurs obtenues lors du ré-inventaire (2008-2010) dans les classes de diamètre correspondantes. Seul l'accroissement moyen des arbres de la station I munis de rubans est beaucoup plus faible que celui obtenu en 2010 pour tous les individus inventoriés. Cette différence peut s'expliquer par la grande variabilité des accroissements observés chez les arbres appartenant à la classe de diamètre 20-30 cm dans la station I (cf. Figure 40). Pour *S. globulifera*, l'accroissement cambial moyen de la deuxième année de mesure est inférieur à celui de la première. Les valeurs de son accroissement moyen sur deux ans obtenues par les deux méthodes sont semblables.

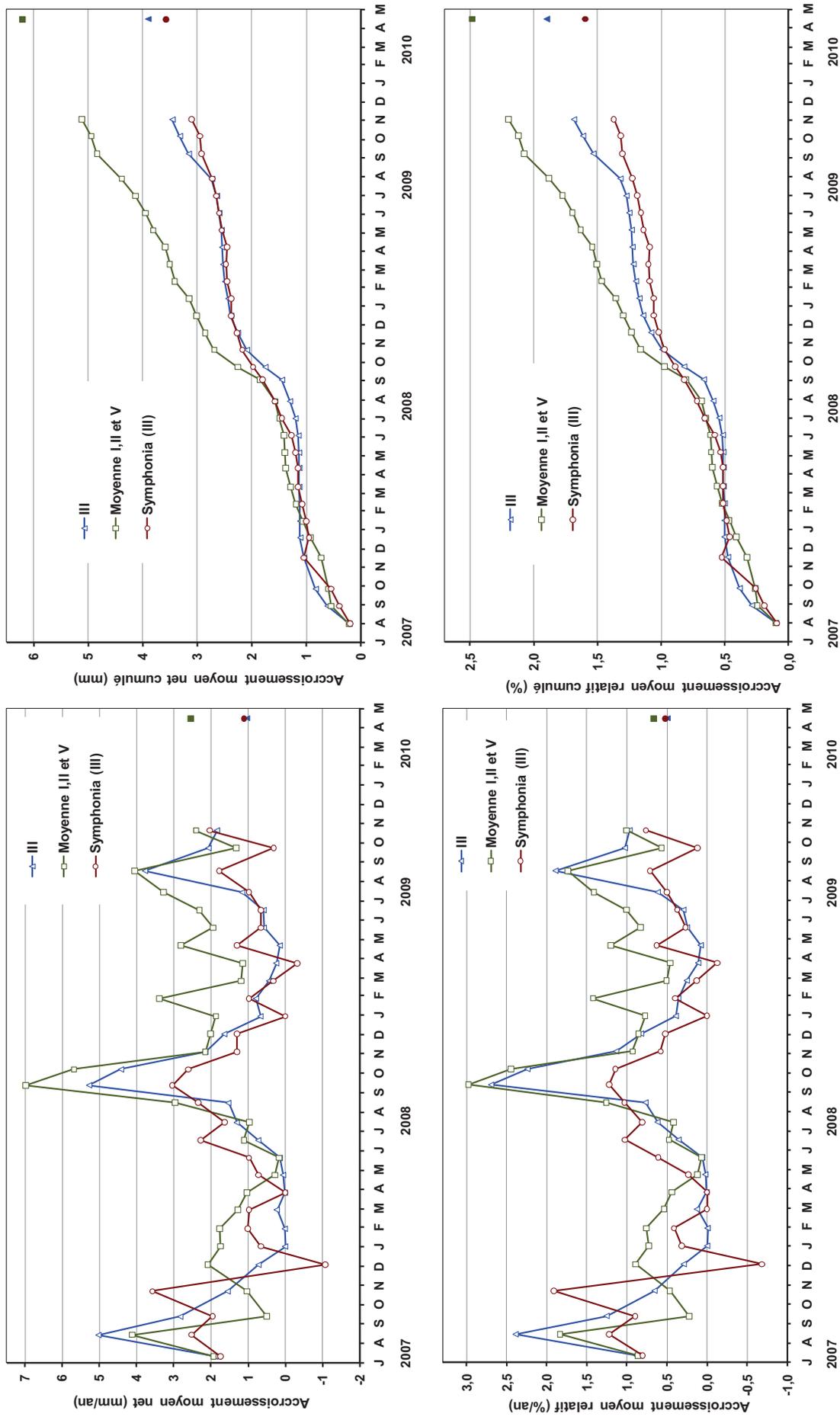


Figure 44. Accroissement cambial (gauche) et accroissement cambial cumulé (droite) net et relatif au diamètre (bas) de *P. officinalis* et de *S. globulifera* dans la station III, et de *P. officinalis* seul dans les stations I, II et V.

Tableau 17. Comparaison entre l'accroissement cambial moyen net (mm/an) de la première et de la deuxième année de suivi pour *P. officinalis* (*P. o.*) et *S. globulifera* (*S. g.*), et l'accroissement annuel calculé à partir du ré-inventaire des classes de diamètres correspondant aux arbres équipés de rubans dendromètres.

	Accroissement cambial moyen net (mm/an)				
	2007-2008 (1)	2008-2009 (2)	Ratio (2/1)	2007-2009	2008-2010 (ré-inventaire)
I (P.o.)	1,7	3,1	1,9	2,4	0,3
II (P.o.)	1,6	2,8	1,7	2,2	2,0
III (P.o.)	1,3	1,4	1,1	1,4	1,0
III (S.g.)	1,6	1,1	0,7	1,4	1,3
V (P.o.)	1,5	2,6	1,8	2,0	1,7

2.3.4.2 RELATIONS ENTRE L'ACCROISSEMENT CAMBIAL ET QUELQUES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX

La Figure 45 représente l'accroissement cambial moyen de *P. officinalis* dans chaque station en fonction des variations locales du niveau de la nappe. Dans toutes les stations, les périodes de forts accroissements interviennent lorsque la nappe est proche de son niveau maximal alors que les plus faibles interviennent lorsque la nappe est au plus bas (*S. globulifera* compris). La remontée du niveau de la nappe est accompagnée par une augmentation de l'accroissement du diamètre. En revanche, l'accroissement cambial diminue avant que le niveau de la nappe ne recommence à baisser significativement. Une corrélation positive a été mise en évidence dans la station III entre les variations de l'accroissement cambial et celle du niveau de la nappe (Pierson $r = 0,502$; $P = 0,009$).

Aucune corrélation significative n'a été mise évidence entre l'évolution saisonnière de l'accroissement cambial et celle de la salinité (surface et profondeur).

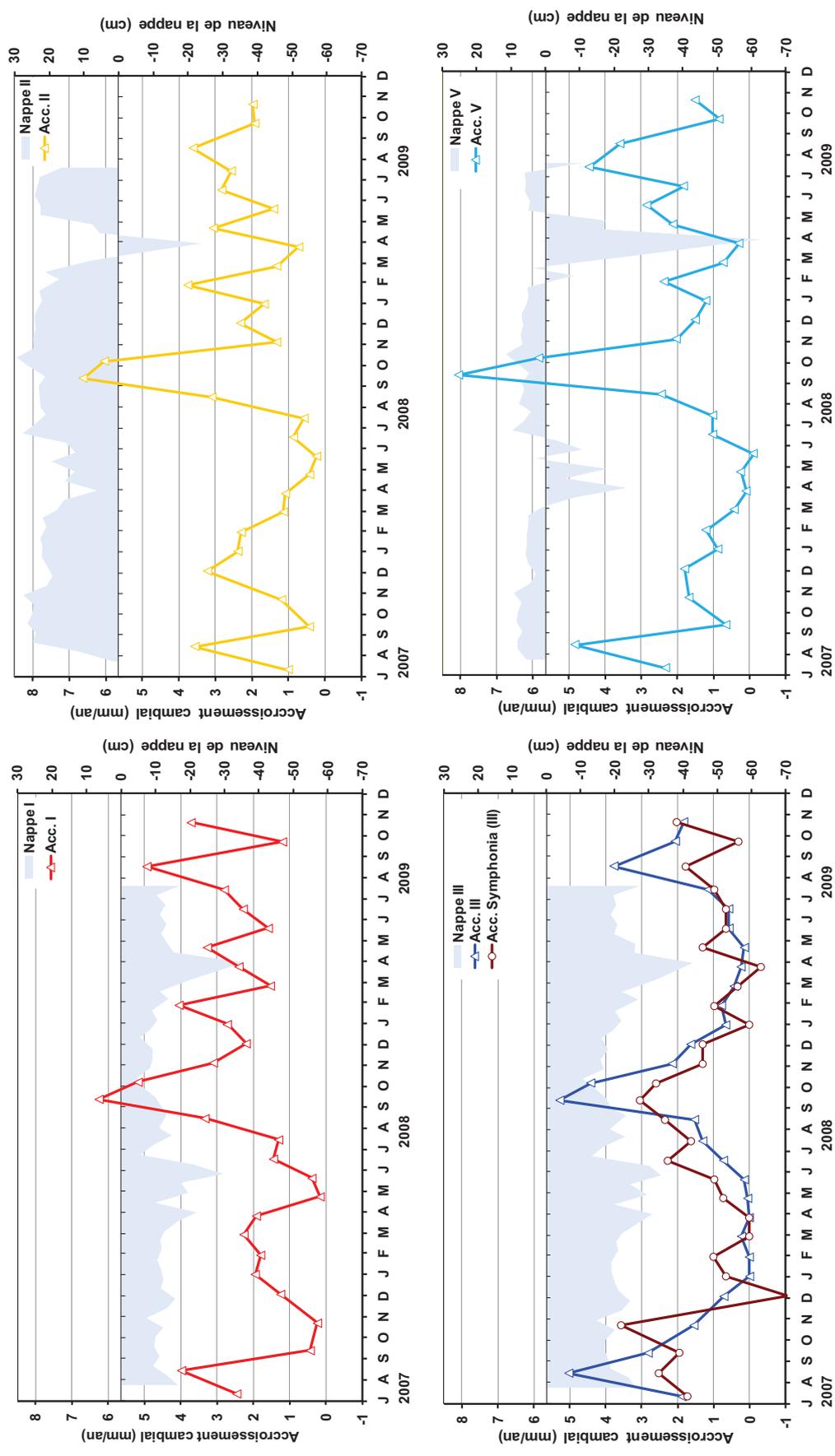


Figure 45. Accroissement cambial moyen net de *P. officinalis* (mm/an) et variation du niveau de la nappe (cm) dans chaque station de suivi (plus *S. globulifera* pour la station III).

Parmi les 10 variables météorologiques étudiées, le Tableau 18 rassemble celles qui sont corrélées significativement avec l'accroissement d'au moins une des stations. Les précipitations se révèlent être fortement corrélées avec la croissance cambiale de *P. officinalis* et de *S. globulifera*. La représentation graphique de l'évolution de l'accroissement cambial et de la pluviométrie (Figure 46) isole de nouveau les arbres de la station III. Leur courbe d'accroissement semble suivre l'allure générale des précipitations tout en restant le plus souvent insensible aux fluctuations mensuelles plus fines. L'accroissement de *P. officinalis* dans les autres stations et de *S. globulifera* dans la station III semble également suivre l'allure générale des précipitations mais paraît d'avantage sensible aux fluctuations mensuelles fines. Dans les cinq stations, l'augmentation et la diminution progressive des précipitations semblent se répercuter par l'augmentation et la diminution progressive de l'accroissement cambial.

L'humidité de l'air, par ailleurs fortement corrélée aux précipitations ($r = 0,707$; $P < 0,0001$), est la deuxième variable climatique qui présente les plus fortes corrélations avec la croissance cambiale (Tableau 18). La représentation graphique de l'évolution de l'accroissement cambial (Figure 46) et de l'humidité de l'air (annexe 7) indique clairement la correspondance entre les minima des deux grandeurs. L'accroissement cambial de *P. officinalis* dans la station III présente également des corrélations assez significatives avec la température moyenne de l'air et le vent maximum instantané. Ces deux dernières corrélations peuvent expliquer la grande régularité de la croissance des arbres de la station III dont le diamètre s'accroît principalement au cœur de la saison humide (températures hautes, saison cyclonique).

Tableau 18. Corrélations (Pearson) entre les principales variables météorologiques (calculées pour chaque période de mesure) et l'accroissement cambial de *P. officinalis* (P.o.) et *S. globulifera* (S.g.).

Variables météo	Accroissement cambial		
	I, II et V (P.o.)	III (P.o.)	S. g. (III)
Précipitations	0,655***	0,670***	0,590**
Humidité de l'air	0,492*	0,607**	0,456*
Insolation	-0,510*	-0,264	-0,228
Température moyenne de l'air	0,286	0,564**	0,552*
Vent max instantané	0,540*	0,580**	0,317

*** $P < 0,0001$ ** $P < 0,001$ * $P < 0,05$

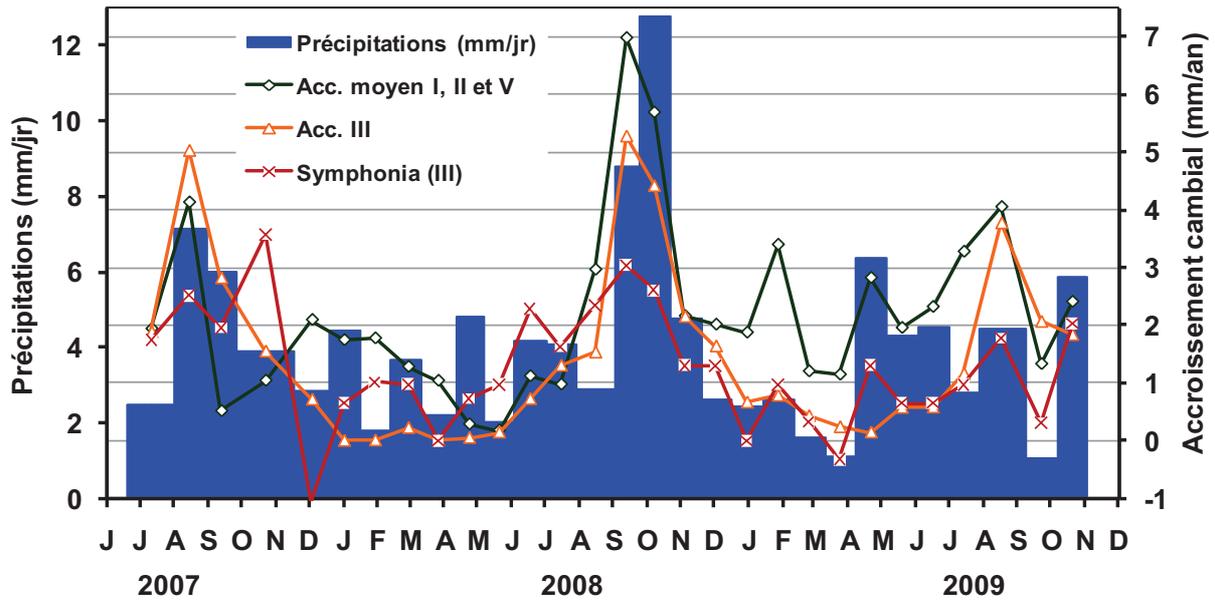


Figure 46. Précipitations (mm/jr) et accroissement cambial moyen net de *P. officinalis* et *S. globulifera* (mm/an) dans la station III (resp. n=9 et n=4) et de *P. officinalis* dans les stations I, II et V (n=27).

Le suivi sur deux ans et demi a permis de couvrir trois périodes de forts accroissements synchronisés entre les stations, correspondant à la saison humide juillet-novembre. Ces périodes sont cependant marquées par des volumes de précipitations différents (Figure 47). Les précipitations ont été nettement supérieures pour la période 2008, suivie par celles de 2007 et de 2009. La période 2008 correspond aussi aux accroissements moyens les plus élevés dans les stations I, II et V pour *P. officinalis* ($K = 8,68$; $P = 0,013$), et dans la station III pour *S. globulifera* ($K = 5,05$; $P = 0,081$; seuil $P > 0,01$). Les accroissements des *P. officinalis* de la station III ne diffèrent pas significativement entre les périodes.

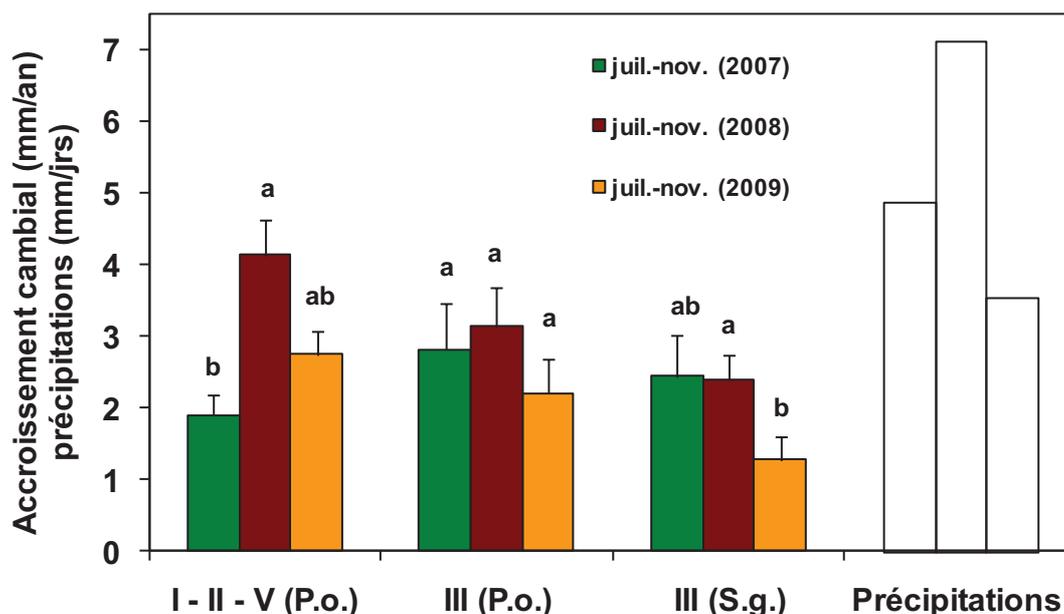


Figure 47. Accroissement cambial moyen net de *P. officinalis* et de *S. globulifera* pendant les trois périodes de forte croissance (saison humide) relevées au cours de l'étude. Les barres d'histogramme possédant une même lettre ne sont pas statistiquement différentes au seuil $P > 0,05$ pour *P. officinalis* et $P > 0,10$ pour *S. globulifera*. Les barres d'erreur représentent 1 SE.

2.4 DISCUSSION

2.4.1 VARIATIONS SPATIALES DE L'ACCROISSEMENT CAMBIAL DE *P. OFFICINALIS*

2.4.1.1 PRÉCISION DES MESURES

Les résultats obtenus montrent que la croissance annuelle de *P. officinalis* n'est pas linéaire. En effet l'accroissement moyen est maximal pendant la saison humide, de juillet à octobre. La faible croissance des arbres durant la première moitié de l'année, période au cours de laquelle ont été réalisés les inventaires, minimise ainsi l'impact des écarts (jusqu'à 2 mois) dans l'intervalle séparant la remesure de chaque station. Par ailleurs, selon l'épaisseur de leur écorce, les tiges se contractent ou se dilatent plus ou moins en fonction de l'approvisionnement en eau et de l'humidité de l'air, ce qui entraîne un biais dans les mesures saisonnières (Sheil, 2003 ; Stahl, 2010). Or, durant la période de ré-inventaire (2010), le niveau de la nappe (mesuré dans les piézomètres du dispositif) a atteint les valeurs les plus basses depuis 2008. Ce phénomène, ajouté à la très faible activité cambiale de certains arbres et à la diminution du diamètre des arbres sénescents (Pelissier et Riera, 1993), peut expliquer les quelques accroissements négatifs observés.

2.4.1.2 CROISSANCE CAMBIALE ET CLASSES DE DIAMÈTRE

Les valeurs d'accroissement cambial moyen obtenues dans les différentes stations varient de 0,60 mm/an (station III) à 1,67 mm/an (station IV), ce qui correspond à la gamme indiquée par Lieberman et al. (1985) pour *P. officinalis* au Costa Rica. Les valeurs les plus élevées sont comparables aux accroissements multi-spécifiques (de l'ordre de 1,6 mm/an) observés dans les forêts tropicales guyanaise (Prévost et Puig, 1986 ; Pelissier et Riera, 1993), gabonaise (Hadlik, 1982), indienne (Madelaine-Antin, 2009), et inférieures à celles obtenues en Malaisie (Manokoran et Kochummen, 1987) où les accroissements sont compris entre 1,5 et 2,5 mm/an. Prior et al. (2004) indiquent des vitesses d'accroissement cambial annuel bien supérieures pour deux espèces marécageuses en Australie, *Melaleuca viridiflora* (4 mm/an) et *Acacia auriculiformis* (14 mm/an).

Comme nous l'avons constaté pour *P. officinalis* dans la forêt marécageuse de Golconde, les croissances moyennes masquent des dynamiques très variables au niveau individuel, même au sein d'une même espèce (Puig et Prevost, 1986 ; Swaine et al., 1987 ; Devineau, 1991 ; Pelissier et Riera, 1993). L'accroissement cambial dépend donc principalement de facteurs individuels liés à l'hétérogénéité du milieu (Lieberman et Lieberman, 1987 ; Swaine et al., 1987 ; Pelissier et Riera, 1993) et en particulier à la quantité de lumière qui atteint la couronne (Swaine et al., 1987). La croissance en diamètre et la durée de vie des arbres du sous bois sont décrites par Lieberman et Lieberman (1987) comme inférieure à celles des arbres bien insérés dans la voûte. Cattanio et al. (2004) trouvent un accroissement supérieur pour les plus gros diamètres dans une forêt de plaine inondable de l'Amazonie brésilienne. L'étude de la croissance en diamètre de *P. officinalis* en fonction de son positionnement dans la voûte a démontré que la vitesse d'accroissement cambial net des gros diamètres, dont la couronne est largement exposée à la lumière, est supérieure à celle des plus petits diamètres surcîmés, et cela indépendamment du site. Ce comportement a aussi été observé en Inde par Pelissier et Pascal (2000) qui suggèrent que les arbres qui ont la croissance la plus rapide sont ceux dont la couronne est en position favorable c'est-à-dire sujette à une forte transpiration due à l'exposition au rayonnement et au vent.

La distribution de l'accroissement cambial (net et relatif) en fonction de classes de diamètres plus fines que précédemment, varie entre les stations. Les distributions de l'accroissement net de *P. officinalis* dans les stations III, IV et V ont une allure en cloche (Figure 41), avec une augmentation de l'accroissement en fonction du diamètre puis, arrivé à un certain seuil, la tendance s'inverse. Ce comportement apparaît conforme à la courbe (en cloche) asymétrique

caractéristique de l'évolution de l'incrément ligneux au cours du temps (Oldeman, 1974 et 1990). Dans les stations I et II l'augmentation de l'accroissement en fonction du diamètre se poursuit jusque dans les plus grandes classes ce qui correspond à la partie ascendante de la courbe caractéristique. L'aspect tronqué de la courbe indiquerait le caractère secondaire des peuplements des stations I et II et donc la relative jeunesse de ses plus grands arbres alors que ceux des stations III, IV et V seraient plus âgés. Paradoxalement, ce sont donc les peuplements les plus hauts et possédant les plus gros diamètres, qui seraient les plus récents. Ce paradoxe peut s'expliquer par les conditions du milieu et le comportement architectural de l'espèce. Lieberman et al. (1985) estiment que *P. officinalis* atteint sa taille maximale vers 208 ans dans la forêt de la Selva au Costa Rica. Les peuplements des Antilles sont soumis régulièrement à de violents cyclones, dont le dernier à être passé sur la Guadeloupe date de 1989 (Hugo). Ces phénomènes dévastateurs, qui ne se produisent pas dans la forêt de la Selva, causent des dommages plus importants dans les peuplements hauts (cf. § III-1). Face aux vents violents, le bois cassant de *P. officinalis* cède assez rapidement. Au cours du temps, les peuplements insulaires sont donc régulièrement endommagés. Ils se reconstituent ensuite grâce à la grande capacité de réitération de l'espèce (Lescure, 1980). Très peu de tiges ont alors l'occasion d'atteindre les 208 ans cités précédemment. En revanche les souches d'individus très réitérés sont vraisemblablement multiséculaires. Outre les phénomènes naturels, l'exploitation du bois pour alimenter les sucreries s'est arrêtée au début du XX^{ème} siècle (cf. § I-4). La plupart des grosses tiges n'ont donc guère plus d'une centaine d'années, et formeraient ainsi la voûte d'un peuplement secondaire. Les peuplements des stations III, IV et V, plus bas, sont moins exposés aux vents. De plus, la faible hauteur de la voûte qui comprend des arbres âgés (arbres du passé *sensu* Oldeman) indique que les conditions de croissance y sont moins favorables (cf. § I-5) ce qui ralentit la production de biomasse (cf. § III-1) et diminue l'espérance de vie.

Comme cela a été décrit dans de nombreuses forêts tropicales (Devineau, 1991 ; Mirmanto, 2009), l'accroissement relatif diminue avec l'augmentation du diamètre dans les stations III et IV, ce qui correspond à la diminution de l'efficacité de la production de matière vivante d'un organisme au cours de sa vie (Oldeman, 1974 ; Devineau, 1991). Dans les stations I, II et V elle commence par chuter jusqu'à la classe 10,1-15 cm puis remonte pour les plus gros diamètres ce qui va à l'encontre de la théorie précitée. Ce phénomène est à mettre en relation avec la structure des peuplements. Ainsi, les peuplements bas des stations III et IV laissent passer suffisamment de lumière pour ne pas entraver la croissance des jeunes tiges. Dans les

stations V et surtout I et II, les peuplements sont plus hauts et seule une fraction de la radiation photosynthétiquement active (PAR) traverse la voûte dense (moins de 4 %, M. Dulorme comm. pers.). Les jeunes *P. officinalis* mettent en place leur modèle architectural (Troll) puis leur accroissement cambial ralentit au profit de la croissance en hauteur jusqu'à ce qu'ils aient un meilleur accès à la source lumineuse ce qui va relancer leur croissance en diamètre. Cette observation a été théorisée par Oldeman (1974) qui parle « d'effet de balance » entre des phases de « blocage » et des phases de « libération ». Or comme nous l'avons montré précédemment les gros diamètres des stations I et II ne sont pas en phase de sénescence ce qui explique qu'aucune diminution n'est observable pour les plus grandes classes de diamètre.

2.4.1.3 ACCROISSEMENT CAMBIAL ET CONDITIONS ÉDAPHIQUES

Les plus faibles valeurs d'accroissement cambial de *P. officinalis* ont été mesurées dans la station III, notamment pour les plus gros arbres. Il en est de même pour les espèces *Symphonia globulifera* et *Sterculia caribaea* dont les vitesses d'accroissement y sont inférieures par rapport à la station I. Ces résultats viennent confirmer l'hypothèse émise dans la partie I selon laquelle la faible hauteur de la voûte ainsi que les diamètres relativement petits ne sont pas le fait d'un peuplement jeune, mais plutôt d'un peuplement soumis à un environnement particulièrement contraignant manifestant une faible croissance par rapport aux peuplements hauts des stations environnantes (I et II). La particularité de cette station III vient du caractère holorganique de son sol, de sa position topographique légèrement surélevée, et de sa situation centrale dans le massif (cf. § I-3 et II). On peut penser que cette configuration hydrologique s'accompagne d'un faible renouvellement des eaux interstitielles, donc des nutriments, et contribue à la faible croissance des arbres, tant en diamètre qu'en hauteur (cf. § I-5). Ce phénomène se rencontre en mangrove, dans des secteurs où le confinement hydrologique entraîne notamment une carence en phosphore, et provoque le nanisme des arbres (Lovelock et al., 2004). Les analyses chimiques faites dans les vingt premiers centimètres de sol et dans l'eau de nappe (cf. § II) n'ont pas permis, à l'échelle des stations, de mettre en évidence une carence minérale particulière. Cependant le phosphore, qui est suspecté être le facteur limitant principal n'a pas pu être dosé dans le sol pour des raisons techniques. Le dosage du phosphore qui a été réalisé dans l'eau de nappe s'est révélé extrêmement variable, y compris au sein d'une même parcelle. De plus, les échantillons pour ce dosage ont été prélevés pendant la phase d'inondation qui correspond à une très probable homogénéisation de l'eau de surface. Outre la question de la disponibilité des nutriments, une

hypothèse complémentaire peut être avancée. Les faibles valeurs d'inondation et de salinité de cette station permettent l'installation d'un plus grand nombre d'individus, et d'un plus grand nombre d'espèces. Cela conduit à l'établissement d'une densité importante et donc une rude compétition pour les ressources. Or la compétition élevée entraîne une baisse de la croissance individuelle (Gourley-Fleury et al, 2004).

Du point de vue édaphique, les stations IV et V sont caractérisées par les valeurs de salinité les plus élevées. Cependant, les plus fortes valeurs de croissance cambiale ont été mesurées dans la station IV, et les valeurs de la station V sont plus fortes que celles de la station III et proches de celles des stations I et II. Contrairement à ce qui a été avancé par Rivera-Ocasio et al. (2007) pour des salinités inférieures dans la forêt marécageuse de Porto Rico, il semble que, dans la gamme de valeurs rencontrées pendant la période de suivi (cf. § II), la salinité ne constitue pas un facteur limitant prépondérant pour la croissance cambiale de *P. officinalis*. Cependant, l'étude de Rivera-Ocasio et al. a été menée sur 9 années, et la notre seulement sur deux ans. Or, nous avons constaté qu'il y avait périodiquement des intrusions d'eau marine, dont la dernière a précédé le début du suivi de nappe en 2007, un an avant le premier inventaire. Des intrusions plus importantes, ou récurrentes, pourraient entraîner une sur-salure du milieu et un stress important pour les arbres (perte des feuilles). L'excès de sel étant dilué très lentement, (plusieurs années, cf. § II), il est très probable qu'un effet de la salinité puisse apparaître sur une durée d'observation plus importante.

Considérés indépendamment les uns des autres, les trois principaux déterminants de la structure de la végétation (inondation, nature du sol et salinité) mis en évidence dans le Chapitre I et qui ont servi à mettre en place le dispositif expérimental, n'ont donc pas présenté d'effet négatif direct sur la croissance cambiale de *P. officinalis*. Toutefois, la combinaison entre l'exondation et la nature tourbeuse du sol (station III) semble déterminer une croissance significativement plus faible.

2.4.2 DYNAMIQUE DES PEUPEMENTS

2.4.2.1 MORTALITÉ

Comme cela a été observé en Indonésie par Mirmanto (2009) au cours d'un suivi bisannuel de la dynamique des forêts tropicales sur tourbe, la structure générale de la végétation n'a pas changé de manière significative entre 2008 et 2010. En l'absence de perturbation majeure (cyclone), une période de deux ans reste relativement courte à l'échelle de la durée de vie des arbres. Ainsi, les différences et convergences structurelles qui ont été mises en évidence par le

premier inventaire restent inchangées (cf. § II). Cependant, la dynamique forestière varie sensiblement d'une station à l'autre.

Le taux de mortalité est compris entre 1 et 2 % en moyenne dans la plupart des forêts tropicales naturelles pour les tiges dont le dbh est supérieur ou égal à 10 cm (Swaine et al., 1987). Par exemple, 0,82 % dans la forêt d'Uppangala en Inde (Madelaine-Antin, 2009), 0,98 % en Guyane Française (Madelaine et al., 2007), 1,48 % à Pasoh en Malaisie et 2,03 % à Barro Colorado Island au Panama (Condit et al. 1999), 2,03 % à La Selva au Costa Rica (Lieberman et al., 1985) et 1,77 % à Kade au Ghana (Swaine et al., 1987). Dans notre étude, où les arbres ont été mesurés à partir de 1 cm dbh, le taux de mortalité est de 1,6 %/an dans la station IV et de 3 à 4,4 %/an dans les autres stations. Or, ces mêmes auteurs indiquent que la mortalité est le plus souvent supérieure pour les petits diamètres (saplings) alors que Pelissier et al. (1998) soulignent le fait qu'une mortalité supérieure des petits diamètres est souvent décrite dans les forêts tempérées mais que cela reste très peu documenté pour les forêts tropicales. Restreint aux dbh \geq 10 cm, le taux de mortalité de *P. officinalis* est compris entre 0,87 %/an (III) et 1,56 %/an (V) ce qui correspond aux valeurs citées précédemment, hormis le cas exceptionnel de la station IV dont le taux a été de 0 %/an (Figure 42). Le taux de mortalité des petits diamètres est effectivement plus élevé pour l'ensemble des stations, allant jusqu'à 8,1 %/an dans la station V pour les plus petits diamètres (1-5 cm). La compétition pour la lumière, l'eau ou les nutriments sont les principales raisons de la mort ou de la survie des arbres de petits diamètres (Wolf et al., 2004). Le sol de la forêt étudiée présente un gradient de la salinité qui joue probablement un rôle important sur la dynamique de l'espèce (Rivera-Ocasio et al., 2007). Dans leur étude ces auteurs signalent une augmentation de la mortalité des petits diamètres (dbh < 10 cm) comme des plus gros (dbh \geq 10 cm) le long d'un faible gradient de salinité (1,7 g/L d'écart à 60 cm de profondeur). En organisant les stations selon leur salinité moyenne croissante (I, III, II, IV et V) un fort gradient de salinité est obtenu (12,5 g/L d'écart à 60 cm de profondeur). Comme dans l'étude précitée, la mortalité est croissante le long du gradient pour les tiges de dbh \geq 10 cm. Elle ne l'est en revanche pas pour les tiges de dbh < 10 cm. Cette différence s'explique très probablement par les différences dans la structure générale des peuplements des différentes stations. Ainsi, le fort taux mortalité des petits diamètres dans les stations I et II, aux peuplements hauts et fermés, peut être imputé à la compétition pour l'accès à la lumière alors que celui de la station V, au peuplement plus bas et sensiblement plus ouvert, est à mettre en relation avec à la plus forte salinité.

L'organisation des stations selon un gradient d'inondation (III, I, V, IV et II) n'indique pas une augmentation ou une baisse progressive de la mortalité des tiges (petites ou grosses). Cependant, outre le cas particulier de la station IV, la mortalité des tiges de la station exondée (III) est inférieure à celles des trois autres stations, plus inondées. Une forte inondation entraînerait donc une mortalité plus importante de *P. officinalis*, et cela malgré les nombreuses adaptations à l'inondation qu'il possède.

2.4.2.2 ACCROISSEMENT DE LA SURFACE TERRIÈRE

Comme dans la plupart des études consacrées à la croissance des forêts tropicales et subtropicales naturelles de terre ferme (Puig et Prevost, 1986 ; Pelissier et Riera, 1993 ; Cattanio et al, 2004 ; Madelaine-Antin, 2009) et marécageuses (Conner et Day, 1992 ; Rivera-Ocasio et al., 2007), un accroissement positif de la surface terrière a été observé dans toutes les parcelles.

Des variations stationnelles de l'accroissement de la surface terrière ont été mises en évidence. Dans les stations II et V, le faible accroissement de la surface terrière est lié d'avantage à la mortalité plutôt qu'à la croissance cambiale, qui est assez élevée. Ces constatations viennent conforter l'hypothèse que des valeurs élevées de la salinité (station V) ou du niveau d'inondation (station II) ont plus d'impact sur la mortalité que sur la vitesse d'accroissement cambial de *P. officinalis*. Dans la station III, le faible accroissement en surface terrière est plutôt dû à la faiblesse de l'accroissement cambial qu'aux pertes liées à la mortalité. Le milieu tourbeux exondé a d'avantage d'impact sur la croissance des arbres que sur la mortalité des tiges. Dans la station I, l'accroissement en surface terrière est assez élevé. La croissance cambiale moyenne y est la même que dans la station II, mais avec moins de pertes liées à la mortalité (la mortalité concerne d'avantage les petits diamètres), ce qui renforce l'hypothèse selon laquelle la mortalité de *P. officinalis* augmente avec un niveau d'inondation élevé. Enfin, la station IV présente la plus forte augmentation de surface terrière en raison de fortes valeurs de l'accroissement cambial accompagnées par une mortalité très faible.

2.4.2.3 DYNAMIQUE STATIONNELLE

Dans la station I, les plus grosses tiges de *P. officinalis*, qui ont les vitesses d'accroissement les plus rapides de la station, sont responsables de la plus grande partie de l'accroissement net de la surface terrière. C'est la seule station où se développe une strate arbustive diversifiée, non plus uniquement composée par la régénération de *P. officinalis* mais aussi par quelques

espèces tolérantes (ex : *Tabernaemontana citrifolia*, *Chrisophyllum argenteum*) et par la régénération de grands arbres (ex : *Symphonia globulifera*, *Sterculia caribaea*). Cette strate plurispécifique est en progression, tant par sa surface terrière que par son nombre de tiges. Les jeunes *P. officinalis* y luttent pour l'accès à la lumière, accaparée par les plus gros individus qui freinent ainsi le recrutement. Aux alentours de cette station quelques cultures relictuelles de madère (*Colocasia esculenta*) et de nombreux indices (bananiers, espèces rudérales, traces de coupe...) témoignent d'anciennes activités agroforestières (cf. § I-4). Le développement de ce sous bois correspondrait alors à la recolonisation des anciennes cultures pratiquées sous le couvert de *P. officinalis*.

Le peuplement de la station II, quasiment monospécifique, est en phase d'accroissement. Sa surface terrière augmente doucement alors que sa densité diminue. Le recrutement comme la mortalité y sont parmi les plus élevés. Morneau (2007) et Madelaine et al. (2007) indiquent que la densité de tiges des bas fonds inondés de la forêt guyanaise est inférieure à celle des interfluves. Ils indiquent également que les arbres y meurent et s'y renouvellent plus rapidement ce qui traduit une dynamique plus rapide. Nous retrouvons ces caractéristiques dans la station II qui est la plus inondée. Aucune autre espèce d'arbre ne semble concurrencer *P. officinalis* dans ce type de milieu.

La station III montre les plus fortes densités de tiges. Avec une compétition si intense, la mortalité attendue devrait être élevée. Or elle est deux fois moins élevée que la mortalité des deux autres stations non salées (I et II). Le manque de recrutement associé à une mortalité basse et à un faible accroissement de la surface terrière indique donc un faible renouvellement de la population. Ce constat est valable pour *P. officinalis* comme pour les autres espèces : la structure de ce peuplement paraît avoir atteint une certaine stabilité.

La station IV manifeste une dynamique de la population de *P. officinalis* différente de celle des autres stations du dispositif, notamment pour les plus petits arbres qui présentent les plus fortes croissances cambiales. L'espèce y est en pleine extension tant en surface terrière qu'en densité alors que les populations des autres espèces stagnent voire diminuent. Par ailleurs, une grande abondance de lianes et les vestiges d'une strate herbacée à fougères héliophiles (*Acrostichum*) y sont observables. Il est donc probable que cette station corresponde à un faciès de « cicatrisation » après perturbation (Lescure 1980), l'éclaircissement du sous-bois permettant là une croissance des jeunes arbres meilleure que dans les autres stations. Ce phénomène a déjà été observé par Rivera-Ocasio et al (2007), dans la forêt de Sabana Seca (Porto-Rico).

La station V, la plus salée, présente également une dynamique originale. Elle possède avec la station II le plus fort taux de recrutement de *P. officinalis*, mais possède seule la mortalité la plus élevée. Ceci a pour conséquence une diminution annuelle de la densité de tiges (-2,68%/an) et le plus faible accroissement de surface terrière (0,44%). La mortalité importante due à la salinité libère de l'espace ce qui permet à de nouveaux individus de se développer. Les nouveaux individus, comme les précédents, ont une croissance rapide mais une probabilité élevée de mourir rapidement et de laisser la place pour d'autres nouvelles recrues, et ainsi de suite. Ce turnover rapide des jeunes arbres s'accompagne d'une durée de vie moindre des adultes par rapport aux autres stations (peu de gros arbres).

2.4.2.4 LES CHABLIS

Les chablis jouent un rôle prépondérant dans la dynamique des peuplements forestiers naturels (Oldeman, 1974 et 1990 ; Pelissier et Riera, 1991). Morneau (2007) indique pour la forêt guyanaise qu'ils sont plus fréquents sur les sols marécageux des bas fonds que sur les sols drainés des interfluves, ce qui explique la rapidité de la dynamique forestière des bas fonds. Au cours de la période d'étude aucun de ces « moteurs de la dynamique forestière tropicale » (Oldeman, 1974) ne sont intervenus dans les parcelles étudiées. Cependant, la présence de plusieurs chablis d'âges différents, situés à l'extérieur des parcelles, nous a permis d'en observer la cicatrisation. Contrairement au fonctionnement théorique largement décrit pour la plupart des forêts tropicales naturelles mais déjà bien nuancé par Hubbell et al. (1999), aucune succession d'espèces arbres n'a été observée. Lorsqu'un chablis se forme, des lianes (déjà présentes avant l'ouverture du couvert) se développent assez rapidement mais aucune des espèces arborescentes pionnières pourtant présentes dans cette forêt (*Ceiba pentandra*, *Sapium caribaeum*, *Ochroma pyramidale*) ne s'installe. Les plantules de *P. officinalis* soudainement exposées à la lumière manifestent une accélération de leur croissance, mais c'est la très grande capacité de réitération de l'espèce qui entraîne assez rapidement la fermeture du chablis, par le haut. Les individus situés à la périphérie de la trouée produisent de très nombreuses et vigoureuses réitérations qui s'accaparent la majeure partie du rayonnement, ce qui freine de nouveau la croissance de la strate de régénération. Le déracinement de *P. officinalis* est très rare. Dans la plupart des chablis, lorsqu'il ne s'agit pas seulement de la perte d'une partie de la cime, le tronc se casse entre 5 et 10 m de hauteur. L'individu n'en meurt pas, grâce à sa grande capacité à réitérer qui lui permet de reformer progressivement sa couronne. Ce comportement participe à la fermeture du couvert par le haut. Les cultivateurs de Madère (*Collocasia esculenta*, Aracées) en forêt marécageuse l'ont

bien compris puisqu'ils ne coupent pas les grands arbres mais les tuent en faisant brûler leur base.

2.4.3 VARIATIONS SAISONNIÈRES DE L'ACCROISSEMENT CAMBIAL DE *P. OFFICINALIS*

2.4.3.1 REPRÉSENTATIVITÉ DE L'ÉCHANTILLON

Les variations saisonnières de l'accroissement cambial ont été suivies au total sur 36 *P. officinalis* et 4 *S. globulifera*. Les moyennes de l'accroissement annuel obtenues dans chaque station pour les arbres équipés de ruban sont très proches mais toujours supérieures à celles obtenues pour les classes de diamètre correspondantes lors du ré-inventaire, excepté dans la station I. Les périodes de suivi correspondant à ces deux approches se chevauchent à un an d'intervalle (2007-2009 et 2008-2010). Or, comme nous l'avons mis évidence précédemment, la vitesse d'accroissement varie beaucoup suivant les années et les individus, ce qui peut expliquer la supériorité des valeurs issues des rubans comparées aux valeurs obtenues par le ré-inventaire.

Dans la station I, l'écart est très important. Cette différence peut être expliquée par la grande variabilité des accroissements observés chez les arbres appartenant à la classe de diamètre 20-30 cm dans la station I (cf. Figure 40) et les très faibles valeurs moyennes de la croissance annuelle (Figure 41). Les individus équipés de rubans, choisis de par leur bon état sanitaire et leur vigueur apparente, font donc partie des quelques arbres ayant un accroissement significatif au sein de cette classe de diamètre. Cadamuro (1999) signale le même phénomène pour *P. officinalis* en Guyane, tout comme Puig et Prevost (1986) pour la forêt de terre ferme, dans des peuplements de hauteur comparable. Ces derniers auteurs estiment d'une part qu'une partie des arbres appartenant à cette classe de diamètre a atteint sa taille maximale et ne se développe plus guère, entrant dans le processus de sénescence (« arbres du passé » *sensu* Oldeman, 1974), faisant diminuer ainsi l'accroissement moyen pour l'ensemble de la classe. D'autre part, cette classe occupe dans l'espace un biovolume important. Elle correspond à une strate d'accumulation de l'énergie où la concurrence est élevée et où, de ce fait, la croissance des individus encore vigoureux (ensemble du présent *sensu* Oldeman, 1974) est ralentie. Elle pourra reprendre lorsqu'une ouverture de la canopée donnera à ces individus davantage d'espace disponible pour se développer. Cette classe de diamètre à faible accroissement intercalée entre des classes à croissance plus rapide ne se rencontre cependant que dans la station I. Le phénomène décrit précédemment n'a peut être pas été détecté dans les autres stations, aux peuplements moins hauts, en raison du caractère arbitraire de la segmentation en classes de diamètre.

2.4.3.2 RYTHMICITÉ DE L'ACCROISSEMENT CAMBIAL

À l'instar de la mesure bisannuelle de l'accroissement cambial, l'accroissement saisonnier présente une variabilité individuelle non négligeable (O'Brien et al., 2008). Cependant, le suivi mensuel de l'accroissement cambial moyen de *P. officinalis* a permis de mettre en évidence un rythme général de croissance en diamètre commun aux quatre stations suivies. L'accroissement connaît un pic de juillet à novembre et un minima situé entre les mois de mars et mai dans toutes les stations. Les données bibliographiques concernant l'aspect temporel de l'accroissement du diamètre de *P. officinalis* sont restreintes et contradictoires. Au Costa Rica, Hazlett (1987) indique que *P. officinalis* répartit sa croissance en diamètre à différents moments de la saison des pluies alors qu'en Guyane française, Cadamuro (1999) signale un accroissement régulier quelle que soit la saison.

Des rythmes de croissance cambiale liés à une saisonnalité du climat plus ou moins marquée, ont été observés sur de nombreuses espèces en forêt tropicale humide (Madelaine-Antin, 2009). A La Selva (Costa Rica), dans un environnement à la saisonnalité peu marquée, Hazlett (1987) a montré l'existence d'un rythme annuel de croissance cambiale des arbres. Breitsprecher et Bethel (1990) ont observé sur le même site une périodicité annuelle ou semi-annuelle avec synchronisation des individus marquée par une interruption de la croissance pendant la période la plus sèche et un pic pendant la saison des pluies pour la plupart des huit espèces étudiées sur sol drainé et pour une seule des trois espèces étudiées sur sol marécageux. Toujours sur le même site, Fichtler et al. (2003) ont mis en évidence la formation annuelle de cernes de croissance et O'Brien et al. (2008) ont montré que sur dix espèces étudiées, quatre ont présenté une périodicité annuelle de l'accroissement cambial dont deux espèces décidues et deux espèces sempervirentes. Au Venezuela, Worbes (1999) met en évidence la formation de cernes annuels chez de nombreuses espèces et une périodicité annuelle de l'accroissement cambial calée sur le climat avec un arrêt de la croissance pendant la saison sèche. Au Mexique, Bullock (1997) indique que la croissance du diamètre des arbres est corrélée aux précipitations d'une période de moins de deux mois située au milieu de la saison humide. A Attappadi (Pélissier et Pascal, 2000) et à Uppangala (Madelaine-Antin, 2009), en Inde, la croissance du diamètre des arbres adultes présente une variation intra-annuelle significative liée à l'alternance entre la mousson et une saison sèche marquée. En Australie du nord, Prior et al. (2004) mesurent un pic d'accroissement cambial pour deux espèces marécageuses (*Melaleuca viridiflora*, Myrtacées, et *Acacia auriculiformis*, Fabacées) au cours de la saison des pluies.

L'accroissement cambial de *P. officinalis* en Guadeloupe s'inscrit dans la même tendance que les arbres des formations précitées, avec une influence significative du climat. Plus précisément, les précipitations apparaissent comme un facteur déterminant. L'accroissement est ainsi maximal au cœur de la saison humide, et minimal au plus fort de la période sèche.

L'accroissement cambial est, excepté dans la station III, presque deux fois plus important pour la deuxième année de suivi. Ce résultat souligne l'importante variabilité interannuelle de la croissance cambiale des arbres. Cette variabilité peut être interprétée comme le reflet des importantes variations interannuelles du climat antillais. L'étude des trois pics de croissance couverts par la période d'étude, illustre assez bien l'impact des variations climatiques sur la croissance du diamètre du tronc. La première année, le cyclone Dean est passé à proximité de la Guadeloupe au plus fort du pic d'accroissement. Cette perturbation a certes entraîné de fortes précipitations mais aussi provoqué d'importantes chutes de feuilles, de petites et de grosses branches (cf. § III-1) auxquelles s'ajoute le stress mécanique engendré par les violentes rafales de vent. La conséquence directe a été la diminution brutale de l'accroissement. Le pic de la seconde année, marqué par une croissance cambiale forte, n'a pas connu de perturbations climatiques violentes mais des précipitations importantes. Le troisième pic de croissance cambiale a été perturbé par un déficit de précipitations pendant la majeure partie de la période humide (août, septembre et octobre). Le pic n'a pas été très élevé et s'est arrêté très tôt.

L'accroissement le plus élevé correspond à la période de fort accroissement qui a reçu le plus de précipitations (2008). Au Venezuela, Worbes (1999) indique que plus le niveau annuel des précipitations est élevé, plus la croissance en diamètre des espèces à feuilles persistantes est importante. Cependant, d'autres études ne constatent pas de tendance générale des effets de la pluviosité annuelle sur la croissance, sur sol drainé (Bullock, 1997 ; Madelaine-Antin, 2009) comme sur sol marécageux (Morneau, 2007). Le rythme d'accroissement de *P. officinalis* est très proche de celui observé par Imbert et Menard (1997) pour trois espèces de palétuviers (*Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* et *Rhizophora germinans*) en Martinique. Les variations mensuelles de l'accroissement des palétuviers sont également fortement corrélées à celles des précipitations. Ces auteurs constatent en revanche que des précipitations mensuelles excessives ne favorisent pas nécessairement la croissance des palétuviers. Il en va de même pour *P. officinalis* comme le montre le mois d'octobre 2008 (Figure 46). Un mois très pluvieux apporte beaucoup d'eau mais va de pair avec une forte couverture nuageuse et donc un rayonnement beaucoup plus faible, ce qui ne favorise pas forcément l'accroissement

cambial (Clark et Clark, 1994). Il est très probable qu'il existe des seuils de précipitations mensuelles (mini et maxi) qui jouent un rôle critique vis-à-vis de la croissance de *P. officinalis*.

2.4.3.2.1 ACCROISSEMENT SAISONNIER ET NIVEAU DE NAPPE

La croissance des arbres est généralement freinée par les conditions anoxiques liées à l'inondation (Worbes, 1985 ; Wittmann et Parolin, 1999), ce qui aboutit souvent à un arrêt de la croissance et à la formation de cernes annuels (Worbes, 1985 ; Fichtler et al., 2003). Shonegart et al. (2002) ont mis en évidence une relation forte entre la croissance en diamètre et la périodicité de l'inondation dans une forêt de plaine inondable amazonienne où la croissance des arbres, qui a lieu pendant la phase exondée, dépend d'avantage du pic d'inondation que des variations saisonnières des précipitations. Bien que *P. officinalis* soit bien adapté aux contraintes liées à l'inondation (Alvarez-Lopez, 1990; Bacon, 1990 ; Imbert et al., 2000), l'existence d'une phase d'exondation, même relativement courte, pendant laquelle la nappe s'enfonce seulement de quelques décimètres, semblait propice à l'accroissement cambial. Contrairement à ce qui était attendu, le pic d'accroissement correspond à la période d'inondation maximale tandis que la période de faible accroissement correspond à la phase exondée. Breitsprecher et Bethel (1990) étaient également surpris de constater l'absence de croissance cambiale continue chez *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae) et *Carapa guianensis* (Méliacées) dans les zones marécageuses de la forêt de la Selva (Costa Rica) malgré une disponibilité en eau permanente. Prior et al. (2004) indiquent également un pic d'accroissement cambial pendant la période inondée et un minimum en fin de saison sèche chez deux espèces en Australie du nord.

Dans le paragraphe I-5, nous avons souligné le rôle de la circulation de l'eau dans l'approvisionnement en nutriments des secteurs isolés des apports du bassin versant. Le pic d'accroissement cambial maximal accompagne la phase de remise en eau, mais la croissance chute avant la baisse du niveau de la nappe. Les variations de l'approvisionnement en nutriments et de l'oxygénation de l'eau sont au cœur d'une hypothèse qui permet d'expliquer en partie ce phénomène. Lorsque la nappe s'abaisse sous le niveau du sol, l'hypoxie diminue considérablement ce qui permet aux microorganismes et aux bactéries aérobies de dégrader la litière et donc d'enrichir le sol en nutriments minéraux et azotés. Lors de la remise en eau, les nutriments sont mis en circulation ce qui favorise une augmentation de la vitesse de croissance. En l'absence de phénomène climatique exceptionnel (cyclone, déficit pluviométrique...) la vitesse de croissance va diminuer progressivement et suivre la cinétique

de la consommation du pool de nutriments. Parallèlement, la baisse de l'approvisionnement limite la circulation de l'eau et donc des nutriments vers les zones isolées (station III). De plus, la baisse de la fréquence et de l'intensité des précipitations diminue également l'agitation de l'eau de surface ce qui affaiblit son oxygénation. L'augmentation de l'hypoxie handicape la respiration racinaire ce qui, *a priori*, entrave la croissance.

Les variations stationnelles de l'accroissement cambial observées au cours des périodes « inter-pic » et en particulier la grande régularité du rythme d'accroissement des arbres de la station III, viennent renforcer cette hypothèse. Le peuplement de la station III se développe sur une tourbe pure, surélevée par rapport à la nappe, et située dans la partie aval du massif (cf. § I-5). Son approvisionnement en nutriments dépend essentiellement de la circulation de l'eau qui accompagne la remise en eau. L'absence de pics intermédiaires montre l'importante dépendance des arbres de cette station vis-à-vis des apports extérieurs.

Les précipitations semblent donc jouer un rôle important dans la croissance cambiale de *P. officinalis* malgré la présence d'eau accessible dans le sol toute l'année. La croissance et la phénologie des arbres sont non seulement contrôlées par des facteurs environnementaux (exogènes) mais aussi par des facteurs internes propres aux individus (endogènes). L'étude conjointe de la phénologie et de la croissance cambiale des troncs va nous permettre d'aborder cet aspect chez *P. officinalis*.

3 CROISSANCE CAMBIALE, PRODUCTION DE LITIÈRE ET PHÉNOLOGIE DE *P. OFFICINALIS*

Dans les paragraphes III-1 et III-2 la production de litière et la croissance du diamètre de *P. officinalis* ont été abordées séparément ; ces deux composantes sont réunies ici afin d'apporter un regard transversal sur les divers aspects de la croissance de l'espèce. Une approche multidimensionnelle des variations spatiales de la croissance basée sur les parcelles et non plus sur les stations a été réalisée. Cette approche avait pour but de vérifier si le regroupement des parcelles en stations n'avait pas masqué ou nuancé l'effet de certaines variables édaphiques. La deuxième partie de ce paragraphe revient sur la saisonnalité des traits phénologiques de la croissance du houppier (végétative et reproductive) et de la croissance cambiale. Leur relation au sein de l'individu puis l'origine de leur déterminisme sont discutées.

3.1 APPROCHE MULTIDIMENSIONNELLE DES VARIATIONS SPATIALES DE LA CROISSANCE

3.1.1 MÉTHODE ET RÉSULTATS

Le dispositif expérimental général a été conçu par la combinaison de trois variables déterminantes dans la structuration des peuplements : inondation, salinité et nature du sol. Comme nous l'avons observé au cours de ce travail, les conditions édaphiques présentent malgré tout une certaine variabilité intra-stationnelle caractéristique de la complexité du milieu naturel. Pour tenter de s'en affranchir et pour compléter les résultats obtenus à l'échelle des stations, l'influence des variables édaphiques sur la production de litière, l'accroissement cambial et la dynamique des populations d'arbres a été abordée à l'échelle des parcelles indépendamment de leur appartenance à une station. Une analyse canonique de redondance (RDA) a alors été réalisée pour confronter les variables dépendantes (végétation) aux variables explicatives (édaphiques) et raisonner en termes de gradients. La méthodologie relative à cette analyse multidimensionnelle, réalisée avec le programme CANOCO et le logiciel R, a été décrite dans le paragraphe I-5.

Quatorze variables dépendantes (6 concernent la production de litière, 4 l'accroissement cambial et 4 la dynamique) et douze variables explicatives (les principales variables

édaphiques mesurées au cours de ce travail) ont été introduites dans l'analyse. Chacune d'entre elles a été soumise à un test par permutation, et seules celles qui avaient un effet significatif sur l'analyse ($P < 0,05$) ont été conservées. Un certain nombre de variables édaphiques ont présenté une forte colinéarité, en particulier les concentrations cationiques, ce qui fausse l'analyse (Ter Braak et Smilauer, 2002). Afin d'y remédier, la variable ayant l'effet le plus significatif parmi les colinéaires a été conservée. Finalement, seulement trois variables explicatives ont été retenues : le niveau d'inondation, la Capacité d'Échange Cationique et le rapport Ca/Mg qui permettent d'expliquer respectivement 18 %, 11 % et 11 % de la variance des variables dépendantes (végétation). Le premier axe est corrélé positivement avec les trois variables édaphiques et le second est corrélé positivement avec l'inondation et négativement avec le rapport Ca/Mg. Le premier axe explique 27,1 % de la variance des variables dépendantes et présente une corrélation de 0,91 entre les variables explicatives (édaphiques) et les variables dépendantes (végétation). Sur les 39 % de variance expliquée par l'analyse, le premier axe en explique 69 %, le second 23 % et le troisième 8 %. Le test sur le premier axe et le test global sont significatifs ($P < 0,001$), selon le test par permutation de Monte Carlo. La Figure 48 est la représentation graphique de l'analyse, alors que le détail des principaux résultats ainsi que la projection des parcelles sont disponibles en annexe 8.

Le gradient d'inondation sépare nettement la production de litière de *P. officinalis* de celle des autres espèces. Plus le niveau d'inondation est élevé et plus la production de litière de *P. officinalis* (feuilles et pièces reproductrices) est importante, alors que l'inverse est observable pour la litière (feuilles et pièces reproductrices) des autres espèces. La production de litière de *P. officinalis* est également maximale pour les valeurs élevées de la CEC et du rapport Ca/Mg. L'influence des variables édaphiques sur la production relative de litière de *P. officinalis* est assez proche de celle exercée sur la production nette. La production de litière de *Psittacanthus martinicensis* et la production de petit bois semblent favorisées par un rapport Ca/Mg élevé. Dans l'ensemble, plus les trois variables édaphiques sont élevées et plus la production de litière semble importante à l'exception de la litière des autres espèces qui est plutôt influencé par un faible niveau d'inondation.

Le recrutement de *P. officinalis* augmente avec le niveau d'inondation. La mortalité est influencée principalement par un rapport Ca/Mg élevé et dans une moindre mesure par le niveau d'inondation. Les accroissements en surface terrière (%) de *P. officinalis* et des autres espèces ne semblent pas être influencés significativement par les trois variables introduites.

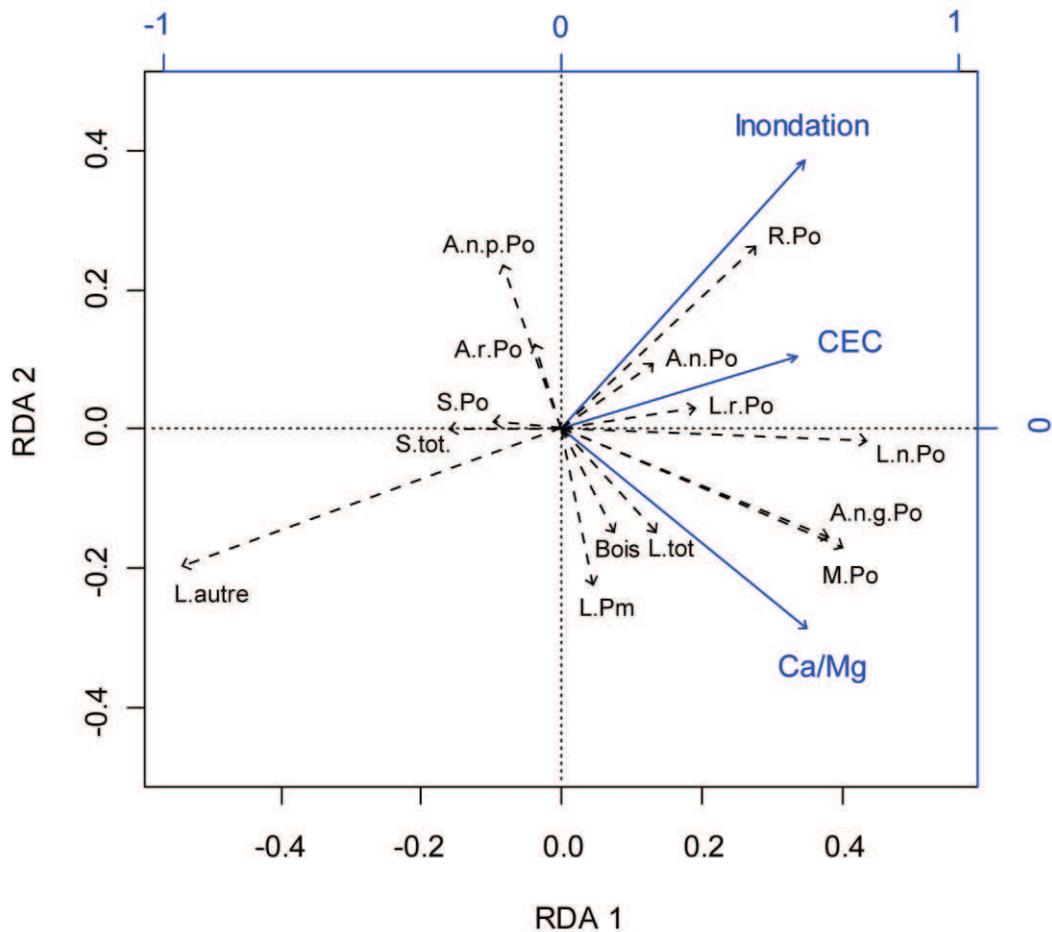


Figure 48. Représentation graphique de la RDA. Les variables dépendantes (flèche en pointillés) sont représentées proportionnellement à leur valeur propre. Les flèches bleues (trait continu) représentent les variables explicatives. **L.** : production de litière sans le petit bois (**n.** : nette, **r.** : relative à la surface terrière), **A.** : accroissement cambial (**n.** : net, **r.** : relatif au diamètre), **Bois** : production de petit bois, **M.** : mortalité, **R.** : recrutement, **S.** : accroissement de la surface terrière ; **Po** : *P. officinalis* (**g** : gros et **p** : petit), **tot** : toutes espèces confondues, **autre** : toutes espèces sans *P. officinalis*, **Pm** : *Psittacanthus martinicensis*.

Les accroissements cambiaux nets et relatifs de *P. officinalis* sont faiblement discriminés par l'analyse. Une tendance est néanmoins observable. L'accroissement net de *P. officinalis* semble plutôt favorisé par des valeurs élevées des trois variables édaphiques. L'accroissement relatif se différencie en se positionnant plus bas sur le gradient du rapport Ca/Mg. Les accroissements nets des gros et des petits individus sont plus importants pour un niveau d'inondation élevé, mais ils se différencient selon le gradient du rapport Ca/Mg : l'accroissement net des gros diamètres est favorisé par un rapport Ca/Mg élevé alors que l'inverse est observable pour les petits diamètres.

3.1.2 DISCUSSION

Les variables explicatives significatives retenues par l'analyse correspondent aux descripteurs édaphiques utilisés pour la mise en place du dispositif expérimental. Le type de sol étant représenté par la capacité d'échange (CEC faible pour les tourbes et forte pour les argiles, cf. Chapitre II) et la salinité par le rapport Ca/Mg qui reflète l'importance de l'influence marine (Medina et al., 2007).

De manière générale, malgré la faible discrimination des variables de la végétation par les variables édaphiques mesurées, la production de biomasse (litière et accroissement cambial) apparaît supérieure pour des valeurs élevées du niveau d'inondation, du rapport Ca/Mg, et, dans une moindre mesure, de la CEC. Ce résultat est cohérent avec ce qui a été décrit précédemment à l'échelle des stations.

Une importante concentration de Mg dans le sol côtier reflète l'influence de l'eau de mer (Medina et al., 2007). Ainsi, dans un bassin versant non déficient en calcium, plus le rapport Ca/Mg est bas, plus l'influence marine est importante. L'influence marine apparaît donc peu favorable à la production de *P. officinalis*. L'accroissement net des petits et des gros individus se positionnent de manière opposée le long du gradient du rapport Ca/Mg. L'origine de ce phénomène semble plutôt dépendre de l'éclairement. Les petits individus des parcelles plus influencées par l'eau de mer sont aussi ceux qui reçoivent le plus de lumière alors qu'ils sont à l'ombre des très grands individus dans les zones sous influence plus terrigène (cf. III-2).

L'accroissement des gros individus, la mortalité et surtout le recrutement sont plus importants lorsque le niveau d'inondation est élevé. Comme l'a observé Morneau (2007) dans les bas fonds marécageux guyanais, le milieu inondé induit une dynamique des peuplements plus prononcée que le milieu exondé. Ce résultat vient également confirmer ce qui a été décrit précédemment à l'échelle des stations.

L'analyse de redondance, réalisée à l'échelle des parcelles, n'a donc pas apporté d'informations réellement nouvelles. Elle a permis de confirmer certains résultats obtenus précédemment et de renforcer la pertinence de l'approche stationnelle sur laquelle repose ce travail. La faible dispersion des variables dépendantes a cependant mis en évidence l'absence parmi les variables édaphiques mesurées de facteur hautement discriminant.

3.2 RELATIONS INTRA-INDIVIDU ET DÉTERMINISME DES TRAITS PHÉNOLOGIQUES

3.2.1 RELATION ENTRE LA CROISSANCE CAMBIALE ET LA CROISSANCE VÉGÉTATIVE ET REPRODUCTIVE DU HOUPPIER AU SEIN DE L'INDIVIDU

Le caractère rythmique de la production de feuilles et d'organes reproducteurs et/ou de l'accroissement cambial des arbres tropicaux a fait l'objet de nombreuses études, dont un certain nombre ont été citées dans les paragraphes III-1 et III-2. Mais les relations entre les rythmes de la croissance des troncs et celle du houppier ont été peu étudiées (Monks et Kelly, 2006 ; O'Brien et al., 2008). Et pourtant, ces différents phénomènes sont liés par le patron d'allocation de l'énergie assimilée au niveau de l'individu. La « compétition » trophique qui a lieu au sein d'un individu régule l'expression de sa croissance en répartissant les assimilats dans les organes qui participent aux grandes fonctions biologiques : croissance végétative, reproduction, et productions annexes (Madelaine-Antin, 2009).

La mise en parallèle de l'étude de la saisonnalité de la production de litière (§ III-1) et de l'accroissement cambial (cf. § III-2) a permis d'appréhender simultanément l'évolution temporelle de la croissance des organes végétatifs épicéés pérennes (troncs) et décidus (feuilles), et des organes reproducteurs (fleurs et fruits). La Figure 49 montre l'existence d'une relation entre l'accroissement du diamètre et la phénologie foliaire particulièrement visible dans la station III, et plus ou moins nuancée dans les autres stations. L'allure générale des courbes de production (chute) de feuilles, d'une part, et de croissance cambiale d'autre part, montre une nette opposition de phases entre ces deux phénomènes complémentaires. Le pic de production de feuilles correspond à une période de faible accroissement cambial alors que le pic d'accroissement correspond à la période de faible production de feuilles. Par ailleurs, le pic de production de feuilles est rapidement suivi par un flush de nouvelles feuilles (cf. § III-1).

Une diminution significative de la croissance en diamètre lors des périodes de renouvellement foliaire a également été mentionnée par Lieberman (1982) en forêt sèche ghanéenne, par Hazlet (1987) en forêt tropicale humide au Costa Rica, et par Loubry (1994) en Guyane. Cependant, O'Brien et al. (2008) n'ont pas mis en évidence de relation significative entre la phénologie foliaire et la croissance en diamètre pour six espèces sempervirentes de la forêt de la Selva, au Costa Rica. Malgré la présence de synchronisme dans le renouvellement des feuilles chez l'une des espèces sempervirentes étudiée par ces auteurs (*Simarouba amara*, Simarubacées), seules les quatre espèces décidues ont présenté une relation entre la croissance en diamètre et la phénologie foliaire.

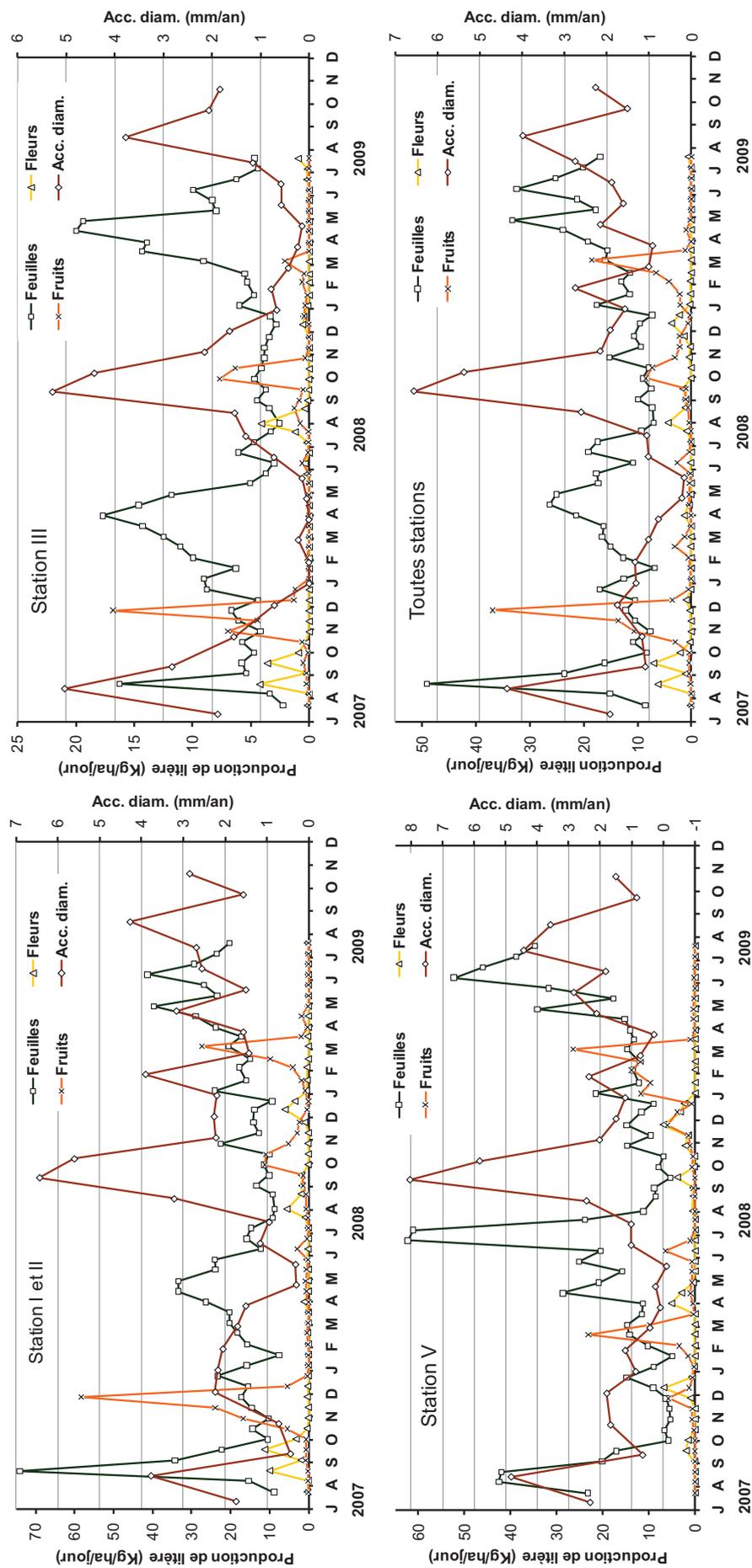


Figure 49. Suivi saisonnier de la production de lière (feuilles, fleurs et fruits) sur une période de 25 mois et de l'accroissement du diamètre de *P. officinalis* sur une période de 29 mois, dans les stations I et II, III, V et pour les quatre stations réunies.

Entre la fin de la période sèche et le début de la saison humide, lorsque le rayonnement solaire est maximal, *P. officinalis* perd une partie de ses feuilles puis les renouvelle rapidement. Le coût énergétique de la perte et de la production de nouvelles feuilles entraîne alors un ralentissement de la croissance cambiale. Les jeunes feuilles ont un coefficient d'assimilation supérieur à celui des plus âgées (Wilson et al., 2000 ; Kitajima et al., 2002). Les arbres disposent donc de nouvelles feuilles à haute capacité photosynthétique pendant la période de forte radiation. Or, comme l'accroissement du diamètre dépend principalement de la photosynthèse récente (Kozlowski, 1962 cité par Hazlet, 1987), une augmentation de la vitesse d'accroissement du diamètre intervient rapidement.

L'activité cambiale est sous contrôle apical. Le cambium des espèces à croissance cambiale intermittente est généralement au repos quand les feuilles sont sénescentes ou, chez les espèces décidues, quand l'arbre est défeuillé. L'activité cambiale est réinitialisée par un stimulus hormonal provenant du développement des bourgeons ou des jeunes feuilles (Breitsprecher et Bethel, 1990). Dans ces conditions, il est possible de s'interroger sur les facteurs qui interviennent dans le contrôle du pic d'accroissement cambial observé. Nous avons mis en évidence une corrélation significative entre les précipitations et l'accroissement cambial ; mais cet accroissement ne serait-il pas plutôt une conséquence du renouvellement des feuilles ? Dans ce cas, la rythmicité de l'accroissement cambial serait régulée par la phénologie foliaire et donc, s'il existe un ou plusieurs facteurs environnementaux qui contrôlent la rythmicité, ils seraient plutôt à rechercher du côté du comportement foliaire. O'Brien et al. (2008) prennent le problème dans l'autre sens et considèrent que la recherche de corrélation entre la croissance cambiale du tronc et des phénomènes climatiques est biaisée par la réponse cambiale à la phénologie foliaire. La croissance cambiale est donc fortement dépendante de la phénologie foliaire qui joue probablement un rôle plus important que les conditions climatiques immédiates dans le déterminisme des pics de croissance cambiale.

Un autre point intéressant concerne la présence ou l'absence de relation entre la phénologie reproductive et la croissance cambiale du tronc. Chez *P. officinalis*, des périodes de floraison et de fructification sont observables au cours et en dehors des pics d'accroissement du diamètre (Figure 49) ce qui indique que la croissance cambiale est très probablement indépendante de la production des pièces reproductrices. La quantité d'énergie destinée à la formation des organes reproducteurs ne serait donc pas suffisante pour ralentir l'accroissement cambial. O'Brien et al. (2008) ont fait le même constat pour les dix espèces d'arbres, décidus comme sempervirents, qu'ils ont suivi à la Selva. Ces auteurs indiquent

également que la production de fleurs accompagne le flush de nouvelles feuilles chez certaines espèces décidues et expliquent que la quantité de ressources attribuée à la production d'organes non photosynthétiques est très probablement compensée par la forte capacité photosynthétique des jeunes feuilles. Hazlet (1987) a observé dans la même forêt et sur une même espèce, *Pentaclethra macroloba* (Fabacées), une activité cambiale maximum quand il n'y avait ni fleurs ni fruits. Sur un pas de temps plus long, Monks et Kelly (2006) ont observé en Nouvelle Zélande des ralentissements de la croissance sur les cernes de *Nothofagus truncata* (Fagacées) les années de forte production de fruits. Si le suivi saisonnier montre effectivement la possible simultanéité entre la production de fruits et la croissance cambiale, à l'échelle annuelle, nous trouvons des résultats semblables à ceux de Monks et Kelly (2006). Dans presque toutes les stations, la production de fruits a été plus importante la première année de suivi par rapport à la deuxième alors que l'accroissement cambial des troncs a été deux fois plus important la deuxième année (cf. § III-1 et III-2). Les deux phénomènes peuvent donc avoir lieu simultanément mais plus l'intensité de l'un est élevée, plus la quantité d'énergie qui lui est allouée sera importante et plus l'autre phénomène sera pénalisé.

L'interaction entre la phénologie du houppier et la croissance en diamètre de *P. officinalis* ayant été éclaircie, nous pouvons maintenant discuter du caractère exogène et/ou endogène la rythmicité de ces phénomènes.

3.2.2 DÉTERMINISME EXOGÈNE ET/OU ENDOGÈNE DE LA RYTHMICITÉ

Les événements phénologiques peuvent être contrôlés par des facteurs endogènes et/ou exogènes (Borchert, 1983 ; Ashton et al., 1988 ; O'Brien, 2008) voire initiés par des facteurs endogènes puis secondairement contrôlés par des signaux environnementaux (Borchert, 1992). Ces cycles phénologiques et leurs écarts peuvent être influencés par l'interaction potentielle de variables climatiques telles que le rayonnement solaire, les précipitations, la température, la photopériode (Opler et al., 1976, van Schaik, 1986, van Schaik et al., 1993 ; Chapman et al., 1999 ; Anderson et al., 2005 ; Borchert, 2005) voire par d'autres facteurs externes comme l'inondation (Schongart et al., 2002). Plus le degré de synchronie entre événements phénologiques est élevé pour une population, plus on supposera un déclenchement par des facteurs externes (Borchert, 1983 ; Ashton et al., 1988, Loubry, 1994 ; Schöngart et al., 2002). Au contraire, des réponses individuelles asynchrones correspondent à une variabilité inter-individuelle qui révèle un contrôle endogène, bien que celui-ci puisse être en interaction avec des facteurs environnementaux (Borchert, 1983 ; Loubry, 1994).

Le synchronisme des événements phénologiques observés pour les individus de *P. officinalis* penche plutôt pour un déterminisme exogène. Le comportement de *P. officinalis*, considéré comme une espèce à feuillage persistant (Weaver, 1997), se rapproche d'avantage du comportement décrit par Borchert (1999) pour des espèces « brevideciduous » (perdent leur feuilles et les remplacent immédiatement) situées dans des endroits plutôt humides de la forêt tropicale sèche. Ces arbres qui ne connaissent pas de réelle sécheresse présentent un ralentissement de leur croissance cambiale au cours de la saison sèche, pour atteindre un minimum pendant le changement de feuilles (fin de la période sèche et début de la saison humide), et une accélération ensuite pendant la période humide. Malgré la présence de conditions marécageuses, et donc l'absence de sécheresse sévère, le fonctionnement végétatif de *P. officinalis* est proche de celui présenté par les arbres des forêts tropicales sèches, marqué par une forte saisonnalité. Au Costa Rica, sous un climat moins contrasté, Breitsprecher et Bethel (1990) indiquent que les espèces étudiées qui présentent un comportement périodique renouvellent leurs feuilles (chute et flush) pendant la saison relativement sèche ; ces auteurs considèrent que le stress lié au manque d'humidité est très probablement à l'origine du phénomène. Ils observent également un ralentissement synchronisé de la croissance cambiale de *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae) sur sol drainé et sur sol marécageux (pas de conditions de sécheresse) et considèrent la photopériode, plutôt que les précipitations, comme étant à l'origine de ce phénomène - tout en admettant que la baisse de l'humidité atmosphérique au cours des mois les plus secs était capable d'induire un stress hydrique malgré l'humidité constante du sol.

La plupart des espèces à croissance intermittente synchronisent leurs rythmes phénologiques sur la saisonnalité du climat (Breitsprecher et Bethel, 1990). Le rythme très régulier de l'accroissement cambial et de la production de litière observé dans la station III traduit l'expression générale du comportement saisonnier de la croissance végétative épigée de *P. officinalis*. Ce signal est présent mais davantage perturbé dans les autres stations aux conditions édaphiques différentes. Le caractère contraignant des conditions édaphiques de la station III ne permet pas aux arbres de s'éloigner de ce fonctionnement rythmique apparemment dicté par la saisonnalité du climat. Lorsque les conditions sont plus favorables (stations I et II) ou soumis à d'autres contraintes (station V), ce rythme de base persiste mais peut être modulé par la superposition d'autres phénomènes plus ou moins rythmiques influencés par des paramètres locaux. Des écarts par rapport aux rythmes phénologiques de base d'une communauté d'arbres ou d'une population sont communément observés mais ne

sont pas bien compris (Chapman et al., 2005). Par exemple, l'intrusion d'eau salée qui peut accompagner la baisse de la pression atmosphérique provoque une importante chute de feuilles dans la station V, la plus exposée (cf. § II et Figure 49). Ce phénomène, qui connaît une rythmicité annuelle, vient se superposer localement au rythme de base et perturber quelque peu le signal. Schongart et al. (2002) ont montré avec l'inondation périodique des forêts inondables amazoniennes que l'intervention de facteurs rythmiques locaux sur la phénologie pouvait être supérieure à l'impact des variations climatiques. D'autres événements qui ne présentent pas de rythmicité particulière, comme l'apparition ponctuelle de conditions favorables à la croissance, peuvent tout aussi bien se superposer au rythme de base (Anderson et al., 2005). C'est probablement ce qui explique les différents pics de croissance intermédiaire dans le milieu moins contraignant des stations I et II.

La présence de modulations du rythme saisonnier de la croissance peut également être interprétée comme l'expression de facteurs endogènes individuels. Parfois, des interactions avec des facteurs externes peuvent altérer, voire masquer la nature endogène d'un rythme observé. Par exemple, la sécheresse ou l'apparition des premières pluies peuvent avoir pour conséquence une synchronisation temporaire des croissances individuelles (Loubry, 1994). En suivant cette idée, le cœur de la période sèche et de la période humide entraînerait une synchronisation temporaire du rythme végétatif propre à chaque *P. officinalis*. L'expression des rythmes endogènes de chaque individu étant visible entre les pics communs.

La phénologie reproductive et la croissance cambiale chez *P. officinalis* semblent donc indépendantes l'une de l'autre, au moins du point de vue temporel. Les observations de terrain ont révélé la présence de fleurs au sol en plus ou moins grande quantité tout au long de l'année. La représentation conjointe de la production de fleurs dans chacune des stations (Figure 49) montre également la fréquence des pics de floraison dont les plus importants sont communs à l'ensemble des stations et même à l'ensemble des massifs de forêt marécageuse de la Guadeloupe (cf. § III-1). L'asynchronie individuelle de la phénologie reproductive plaide pour un déterminisme endogène alors que les floraisons synchrones massives observées à l'échelle de la Guadeloupe sont caractéristiques d'un déterminisme exogène tel que des composantes climatiques ou photopériodiques. La complexité de la phénologie reproductive de *P. officinalis* correspond à la description de Borchert (1983) qui parle d'un contrôle endogène en interaction avec des facteurs environnementaux.

La recherche d'une périodicité de la phénologie est souvent effectuée au niveau d'une population et non au niveau individuel. Or, pour la reproduction par exemple, une floraison

annuelle observée au niveau de la population masque souvent des différences entre les individus (Madeleine-Antin, 2009). Loubry (1994) a mis en évidence en Guyane un cycle de deux ans ou plus pour la floraison individuelle de *Platonia insignis* (Clusiacées) alors que *Dicorynia guianensis* (Césalpiniacées) présente une séquence de deux floraisons successives suivies d'au moins trois ans d'attente. Cependant, l'expression de ce rythme étant décalée dans le temps entre les individus, il observe pour ces deux espèces une floraison annuelle au niveau de la population. Il est donc possible que les différents pics intermédiaires de floraisons de *P. officinalis* correspondent à la floraison de plusieurs populations imbriquées qui ne fleurissent pas forcément aux mêmes moments. L'extrapolation aux deux périodes de floraison massive qui correspondraient à deux grandes populations différentes disséminées sur l'ensemble de la Guadeloupe paraît difficile compte tenu de la globalité du phénomène, mais elle mérite d'être vérifiée par des suivis individuels.

Dans la forêt à *P. officinalis* de Golconde, nous n'avons pas pu identifier une variable particulière comme seule responsable du rythme saisonnier de la production de feuilles, de la floraison et de l'accroissement cambial des troncs, comme c'est souvent le cas dans d'autres forêts tropicales (Wright et Cornejo, 1990 ; O'Brien et al., 2008). En revanche nous avons pu observer des effets des précipitations, de l'humidité atmosphérique, du vent, du rayonnement, voire de la combinaison de ces variables. Cadamuro (1999), avec un suivi certes moins précis, n'avait pas décelé de comportement saisonnier dans la croissance cambiale de *P. officinalis* en Guyane. Le climat côtier guyanais est moins contrasté que le climat antillais avec comme principale différence la présence de vents plus faibles et moins réguliers. Les alizés soufflent régulièrement aux Antilles ce qui peut créer de véritables conditions desséchantes (cf. § I-2). D'autre part, l'écart entre le jour le plus long et le jour le plus court est environ de 40 min en Guyane et 2h 04min en Guadeloupe. De plus, la floraison de *P. officinalis* est signalée à des périodes souvent différentes dans l'ensemble de son aire de répartition (cf. § III-1). Le rythme de la phénologie foliaire et reproductive de *P. officinalis* semble donc s'adapter aux différentes caractéristiques du climat et/ou de la photopériode de son aire de distribution. Des variations phénologiques peuvent effectivement se manifester entre des populations d'une même espèce situées dans des régions différentes (Puig, 2001). Zimmerman et al. (2007) indiquent que la période de floraison peut varier pour une même espèce située sous deux climats tropicaux différents (saisonnier et non saisonnier) et en particulier s'adapter aux variations de l'intensité du rayonnement solaire mais qu'il existe aussi des espèces qui conservent la même période floraison, ce qui peut faire de la reproduction un filtre écologique

qui limite la distribution géographique (Kochmer et Handel, 1986). Ainsi, Loubry (1994) cite l'exemple de *Couratari multiflora* qui, en Guyane, fleurit entre le maximum et le minimum pluviométrique alors qu'au Venezuela cette espèce fleurit en pleine saison sèche.

La photopériode, facteur peu variable en forêt tropicale humide, est souvent négligée mais peut avoir des effets importants sur la phénologie reproductive et végétative (Breitsprecher et Bethel, 1990 ; Borchert, 2005). Un autre facteur intéressant est l'élévation du soleil. Anderson et al. (2005) ont observés un large pic de floraison entre le passage zénithal nord et le passage zénithal sud dans une forêt tropicale de Côte d'Ivoire (5°5' N). En Guadeloupe, la chute de feuilles augmente conjointement avec la durée du jour mais aussi avec la phase ascendante de l'élévation du soleil. Elle commence à s'accroître en janvier, et atteint son maximum lors du premier passage zénithal, en mai (Figure 49 et Figure 50), puis elle est immédiatement suivie par un flush de nouvelles feuilles (cf. § III-1). Le passage zénithal du mois de mai correspond également au rayonnement global maximal mesuré au sol (cf. § I-2). La régularité interannuelle du rythme de la phénologie foliaire renforce l'hypothèse de son étroite relation avec l'élévation du soleil et l'intensité du rayonnement.

Si la plupart des floraisons se trouvent en phases avec la diminution de la durée du jour ou en jours courts (cf. § III-1), l'élévation du soleil et les variations de l'intensité du rayonnement global qui l'accompagne pourraient jouer un rôle non négligeable dans le synchronisme des floraisons massives. La plupart des cycles phénologiques suivent une périodicité de 12 mois ou un multiple du cycle de 12 mois. Cependant, des cycles semi-annuels (deux par an) sont possibles dans la zone intertropicale grâce au double passage zénithal du soleil qui influence l'intensité du rayonnement global et les paramètres climatiques (Frankie et al, 1974 ; Anderson et al., 2005 ; Zimmerman et al., 2007). Nous avons vu au paragraphe III-1 que les floraisons synchrones massives interviennent lors des changements du régime des précipitations. Dans cette même idée, les deux pics annuels de floraison synchrone semblent intervenir lors du passage en phase descendante du soleil, à la suite du deuxième passage zénithal (début août), et lors du passage en phase ascendante (décembre - janvier). De manière plus générale les floraisons massives de *P. officinalis* semblent se produire préférentiellement pendant la période de diminution et/ou de faible intensité du rayonnement global (Figure 50). Par ailleurs, même si le rayonnement global reste assez élevé au mois d'août, l'importante humidité atmosphérique et la nébulosité présente pendant la saison humide (juillet à novembre) absorbent une partie non négligeable des radiations photosynthétiquement actives (PAR) (Zimmerman et al., 2007). Par rapport à la moyenne annuelle, les forêts tropicales

saisonniers reçoivent entre 25 et 50 % de PAR en plus pendant les périodes sèches et bien ensoleillées alors qu'elles reçoivent entre 20 et 33 % de PAR en moins pendant les périodes humides et nuageuses (Wright et Van Schaik, 1994). Zimmerman et al. (2007) ont étudié les effets des variations de l'intensité du rayonnement sur la reproduction des arbres en comparant un site qui reçoit des précipitations toute l'année et où l'intensité du rayonnement solaire est principalement dictée par son inclinaison (El Verde, Porto Rico), et un site qui connaît 8 mois de saison humide et 4 mois de saison sèche (Barro Colorado Island, Panama). Ces auteurs ont mis en évidence, dans les deux cas, que la plupart des espèces fleurissent pendant les périodes de fort rayonnement. *P. officinalis* aurait donc un comportement opposé. L'habitat marécageux et le mode principal de dissémination de ses graines par flottaison (Alvarez-Lopez, 1990) ne sont pas incohérents avec ce résultat. Une reproduction pendant les mois les moins exposés aux radiations solaires coïncide également avec la période la plus arrosée et donc la période où le niveau d'inondation et la circulation de l'eau sont susceptibles d'être élevés et ainsi faciliter le transport des graines.

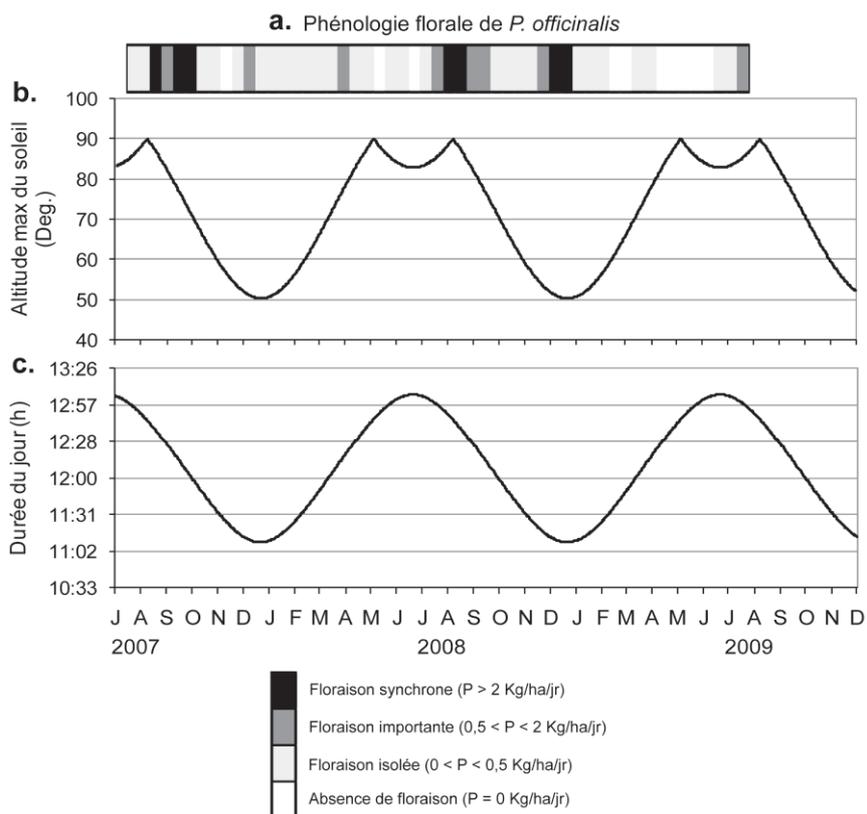


Figure 50. a) Phénologie florale de *P. officinalis* exprimée en Kg/ha/jr de fleurs sèches à partir de la production moyenne (P) récoltée dans les 64 collecteurs de litière sur une période de 25 mois ; b) altitude maximale du soleil et c) durée du jour en Guadeloupe pour la période 2007-2009. (Source : <http://ptaff.ca>)

Une observation plus fine des phénomènes végétatifs et reproductifs à l'échelle de l'individu sur l'ensemble de son aire de répartition semble nécessaire pour mieux comprendre leur fonctionnement et l'origine de leur déterminisme.

4 APPROCHE EXPLORATOIRE DES VARIATIONS SPATIO-TEMPORELLES DE L'ACTIVITÉ FIXATRICE D'AZOTE ISSUE DE LA SYMBIOSE *P. OFFICINALIS* – *BRADYRHIZOBIUM SP.*

4.1 INTRODUCTION

En Amazonie les légumineuses nodulées sont plus abondantes dans les plaines inondables que dans les forêts de terre ferme (Moreira et al., 1992). En Guadeloupe (Saur et al., 2000) et dans le Pantanal brésilien (James et al., 2001) les légumineuses tolérant l'inondation sont très courantes alors qu'elles représentent près de 50 % de la surface terrière des bas fonds inondés en Guyane (Koponen et al., 2003). La fixation symbiotique du N₂ est alors présentée pour les légumineuses comme un avantage compétitif dans les milieux pauvres en azote et inondés (Koponen et al., 2003 ; Fourniers et al., 2006).

La symbiose fixatrice d'azote entre *P. officinalis* et *Bradyrhizobium sp.* a été largement étudiée. Elle a été décrite par Saur et al. (1998) puis étudiée sous l'angle de la diversité génétique (Muller, 2006), de la biogéographie (Muller, 2006) et des adaptations à l'inondation (Fourniers et al., 2006 ; Muller, 2006) et au sel (Dulorme et al., 2010) de l'hôte et de son symbiote. En revanche, le comportement saisonnier de la nodulation, c'est-à-dire l'évolution de la quantité de nodules et de l'efficacité de la symbiose au cours du temps, reste mal connue. Nous avons observé dans les chapitres précédents le comportement saisonnier marqué de la croissance et de la phénologie foliaire de *P. officinalis*. Or, les pics de croissances en diamètre et de renouvellement foliaire nécessitent l'absorption d'importantes quantités de nutriments et en particulier de nutriments azotés pour la synthèse des nouveaux tissus. Nous pouvons alors nous demander si la symbiose suit elle-même un cycle saisonnier, et quel rôle elle peut avoir vis-à-vis de la croissance de *P. officinalis*.

Au-delà des phénomènes saisonniers, des variations spatiales de la croissance de *P. officinalis* en relation avec les conditions édaphiques ont été mises en évidence. Dans quelle mesure la symbiose est-elle affectée par ces conditions édaphiques, et quelles peuvent en être les conséquences sur la croissance de *P. officinalis* ?

Pour tenter d'apporter des premiers éléments de réponse à ces questions, la quantité de nodosités et la proportion d'azote d'origine atmosphérique dans les feuilles ont été suivies mensuellement pendant 12 mois dans des situations édaphiques contrastées. La quantité de nodosités a été évaluée visuellement à l'aide d'un indice semi-quantitatif. Le suivi de la

fixation a été réalisé grâce à la méthode du $\delta^{15}\text{N}$ foliaire couplée à des mesures de N total foliaire. Ces mesures permettent de détecter les plantes fixatrices et également de calculer la proportion d'azote issue du N_2 atmosphérique (« % nitrogen derived from atmosphere », % Ndfa) dans les feuilles (Shearer et Kohl, 1986). Cette méthode est basée sur l'utilisation des mesures isotopiques ^{15}N comme moyen de détecter l'origine de l'azote utilisé (Robinson, 2001). En effet, d'après Shearer et Kohl (1986), des compositions isotopiques foliaires proches de celle mesurée dans l'air couplées à de fortes teneurs en azote foliaire constituent un bon diagnostic de diazotrophie. Néanmoins l'utilisation de cette méthode nécessite certaines conditions : une différence significative de $\delta^{15}\text{N}$ entre plantes fixatrices et non fixatrices (environ 2‰), et l'identification de plantes de références non fixatrices pertinentes. Certaines plantes utilisent principalement l'ammonium, d'autres plutôt le nitrate, et on suppose que chez les espèces fixatrices d'azote, la source d'azote du sol utilisée en complément de la fixation serait l'ammonium plutôt que le nitrate. En effet, de nombreux travaux ont mis en évidence (1) un effet inhibiteur du nitrate sur la nitrogénase (2) que l'évolution aurait plutôt favorisé l'assimilation du NH_4^+ par les légumineuses du fait du surcoût énergétique lié à la réduction du NO_3^- en NH_4^+ dans la plante, compte tenu du coût énergétique déjà important de la fixation (4g de glucose pour 1 mol de N fixée) (Vitousek et al., 2002 ; Lucinski et al., 2002 ; Liu et al., 2010). Or, compte tenu des phénomènes de fractionnement isotopique se déroulant lors de la transformation du NO_3^- en NH_4^+ dans les sols (nitrification), la composition isotopique ($\delta^{15}\text{N}$) du NH_4^+ est souvent plus forte que celle du NO_3^- , cette dernière se rapprochant souvent de celle des espèces fixatrices. Il est donc important de pouvoir identifier des plantes de référence pertinentes si l'on veut détecter les espèces fixatrices et estimer leur taux de fixation. Dans ce contexte, Roggy et al. (1999) ont montré qu'il était possible de discriminer les plantes non fixatrices utilisatrices de NH_4^+ de celles utilisatrices de NO_3^- par couplage $\delta^{15}\text{N}$ / teneur en N foliaire : un bas $\delta^{15}\text{N}$ couplé à une faible teneur en N total sont le signe d'une nitrophilie marquée, tandis qu'un fort $\delta^{15}\text{N}$ couplé à une forte teneur en N total serait le signe d'une assimilation préférentielle de NH_4^+ . Les plantes fixatrices ont quand à elles, conformément aux travaux de Shearer et Kohl (1986), des feuilles riches en N et un $\delta^{15}\text{N}$ faible.

4.2 MATÉRIEL ET MÉTHODE

4.2.1 STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE ET MESURES DU $\Delta^{15}\text{N}$

4.2.1.1 SUIVI DE L'ÉVOLUTION DU NOMBRE DE NODOSITÉS

Le suivi a été réalisé mensuellement de décembre 2008 à novembre 2009 sur les 36 *P. officinalis* équipés de rubans dendromètres et répartis équitablement (9 par station) dans les stations I, II, III et V (cf. § III-2). La majeure partie des nodosités développées par *P. officinalis* se situe dans les premiers centimètres du sol et en surface (Saur et al., 1998). Elles ont donc été recherchées visuellement en surface du sol (en écartant la litière au besoin), dans un rayon de 2,5 m autour du tronc de chaque arbre-échantillon. Lorsque la nappe recouvrait le sol, une recherche au touché a été réalisée sur les racines situées sous le niveau d'eau. L'utilisation d'un indice semi-quantitatif a permis la classification des arbres dans les trois catégories suivantes : absence de nodosité, entre 1 et 50 nodosités ou plus de 50 nodosités. L'ensemble de la manipulation a été réalisée par un même opérateur pour réduire la variabilité de ces comptages.

4.2.1.2 SUIVI SAISONNIER DE LA FIXATION

Les trois stations les plus contrastées ont été sélectionnées pour le suivi saisonnier de l'évolution du $\delta^{15}\text{N}$ foliaire, donc de la signature isotopique de la source d'azote, et de la proportion d'azote issu du N_2 atmosphérique. Ainsi, les échantillons ont été prélevés dans la parcelle 1 de la station II (inondée, peuplement hauts), la parcelle 1 de la station III (exondée, peuplement bas) et la parcelle 1 de la station V (salée, peuplements bas).

L'utilisation de la méthode $\delta^{15}\text{N}$ pour la détection d'espèces fixatrices d'azote impose la présence d'espèces non fixatrices de référence. Le $\delta^{15}\text{N}$ mesuré au niveau foliaire chez ces espèces de référence reflète celui de la source de N du sol qu'elles utilisent (Guehl et al, 1998). En raison du caractère monospécifique de la plupart des faciès de la forêt marécageuse à *P. officinalis*, le choix de la référence s'est avéré limité. Ainsi, dans la station V seul un individu non fixateur, de l'espèce *Pisonia fragrans* (Nyctaginacées), a été identifié et échantillonné comme référence potentielle. Dans les stations II et III c'est l'espèce *Tabernaemontana citrifolia* (Apocynacées) qui a été utilisée. Enfin, deux autres espèces *Myrcia splendens* (Myrtacées) et *Symphonia globulifera* (Clusiacees) ont également été choisies dans la station III plus diversifiée. Dans chaque station trois *P. officinalis* et trois individus par espèce non fixatrice (un seul dans la station V) ont ainsi été échantillonnés chaque mois de décembre 2008 à novembre 2009, parallèlement à l'estimation du nombre de

nodosités. Pour faciliter l'échantillonnage des feuilles, les individus sélectionnés étaient soit de petite taille, soit possédaient des réitérations basses accessibles au moyen d'une échelle.

À chaque récolte, trois à cinq feuilles par individu ont été collectées. Comme le $\delta^{15}\text{N}$ dépend de l'âge de la feuille (Domenach et al., 1989) seules des jeunes feuilles matures bien développées et sans épiphytes (mousses, lichens) ont été récoltées. Les échantillons de feuilles ont ensuite été séchés à l'étuve à 60 °C pendant 48 h avant d'être finement broyés (broyeur à bille) et stockés à l'abri de l'humidité dans des tubes Eppendorf. Après la dernière récolte, les 242 échantillons ont été analysés par le Service Central d'Analyses du CNRS à Lyon. Le laboratoire a effectué la mesure des ratios isotopiques de l'azote ($^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$) et des teneurs en azote total selon la méthode décrite par Casabianca (1995) qui utilise un analyseur élémentaire couplé avec un spectromètre de masse. L'écart entre le ratio isotopique $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ de l'échantillon avec celui de l'atmosphère ($\delta^{15}\text{N}$, composition isotopique) a été calculé selon la formule :

$$\delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = 1000 * (\text{atom}\% ^{15}\text{N}_{\text{échantillon}} - \text{atom}\% ^{15}\text{N}_{\text{standard}}) / \text{atom}\% ^{15}\text{N}_{\text{standard}}$$

où le standard correspond au % atomique de ^{15}N dans le N_2 atmosphérique avec $\text{atom}\% ^{15}\text{N}_{\text{standard}} = 0,3663$ (Mariotti, 1983).

L'estimation de la contribution de la fixation du N_2 à la teneur totale en azote des feuilles de légumineuses (% Ndfa) a été calculée selon la formule suivante (Amarger et al., 1977, Bardin et al., 1977, Shearer et Kohl, 1986) :

$$\% \text{Ndfa} = (\delta^{15}\text{N}_0 - \delta^{15}\text{N}_t / \delta^{15}\text{N}_0 - \delta^{15}\text{N}_a)$$

où $\delta^{15}\text{N}_0$ est la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles de l'espèce référence non fixatrice de N_2 , $\delta^{15}\text{N}_t$ est la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles de l'espèce fixatrice de N_2 et $\delta^{15}\text{N}_a$ est la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ de l'espèce fixatrice lorsque sa seule source d'azote est le N_2 atmosphérique (culture sur un milieu hydroponique sans azote).

Pour notre étude le $\delta^{15}\text{N}_a$ de *P. officinalis* n'a pas pu être mesuré mais doit être compris entre 0 et -2 ‰ selon les travaux de Shearer et Kohl (1986) et Yoneyama et al. (1987). Le % Ndfa à donc été calculé en utilisant ces deux valeurs extrêmes de $\delta^{15}\text{N}_a$.

4.2.2 ANALYSES STATISTIQUES

Le test non paramétrique *U* de Mann et Whitney a été utilisé pour comparer les teneurs en N total et les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de *P. officinalis* avec les valeurs des espèces non fixatrices ainsi que pour comparer les % Ndfa entre stations ($P < 0,05$). Le test non paramétrique de Kruskal-

Wallis suivi du test de comparaison par paire (procédure de Dunn) ont été réalisés pour comparer entre elles les valeurs de N total et de $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles de *P. officinalis* des trois stations ($P < 0,05$).

4.3 RÉSULTATS ET DISCUSSION

4.3.1 VARIABILITÉ SPATIALE ET INTERSPÉCIFIQUE DU $\Delta^{15}\text{N}$

La relation entre l'abondance naturelle du ^{15}N et la teneur totale en azote des feuilles apporte de nombreuses informations sur les sources d'azote utilisées par les différentes espèces (Figure 51).

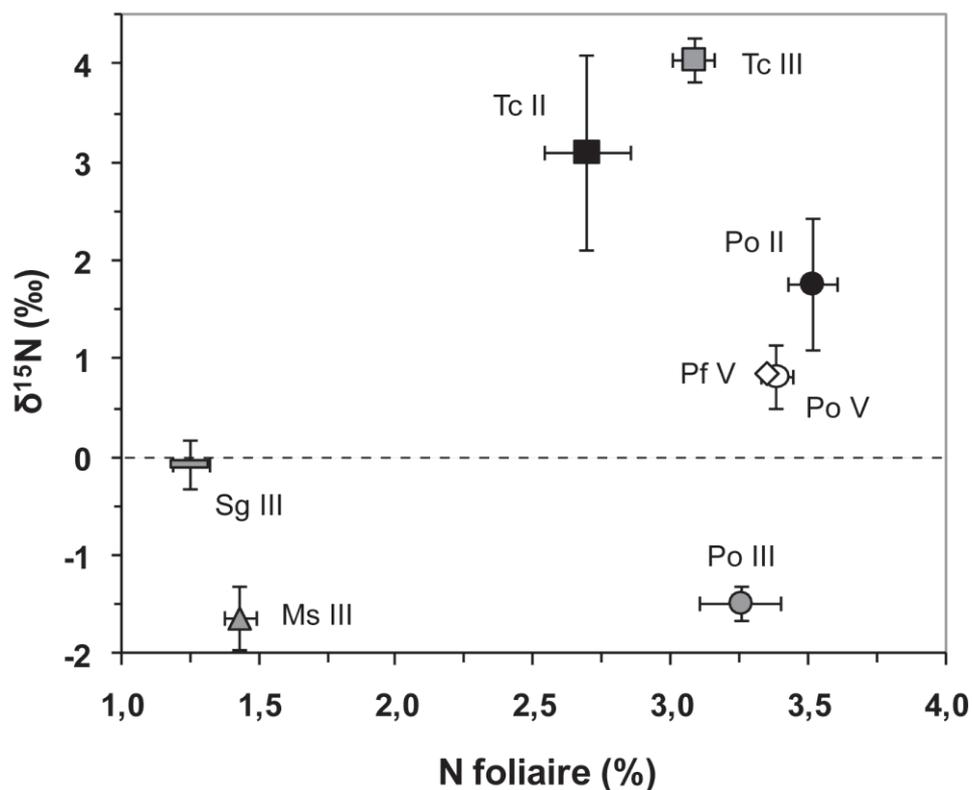


Figure 51. Relation entre les moyennes annuelles de l'abondance naturelle foliaire ($\delta^{15}\text{N}$) et de la teneur totale en N foliaire de *P. officinalis*, et les moyennes annuelles des espèces de référence non fixatrices dans les stations II, III et V. Les barres d'erreurs indiquent 1 SE. Po : *Pterocarpus officinalis*, Pf : *Pisonia fragrans*, Tc : *Tabernaemontana citrifolia*, Ms : *Myrcia splendens* et Sg : *Symphonia globulifera*.

Dans la station V, *P. officinalis* et *Pisonia fragrans* ont des teneurs en azote et un $\delta^{15}\text{N}$ très proches, ces valeurs ne présentant pas de différences significatives (respectivement $P = 0,968$ et $P = 0,674$). Or l'individu échantillonné est situé au pied d'un *P. officinalis*. Deux

hypothèses sont possibles : *P. officinalis* ne fixe pas et utilise la même source de N du sol que *Pisonia fragrans*, ou bien il existe un transfert de N entre les deux espèces comme l'ont démontré Roggy et al. (2004) (jusqu'à 25% d'azote transféré dans l'association *Prunus / Eleagnus*), transfert qui conduit à une diminution de la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ chez la plante non fixatrice. *Pisonia fragrans*, du moins cet individu, ne peut donc pas être considéré comme une référence non fixatrice. L'absence d'espèce référence non fixatrice empêche le calcul du % Ndfa de *P. officinalis* dans la station V.

Dans la station II, *Tabernaemontana citrifolia* présente une forte teneur en N foliaire et un $\delta^{15}\text{N}$ élevé, ce qui suppose une utilisation préférentielle du NH_4^+ comme source d'azote du sol. Ses valeurs de %N et de $\delta^{15}\text{N}$ sont significativement différentes de celles de *P. officinalis* (respectivement $P < 0,0001$ et $P = 0,002$). *Tabernaemontana citrifolia* peut donc être considérée comme une espèce de référence non fixatrice pertinente. La différence significative observée entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des deux espèces se situe dans la fourchette acceptable pour des estimations de fixation (environ 2‰).

Le % Ndfa des individus de la station II a donc été calculé avec *Tabernaemontana citrifolia* comme référence non fixatrice. Le calcul, réalisé avec les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ moyennes des trois individus échantillonnés (3 *P. officinalis* et 3 *T. citrifolia*) donne une valeur de Ndfa de 43,37 % pour un $\delta^{15}\text{N}_a = 0$ ‰ et de 26,36 % pour $\delta^{15}\text{N}_a = -2$ ‰. Dans la station II, les *P. officinalis* échantillonnés fixent donc l'azote atmosphérique qui représente entre 26,36 et 43,37 % de la teneur totale en N des feuilles.

Dans la station III on distingue nettement la présence de deux sources d'azote dans le sol : *Myrcia splendens* présente un $\delta^{15}\text{N}$ proche de celui de *P. officinalis* ($P = 0,074$) mais un % N foliaire bien inférieur ($P < 0,0001$). Cette espèce semble donc utiliser préférentiellement le nitrate (NO_3^-). *Tabernaemontana citrifolia* a une forte teneur en N foliaire et un $\delta^{15}\text{N}$ élevé. Ses teneurs en N total et son $\delta^{15}\text{N}$ sont significativement différentes de celles de *P. officinalis* (respectivement $P = 0,018$ et $P < 0,0001$) ce qui confirme son acquisition préférentielle du NH_4^+ du sol et sont potentiel d'espèce référente non fixatrice, comme dans la station II. Enfin, *Symphonia globulifera* présente une faible teneur en N foliaire et un $\delta^{15}\text{N}$ intermédiaire entre celui de *Tabernaemontana citrifolia* et de *Myrcia splendens*. On peut supposer que cette espèce est principalement utilisatrice de NO_3^- mais qu'elle est également capable d'utiliser un peu d'ammonium du sol ce qui conduit à une augmentation de sa valeur de $\delta^{15}\text{N}$ par rapport à l'espèce utilisatrice stricte de NO_3^- . *P. officinalis* présente un $\delta^{15}\text{N}$ très bas (négatif) avec

environ 5δ de différence par rapport à sa référence non fixatrice, ce qui indique très probablement une fixation importante.

Le % Ndfa des individus de la station III a donc été calculé comme dans la station II avec *Tabernaemontana citrifolia* comme référence non fixatrice. Le calcul donne une valeur de Ndfa de 136,44 % pour $\delta^{15}\text{N}_a = 0 \text{ ‰}$ et de 91,35 % pour $\delta^{15}\text{N}_a = -2 \text{ ‰}$. La valeur de 136,44 % est au dessus des 100% ce qui indique que $\delta^{15}\text{N}_a$ de *P. officinalis* est plus proche de -2 que de 0. Il semblerait donc que la nitrogénase des *Rhizobium* de *Pterocarpus officinalis* soit beaucoup plus discriminante vis-à-vis du ^{15}N que celle des *Rhizobium* des espèces Africaines de *Pterocarpus* ($\delta^{15}\text{N}_a = 0,8$; Sylla et al., 2002). Dans la station III, la quasi-totalité de l'azote de *P. officinalis* vient donc de l'azote atmosphérique (91,35 % de la teneur totale en azote des feuilles en moyenne).

Les mesures de $\delta^{15}\text{N}$ réalisées dans la station III sont intéressantes car elles démontrent l'intérêt d'un couplage avec des mesures de teneur en N foliaire pour distinguer les espèces qui utilisent différentes sources d'azote du sol et ainsi d'identifier les références pertinentes pour des estimations de fixation fiables. Il semble donc que ces approches réalisées dans des forêts de *Terra Firme* en Guyane par Roggy et al. (1999) puissent également être appliquées à des écosystèmes particuliers comme les forêts marécageuses à *P. officinalis*. *Tabernaemontana citrifolia* semble donc être la référence non fixatrice d'azote sur laquelle s'appuyer dans ce type d'écosystème pour réaliser des estimations de fixation. Néanmoins, afin de valider la préférence en nutriment azoté de chacune des espèces citées, il faudrait maintenant vérifier la signature isotopique ($\delta^{15}\text{N}$) du NO_3^- et du NH_4^+ du sol.

Pour des teneurs en N total foliaire équivalentes ($P = 0,121$), *P. officinalis* fixe nettement plus dans la station III par rapport à la station II. ($P < 0,0001$). L'originalité des conditions édaphiques et de la végétation de la station III a été soulignée et décrite tout au long de ce travail. L'hypothèse d'une carence en nutriments n'a pas pu être démontrée. Toutefois, comme cela a été signalé dans l'introduction, la symbiose fixatrice de N_2 peut être un avantage pour les légumineuses qui se développent en milieu oligotrophe. Une activité fixatrice supérieure en milieu carencé (en azote notamment) a été observée en Guyane avec des taux de fixation allant du simple au double pour des forêts de *Terra Firme* sur substrat volcano-sédimentaire et des forêts sur schiste, respectivement (J.C. Roggy, comm. pers.). Les teneurs en N total des 20 premiers cm du sol des parcelles dans lesquelles ont été récoltés les échantillons sont plus faibles dans la station III (V_1 , $[\text{N}_{\text{sol}}] = 0,743 \text{ g.cm}^{-3}$; II_1 , $[\text{N}_{\text{sol}}] = 0,554 \text{ g.cm}^{-3}$; III_1 , $[\text{N}_{\text{sol}}] = 0,427 \text{ g.cm}^{-3}$) ce qui tendrait à confirmer les résultats

observés en Guyane. Il est alors possible que l'importante fixation de N_2 réalisée par les *P. officinalis* de la station III soit une réponse à la faible disponibilité en azote du sol.

Deux autres facteurs édaphiques, l'inondation et la salinité, peuvent également être avancés pour expliquer les variations spatiales de la fixation. La prise en compte du niveau d'inondation de chacune des trois stations montre qu'à un gradient positif d'inondation correspond un gradient négatif de l'intensité de la fixation. La station III, la plus exondée, possède ainsi le $\delta^{15}N$ le plus bas et le % Ndfa le plus élevé, témoins d'une fixation importante. Bien que la fixation existe en milieu aquatique (Moreira et al., 1992 ; Saur et al., 2000 ; James et al., 2001 ; Koponen et al., 2003) et soit facilitée par le développement d'aérenchyme chez *P. officinalis* (Fougnies et al., 2006) la plupart des nodosités se situent dans les parties exondées (Saur et al., 1998). La plus grande disponibilité en sol exondé pourrait alors également favoriser la fixation.

La bactérie *Bradyrhizobium sp.* et le processus de nodulation qu'elle entretient avec *P. officinalis* présentent une sensibilité élevée à la salinité (Dulormne et al., 2010). Ces auteurs, qui ont travaillé sur des plantules en conditions contrôlées, relèvent un impact négatif très important dès 10 g/L sur le processus de nodulation et sur la fixation du N_2 mais pas sur le développement des plantules. Ils en concluent que la symbiose fixatrice n'a un effet positif sur la croissance de *P. officinalis* qu'en milieu non salé. Cependant nos mesures *in situ* sur des individus adultes montrent pour des teneurs en azote total équivalentes ($K = 2,26$; $P = 0,323$) des valeurs de $\delta^{15}N$ significativement différentes ($K = 67,43$; $P < 0,0001$). Ces résultats suggèrent que les *P. officinalis* échantillonnés dans la station la plus salée (en moyenne 16 g/L à 60 cm de profondeur) fixent probablement autant que ceux de la station II (en moyenne 7 g/L à 60 cm de profondeur) mais moins que ceux de la station III (en moyenne 6 g/L à 60 cm de profondeur). L'absence d'espèce de référence non fixatrice dans la station V ne permet pas de trancher.

4.3.2 SUIVI SAISONNIER DU $\Delta^{15}N$, DU % N DFA ET DE LA QUANTITÉ DE NODOSITÉS

Les variations saisonnières du $\delta^{15}N$ sont représentées pour chaque espèce et chaque station sur la Figure 52. Dans les trois stations et en particulier dans la station III, *P. officinalis* fixe toute l'année. Les variations saisonnières du niveau de la nappe ne semblent pas perturber significativement la signature isotopique de la source d'azote. En utilisant la même technique dans les plaines inondables amazoniennes, Kreibich et al. (2006) n'ont également décelé

aucune variation saisonnière la signature isotopique chez quatre légumineuses de la famille des Fabacées (*Albizia multiflora*, *Macrolobium acaciifolium*, *Pterocarpus amazonum* et *Zygia inaequalis*) malgré l'alternance entre de longues périodes d'inondation et d'exondation.

Une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$, commune aux *P. officinalis* des trois stations, est observable au mois de juin. Cette période correspond au renouvellement des feuilles (cf. § III-1). Durant la période qui précède, et pendant le flush de nouvelles feuilles, la plante récupère une partie de ses ressources dans les feuilles sénescentes avant l'abscission. La translocation de ces ressources, et en particulier de l'azote, génère des phénomènes de fractionnement isotopiques entraînant une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles les plus anciennes. En effet, le ^{14}N , plus léger, est préférentiellement réabsorbé pour la synthèse des nouvelles feuilles conduisant à un enrichissement en ^{15}N des feuilles les plus anciennes (Domenach et al., 1989). La sélection de feuilles matures lors des récoltes a très probablement permis d'observer ce phénomène.

Chez *Tabernaemontana citrifolia* une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ est observable pendant la saison sèche, avec un léger décalage entre dans les deux stations. La phénologie foliaire de cette espèce sempervirente n'a pas été suivie précisément, mais elle semble renouveler ses feuilles tout au long de l'année. Une hypothèse concernant les variations des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ de sa source d'azote du sol (NH_4^+) peut être avancée en s'appuyant sur les phénomènes de fractionnement isotopiques de l'azote se déroulant lors de ses biotransformations (i.e. transformation du NH_4^+ en NO_3^-) ainsi que sur le cycle saisonnier de la nitrification. En saison humide, lorsque l'inondation est bien établie, la nitrification (processus aérobie stricte) est quasiment inopérante. Lorsque le niveau de la nappe diminue, pendant la période sèche, la nitrification reprend conduisant à un enrichissement en ^{15}N progressif de l'ammonium restant, conformément au modèle de fractionnement isotopique du N proposé par Shearer et al. (1974). En effet, au cours de la nitrification, le ^{14}N , plus léger, a tendance à réagir préférentiellement ce qui fait augmenter la proportion de ^{15}N dans le NH_4^+ et donc son $\delta^{15}\text{N}$. L'augmentation de l'activité nitrifiante des bactéries en fin de saison humide pourrait donc être le déterminant des variations de $\delta^{15}\text{N}$ observées chez *Tabernaemontana citrifolia*.

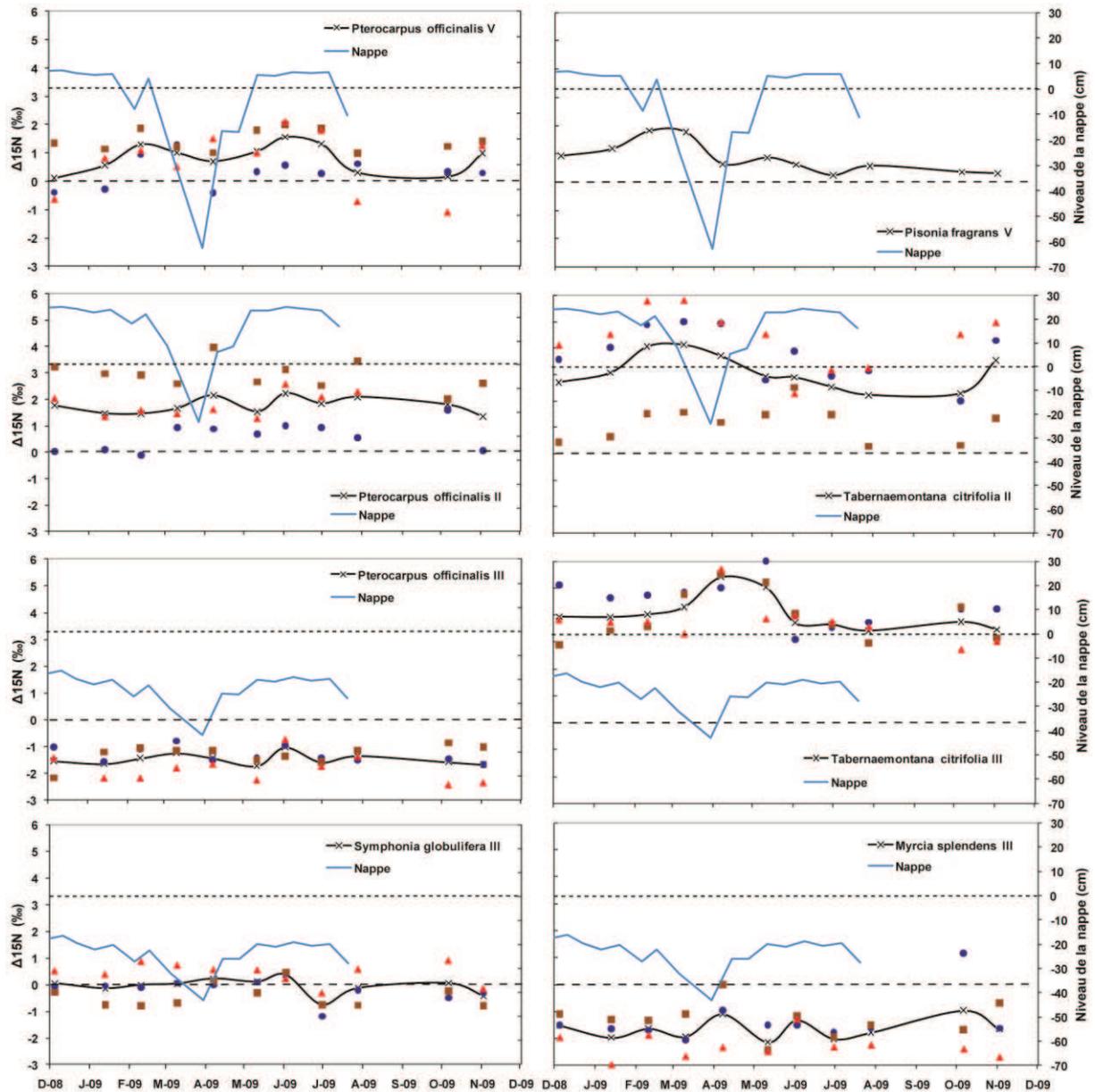


Figure 52. Variations saisonnières du $\delta^{15}\text{N}$ de *P. officinalis* et des espèces non fixatrices sur une période de 12 mois, et du niveau de nappe sur une période de 8 mois dans les stations II, III et V. La courbe noire représente la valeur moyenne des trois individus ; leurs propres valeurs sont indiquées par des points.

L'évolution saisonnière du pourcentage d'azote d'origine atmosphérique par rapport à la teneur en azote total des feuilles (% Ndfa) est représentée sur la Figure 53. Le calcul du % Ndfa réalisé à partir de $\delta^{15}\text{N}_a=0$ n'a pas été représenté car cette valeur paraît éloignée du $\delta^{15}\text{N}_a$ de *P. officinalis* (valeurs de % Ndfa \gg à 100 %). Le % Ndfa des *P. officinalis* de la station III est resté très élevé tout au long de la période de mesure, avec un maximum au mois de mai (environ 96 %) et un minimum au mois de juin (environ 89 %). Le % Ndfa des arbres

de la station II est resté nettement inférieur à celui de la station III avec des variations saisonnières plus marquées (maximum au mois de février, environ 40 % et un minimum au mois d'août, environ 3 %). Le $\delta^{15}\text{N}$ de *P. officinalis* est relativement stable tout au long de l'année dans les deux stations. Cependant le $\delta^{15}\text{N}$ de l'espèce de référence non fixatrice présente des variations. La fixation présente donc des variations saisonnières dans les deux stations. Lorsque le $\delta^{15}\text{N}$ de l'espèce non fixatrice augmente, *P. officinalis* fixe d'avantage.

Dans la station II, la fixation paraît augmenter après un certain temps d'inondation et diminuer en période d'exondation. L'augmentation de la décomposition aérobie qui accompagne la baisse du niveau de la nappe entraînerait une plus grande disponibilité en azote. *P. officinalis* diminuerait donc son activité fixatrice coûteuse en énergie, au profit des sources disponibles dans le sol. La remontée de la nappe entraînerait une mise en circulation du pool de nutriments issus de la décomposition aérobie, et l'apparition progressive de conditions hypoxiques freinant la décomposition. Les nutriments azotés se raréfieraient peu à peu et *P. officinalis* augmenterait en conséquence sa fixation.

Dans la station III, le taux reste constamment élevé. Il est très probable que le % Ndfa soit proche de 100 % dans ce milieu tourbeux oligotrophe. Les conditions de croissance dans cette station seraient proches des conditions de culture en hydroponie (carence en N) avec un substrat tourbeux exondé, pauvre en nutriments azotés, et des racines qui trempent dans la nappe également pauvre en nutriments azotés. L'azote atmosphérique serait alors la principale source d'azote. Si le % Ndfa ne varie pas, l'intensité de la fixation, elle, varie saisonnièrement.

La période de moindre fixation correspond à la période de forte croissance (« flush » de feuilles et accroissement cambial). Les phases d'accroissement entraînent une importante demande énergétique. Il est possible que *P. officinalis* utilise pendant cette période un maximum d'énergie en faveur de la croissance, et dépense alors moins d'énergie dans la fixation. Lorsque la demande énergétique induite par la croissance diminue, *P. officinalis* va de nouveau investir de l'énergie dans la symbiose et augmenter la fixation du N_2 .

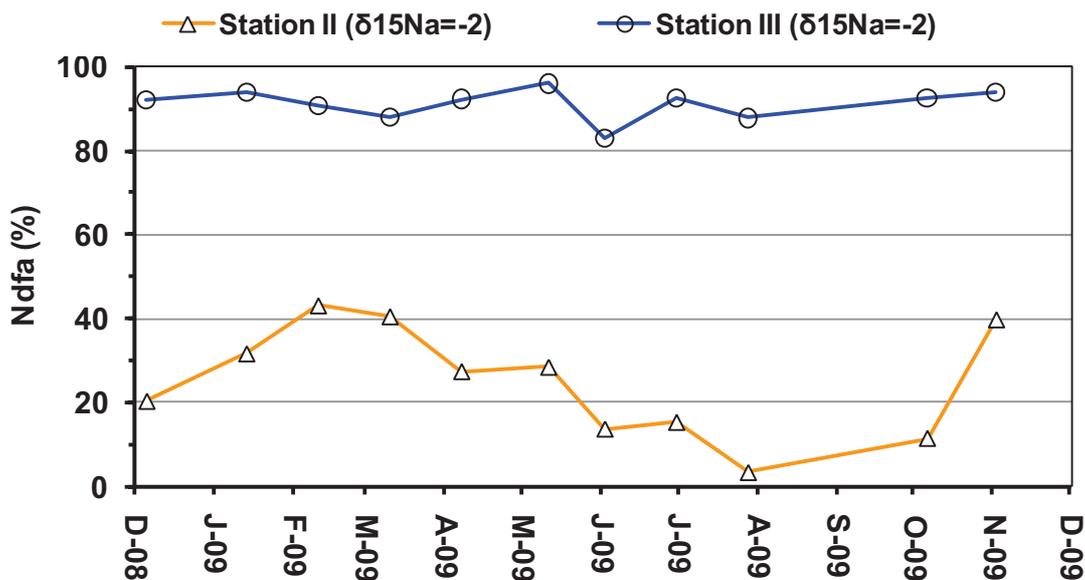


Figure 53. Variations temporelles du pourcentage d'azote d'origine atmosphérique par rapport à la teneur totale en azote des feuilles (% Ndfa) de *P. officinalis* dans les stations II et III. Calcul du % Ndfa à partir de $\delta^{15}\text{N}_a = -2$.

Les mesures saisonnières de la quantité de nodosités des quatre stations ont été réunies en raison de leur grande similitude. Sur les 36 individus suivis, environ 22 % n'avaient pas de nodosités visibles dans le périmètre prospecté et cela tout au long du suivi. Les 78 % restants ont présenté des nodosités tout au long de l'année et ont alterné entre la classe 1-50 et > 50. Seule la classe supérieure a été représentée sur la Figure 54.

Alors que la fixation de l'azote atmosphérique par *P. officinalis* ne semble pas immédiatement influencée par les variations du niveau d'inondation, le pourcentage d'individus appartenant à la classe « > 50 » passe de 20 à 55 % pendant la remontée de la nappe avant de chuter de juin à novembre au alentour de 10 % (Figure 54). Le doublement de cette proportion intervient également juste avant le flush de nouvelles feuilles du mois de juin. La remontée de la nappe entraîne une mise en circulation du pool de nutriments issus de la décomposition aérobie de la matière organique pendant la phase exondée. Il est alors possible que le développement des nodosités soit favorisé par *P. officinalis* pour augmenter sa capacité de fixation en prévision du flush de feuilles. Cependant aucune augmentation de la fixation n'a été détectée pendant cette période par le suivi du $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles. Soit l'augmentation de la quantité de nodosités observée en surface est un artefact dû aux variations des conditions d'observations, soit elle ne se traduit pas forcément par une hausse de l'activité fixatrice et correspondrait plutôt à un renouvellement des nodosités, les sénescents disparaissant pendant les mois qui suivent.

Cette observation illustre bien la distinction qu'il est nécessaire de faire entre abondance des nodosités et efficacité de la nodulation. Le suivi de l'activité fixatrice de nodosités ciblées dans les différents milieux permettrait d'évaluer leur durée de vie et leurs périodes d'activité afin de vérifier s'il s'agit bien d'un renouvellement saisonnier du pool de nodosités.

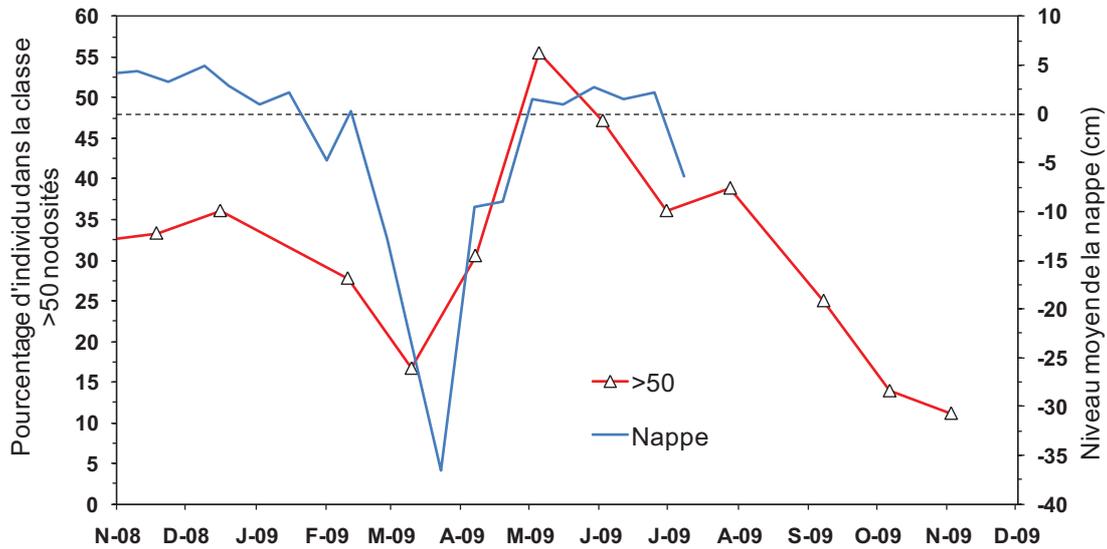


Figure 54. Évolution sur 12 mois du pourcentage d'individus de *P. officinalis* (n=36) appartenant à la classe de nodosité « >50 » et du niveau moyen de la nappe sur 8 mois dans les stations I, II, III et V.

CHAPITRE IV :
SYNTHÈSE - CONCLUSIONS - PERSPECTIVES

CHAPITRE IV : SYNTHÈSE - CONCLUSIONS - PERSPECTIVES

La forêt marécageuse à *P. officinalis* constitue un écosystème propre aux îles antillaises, menacé tant par les activités humaines que par l'accélération de la hausse du niveau de la mer. Cette étude a permis d'apporter des précisions sur les facteurs qui contrôlent la croissance de son espèce structurante, mais aussi, à une échelle plus générale, de contribuer à l'étude de la phénologie des arbres tropicaux à travers le modèle *P. officinalis*.

Influence des variables climatiques

La phénologie globale de la forêt est marquée par une alternance entre la chute des feuilles, au cours de la saison sèche, et la production de pièces reproductrices, principalement pendant la saison humide. Malgré la présence quasi-permanente d'eau au niveau des racines, la perte de feuilles croissante au cours de la saison sèche semble indiquer que la raréfaction des précipitations n'est pas la seule cause des modifications phénologiques observées. Comme en témoigne la faible surface foliaire permanente des individus qui se développent hors de l'ambiance forestière, isolés dans les prairies pâturées, *P. officinalis* paraît surtout sensible aux conditions climatiques qui entraînent une forte évapotranspiration : rayonnement important, vent soutenu, faibles précipitations.

La croissance cambiale est maximale au cœur de la saison humide, et minimale au plus fort de la période sèche. Cependant, des précipitations mensuelles excessives ne favorisent pas nécessairement la croissance car durant une période très pluvieuse, le fort taux de couverture nuageuse entraîne une diminution du rayonnement solaire.

Le synchronisme de la croissance de *P. officinalis* à l'échelle de la forêt, tant en ce qui concerne les organes végétatifs que les organes reproducteurs, penche plutôt pour un déterminisme exogène. Malgré la présence de conditions marécageuses, et donc l'absence de sécheresse sévère, le fonctionnement végétatif de *P. officinalis* est proche de celui présenté par les arbres des forêts tropicales sèches, marqué par une forte saisonnalité. La plus grande complexité de la phénologie florale correspond à la description de Borchert (1983) qui parle d'un contrôle endogène en interaction avec des facteurs environnementaux. Les variations saisonnières de l'élévation du soleil et de l'intensité du rayonnement global pourraient jouer un rôle dans le synchronisme des floraisons massives.

Influence des variables édaphiques sur la croissance

Les valeurs des trois variables ayant servi à la mise en place du dispositif (inondation, salinité et nature du sol) sont rassemblées dans le Tableau 9 (cf. § II-3).

D'une manière générale, l'inondation du sol semble influencer positivement la croissance de *P. officinalis*. En effet, la production de litière (litière fine et gros bois) est supérieure dans les zones inondées, alors que la croissance cambiale, la productivité (production relativisée par la surface terrière) et le taux de réussite de la fructification de *P. officinalis* diminuent lorsqu'il se développe sur le substrat tourbeux exondé de la station III. La mortalité importante constatée dans la station la plus inondée (II), où les arbres survivants sont les plus vigoureux, est vraisemblablement liée à une plus grande compétition entre individus.

Dans la limite des conditions rencontrées sur le site d'étude, l'effet du sel semble affecter surtout la durée de vie des arbres, en induisant un fort taux de mortalité. Les épisodes de sur-salure entraînent également des pics de chute de feuilles.

La nature du sol s'était avérée être un descripteur déterminant dans l'organisation spatiale du couvert forestier (cf. § I-5). L'analyse multidimensionnelle (cf. § III-3) a montré que la capacité d'échange cationique (CEC) est une variable discriminante vis-à-vis de la croissance des arbres. Les sols tourbeux, particulièrement ceux situés à l'écart des principaux écoulements de surface (station III), sont potentiellement plus pauvres en nutriments que les sols plus argileux. Aucune véritable différence dans la disponibilité en nutriments n'a cependant pu être mise en évidence par les analyses réalisées au cours de ce travail. Toutefois, le phosphore, élément souvent rare dans les milieux tourbeux marécageux, n'a pu être dosé efficacement. D'autre part, l'étude de la fixation de l'azote atmosphérique par la technique du $\delta^{15}\text{N}$ a fait ressortir une fixation plus importante des *P. officinalis* de la station III ce qui traduit vraisemblablement une compensation face au manque de nutriments azotés du sol. L'hypothèse d'une carence en nutriments (N, P) dans les sols de la station III n'a donc pas pu être vérifiée, mais reste très plausible au vu des nombreux indices rassemblés.

L'interprétation conjointe des caractéristiques physicochimiques du sol et de la nappe aquifère ont permis d'appréhender le fonctionnement hydrologique complexe de cet écosystème. De manière générale, lorsque le niveau de la nappe baisse significativement, la salinité augmente. Mais les relations entre les fluctuations du niveau de la nappe et la croissance de la végétation, ne sont pas faciles à interpréter. La croissance cambiale augmente lors de la phase de remise

en eau de la forêt, mais chute avant la baisse du niveau de la nappe. L'hypothèse suivante est alors envisageable. Lors de la remise en eau, les nutriments issus de la dégradation aérobie *in situ* de la litière seraient mis en circulation, ce qui favoriserait une augmentation de la vitesse de croissance. Le même phénomène peut être invoqué à l'échelle du bassin versant, les fortes précipitations du début de la période pluvieuse drainant vers les bas-fonds les nutriments terrigènes les plus facilement mobilisables. En l'absence de phénomène climatique exceptionnel (cyclone, déficit pluviométrique...), la vitesse de croissance diminuerait progressivement en suivant la cinétique de la consommation du pool de nutriments. Parallèlement la baisse des précipitations limite la circulation de l'eau et donc des nutriments vers les zones isolées (station III).

Influence des facteurs biotiques

L'hémiparasite *Psittacanthus martinicensis* est très présent dans la forêt marécageuse. Il possède une saisonnalité marquée en opposition avec celle des arbres ce qui lui permet d'exposer au maximum sa floraison aux pollinisateurs. Son influence sur la production de gros bois n'a pas pu être démontrée par le dispositif expérimental utilisé, mais il est très probable qu'il accélère le « turn over » des branches en les épuisant et surtout en provoquant leur rupture en raison du surplus de masse et de prise au vent qu'il entraîne.

Des variations spatiales de la fixation de l'azote atmosphérique issue de la symbiose *P. officinalis* – *Bradyrhizobium* sp. ont pu être mise en évidence grâce à l'identification d'une espèce référence non fixatrice (*Tabernaemontana citrifolia*) dans les stations II et III permettant le calcul de la proportion d'azote issu de l'atmosphère dans les feuilles (% Ndfa). Les *P. officinalis* de la station III, qui évoluent sur un sol vraisemblablement plus pauvre mais exondé et légèrement moins salé que dans la station II, fixent nettement plus d'azote atmosphérique pour un % Ndfa proche de 100 %. Ce résultat peut être interprété comme une conséquence de la pauvreté du milieu en azote assimilable. Pour un nombre de nodosités observées comparable à celui des autres stations, les arbres de la station III utilisent d'avantage l'azote issu de la symbiose, ce qui peut apparaître comme un avantage adaptatif face à la pauvreté du sol en nutriments azotés. Il est possible également que la moindre inondation favorise l'activité des bactéries fixatrices. Cette fixation plus importante concerne cependant le peuplement qui produit le moins de litière et dont la croissance cambiale est la plus lente.

La fixation de l'azote atmosphérique a présenté des variations saisonnières opposées à celles de la croissance végétative. Dans la station II, il semble que le coût énergétique de la symbiose soit reporté sur la croissance ce qui entraîne la diminution de la fixation pendant la période de croissance. Dans la station III où l'azote atmosphérique semble être la principale source d'azote de *P. officinalis*, l'augmentation de la demande en nutriments est compensée par une augmentation de la fixation. Le coût de cette augmentation pourrait se répercuter sur la croissance qui est plus faible dans cette station. Par ailleurs, les variations saisonnières de l'inondation ne semblent pas affecter directement la fixation.

L'augmentation de la quantité de nodosités n'implique pas forcément une augmentation de la fixation et pose donc la question de l'efficacité de la nodulation. Des nodosités ont été observées en nombre dans la station où la salinité est théoriquement suffisamment élevée pour entraver le processus de fixation (station V).

Phénologie de *P. officinalis* : essai de synthèse

La réunion de l'étude de la production de litière et de la croissance en diamètre apporte un regard transversal sur les divers aspects de la saisonnalité de la croissance de l'espèce. Le pic de production (chute) de feuilles correspond à une période de faible accroissement cambial alors que le pic d'accroissement correspond à la période de faible chute de feuilles. Nous avons mis en évidence une corrélation significative des précipitations sur l'accroissement du diamètre, et nous avons émis également une hypothèse sur un lien possible avec les variations saisonnières de la disponibilité en nutriments. Mais il est possible que la croissance cambiale soit aussi contrôlée par le renouvellement des feuilles, puisque le pic d'accroissement suit immédiatement le flush de nouvelles feuilles dotées de hautes capacités photosynthétiques. Nous émettons l'hypothèse que la croissance cambiale de *P. officinalis* est prioritairement sous la dépendance de la phénologie foliaire, laquelle est directement déterminée par les conditions climatiques. Les variations saisonnières des conditions édaphiques auraient un rôle secondaire sur la croissance de *P. officinalis*.

La formation des pièces reproductrice et la croissance en diamètre ont présenté une certaine indépendance, du moins temporelle, puisque les deux phénomènes peuvent intervenir simultanément. Cependant, plus la quantité d'énergie allouée à l'un est importante, plus l'autre phénomène sera pénalisé et donc moins intense. La phénologie reproductive n'apparaît pas totalement indépendante de la phénologie foliaire puisque qu'aucun pic majeur n'a été

observé pendant la période de perte et de renouvellement d'une partie des feuilles, mais seulement quelques floraisons éparses.

Variations spatiales de la croissance : essai de synthèse

L'étude des variations spatiales de la croissance des arbres a permis d'explicitier certaines différences dans la structure des peuplements. La station III est caractérisée par une végétation, basse, dense et de faible diamètre, et par la richesse floristique bien supérieure à celle des faciès plus classiques de forêt marécageuse. L'hypothèse d'un peuplement relativement stable, contraint par un environnement édaphique particulier avait été émise lors de l'approche typologique de la végétation de ce massif (cf. § I-5). Il s'avère que ce peuplement possède la plus faible croissance en diamètre mais aussi la plus faible production de litière. D'autre part, de nombreuses variables mesurées dans la station III se sont révélées très stables dans le temps (ex. pH) ou ont présenté des variations très régulières. Il ne s'agit donc pas d'un peuplement jeune, en phase de reconstitution après perturbation, mais bien d'un faciès original où la croissance est limitée, vraisemblablement en raison de son confinement hydrologique (cf. § I-5). En contrepartie, la moindre stature des arbres permet un éclaircissement au sol plus important qui, joint à l'exondation du sol, explique la présence sporadique d'espèces typiques de la forêt sèche comme *Guetarda scabra*, *Randia acculeata*, ou *Tabebuia heterophylla*.

Dans la station I, la forte croissance des gros individus et le développement d'un sous bois assez diversifié constitué d'espèces tolérantes (au faible éclaircissement) et de la régénération des arbres de la voûte, correspondrait à la recolonisation d'anciennes cultures agroforestières lors desquelles quelques souches de *P. officinalis* avaient été préservés (cf. § I-4). À l'inverse, dans la station IV ce sont les petits diamètres qui ont présenté de fortes croissances. Dans cette station *P.officinalis* est en expansion tant en surface terrière qu'en densité de tiges et constitue un faciès de recolonisation après une perturbation. L'environnement où se développe le peuplement de la station II semble correspondre au milieu de prédilection de cette formation. La croissance de *P. officinalis* y est importante tant sous forme de litière que d'accroissement cambial et l'espèce ne semble être concurrencée par aucune autre espèce d'arbre. Malgré une croissance en diamètre comparable à celle de la station II, l'importante mortalité des individus de la station V se traduit par un « turn over » des jeunes arbres assez rapide et la limitation de la durée de vie des adultes.

Le caractère transversal de cette étude a permis d'aborder de nombreux aspects de la croissance de *P. officinalis* et ainsi d'ouvrir de multiples perspectives de recherche.

Perspectives de recherche

Ce travail a permis d'améliorer les connaissances sur le fonctionnement de la forêt marécageuse antillaise et la croissance de son espèce structurante *P. officinalis*. Cependant, les données récoltées sur le terrain pendant un peu plus de deux années (juillet 2007-novembre 2009) sont à relativiser face à la durée de vie des arbres et aux variations inter annuelles du climat des Antilles. Il paraît donc nécessaire de poursuivre les mesures entreprises, de manière à confirmer, affiner, voire infirmer le cas échéant, les résultats obtenus au cours de cette étude. Dans cette perspective, le dispositif expérimental mis en place lors de ce travail a été conservé et inclus dans le réseau de local de parcelles permanentes qui concerne maintenant tous les principaux écosystèmes forestiers de la Guadeloupe. Ce réseau, en relation avec d'autres initiatives à l'échelle de la Caraïbe (*Caribbean Hurricane Network*) et de la Guyane (dispositif de Paracou), participe au suivi à long terme des forêts naturelles néotropicales.

La détermination et la caractérisation des processus fondamentaux de la dynamique forestière (mortalité, recrutement, croissance) sont cruciales pour la modélisation et la gestion des peuplements forestiers (Clark et Clark, 1999). Les données récoltées au cours de ce travail devraient contribuer à modéliser et à tester les hypothèses émises précédemment quant au déterminisme climatique et édaphique de la croissance de *P. officinalis*.

La mesure de la production de litière et de l'accroissement des troncs a permis d'aborder une partie du cycle du carbone dans cette forêt. Pour quantifier la vitesse de minéralisation du carbone et appréhender la proportion de nutriments restitués au sol, une expérience de suivi de la décomposition de la litière de feuille a été lancée en 2008 sous la direction de Gladys Loranger. Des sacs en grillage de deux maillages différents ont été positionnés dans différentes situations édaphiques (stations II, III et V) afin de tester l'effet de la salinité, de l'inondation et de la nature du sol sur la décomposition. Les sachets ont été récoltés à intervalles de temps de plus en plus grands, les derniers devant être récoltés en décembre 2010, soit deux ans après avoir été installés. Ce travail, qui n'a donc pas pu être traité dans le cadre de ce mémoire, permettra également d'améliorer la compréhension du fonctionnement original de la station III par la mesure de la proportion de nutriments restituée au sol dans cet

environnement considéré comme oligotrophe. A cet égard, il sera intéressant de comparer l'activité respiratoire (respiration potentielle) du sol ainsi que la composition élémentaire en phosphore dans le feuillage de *P. officinalis* des diverses stations.

L'approche exploratoire de l'activité symbiotique fixatrice par la méthode du $\delta^{15}\text{N}$ a constitué une première étape dans l'étude des variations spatio-temporelles de la fixation issue de la symbiose *P. officinalis* – *Bradyrhizobium sp.* Le faible nombre de répétition (3 individus par espèce et par site) ainsi que la durée du suivi (une année) a permis de dégager de grandes tendances et d'émettre des hypothèses qui devront être vérifiées par la suite. Il serait intéressant de réaliser le suivi du $\delta^{15}\text{N}$ foliaire couplé à un comptage mensuel plus rigoureux des nodosités complété par un test de leur activité (ARA) sur les arbres équipés de rubans dendromètres afin de mettre en parallèle les mesures de croissance et la fixation. Pour améliorer la précision du calcul du pourcentage d'azote issu de l'atmosphère dans les feuilles (% Ndfa) de *P. officinalis*, il paraît nécessaire de déterminer la valeur $\delta^{15}\text{N}$ du 100 % de fixation en cultivant des plants en milieu hydroponique sans azote.

L'étude de la phénologie florale a mis en évidence l'existence de floraisons synchrones qui semblent déclenchées par des modifications environnementales. Afin de cerner plus précisément ces facteurs il paraît intéressant de réaliser une observation plus fine des phénomènes reproductifs à l'échelle de l'individu et de la population, sur l'ensemble de son aire de répartition, le long d'un transect latitudinal, notamment pour vérifier l'hypothèse liée à l'inclinaison du soleil. Par ailleurs, le suivi de la biologie florale sur des individus-échantillons permettrait de déceler précisément les facteurs responsables de l'induction florale, et d'étudier l'influence des facteurs biotiques (insectes pollinisateurs, influence du parasitisme de *Psittacanthus*) sur le succès de la fructification. Le dispositif d'accès à la canopée qui est en cours d'installation au centre du dispositif d'étude constituera un outil de choix pour une telle approche.

Enfin, une autre piste de recherche intéressante concerne la stratégie développée par *P. officinalis* dans sa gestion de l'eau. En effet, nous avons constaté que malgré l'omniprésence d'eau disponible dans le sol, cette espèce est très sensible aux conditions atmosphériques exigeant une forte évapotranspiration. Il serait donc intéressant de mesurer l'efficacité de l'utilisation de l'eau par la méthode des flux de sève et du $\delta^{13}\text{C}$. Grâce au futur accès à la canopée, des mesures de transpiration, de potentiel hydrique, et de conductance stomatique pourraient être faites *in situ*, directement sur les feuilles en place.

Références bibliographiques

- Adams, C.D., 1972. Flowering plants of Jamaica. University of the West Indies, Mona, Jamaica.
- Adis, J., Furgh, K., Irmiler, U., 1979. Litter production of a Central-Amazonian black water inundation forest. *Tropical Ecology*. 20: 236-245.
- Aide, T.M. et Cubina, A., 2004. Redman Road wetland mitigation project: Final Report. Reforesta Inc. Puerto Rico.
- Allen, E.K., 1981. The Leguminosae, a source book of characteristics, uses, and nodulation. University of Wisconsin Press, Madison.
- Alvarez-Lopez, M., 1990. Ecology of *Pterocarpus officinalis* forested wetlands in Puerto Rico. In: Lugo, A.E., Brinson, M., Brown, S. (Ed.). Ecosystems of the World 15: Forested Wetlands. Elsevier, Amsterdam. pp. 251-265.
- Alvim, P.T. et Alvim, R., 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. *Tropical trees as living systems*. 445-464.
- Amarger, N., Mariotti, A., Mariotti, F., 1977. Essai d'estimation du taux d'azote fixé symbiotiquement chez le lupin par le traçage isotopique naturel (^{15}N). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*. 284: 2179-2182.
- Anderson, D.P., Nordheim, E.V., Moermond, T.C., Bi, Z.B.G., Boesch, C., 2005. Factors influencing tree phenology in Taï National Park, Côte d'Ivoire. *Biotropica*. 37: 631-640.
- Anderson, J.A.R., 1983. The tropical peat swamps of western Malesia. In: Gore, A.J.P. (Ed.). Ecosystems of the world 4B: Mires: Swamp, bog, fen, and moor. Elsevier, Amsterdam. pp. 181-189.
- Araujo, D.S.D. et Seeliger, U., 1992. Coastal plant communities of Latin America. Academic Press, New York.
- Ashton, P.S., Givnish, T.J., Appanah, S., 1988. Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist*. 132: 44-66.
- Atjay, G.L., Ketner, P., Duvigneaud, P., 1979. Terrestrial primary production and phytomass. In: Bolin, B., Degens, E.T., Kempe, S., Ketner, P. (Eds.). The global carbon cycle SCOPE, vol. 13. John Wiley and Sons, New York. pp. 129-181.
- Augspurger, C.K., 1981. Reproductive Synchrony of a tropical shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*. 62: 775-788.
- Aweto, A.O. et Iyamah, C.C., 1993. Catenary variation of vegetation in a swamp forest in South-Western Nigeria. *International Journal of Environmental Studies*. 43: 133-140.
- Bâ, A.M., Samba, R., Sylla, S.N., Le Roux, C., Neyra, M., Rousteau, A., Imbert, D., Toribio, A., 2004. Characterization of the diversity of symbiotic microorganisms in *Pterocarpus officinalis* in swamp forests of Guadeloupe and Martinique. *Revue d'écologie*. 59: 163-170.
- Bacon, P.R., 1990. Ecology and management of swamp forests in the Guianas and Caribbean region. In: Lugo, A.E., Brinson, M., Brown, S. (Eds.). Ecosystems of the World 15: Forested Wetlands. Elsevier, Amsterdam. pp. 213-250.
- Bardin, R., Domenach, A.M., Chalamet, A., 1977. Rapports isotopiques naturels de l'azote. II. Application a la mesure de la fixation symbiotique de l'azote in situ. *Revue d'écologie et de biologie du sol*. 14: 395-402.
- Barrau, J. et Montbrun, C., 1978. La mangrove et l'insertion humaine dans les écosystèmes insulaires des Petites Antilles: le cas de la Martinique et de la Guadeloupe. *Social Science Information*. 17: 897.
- Beard, J.S., 1944. Climax vegetation in tropical America. *Ecology*. 25: 127-158.

- Boelter, D.H., 1965. Hydraulic conductivity of peats. *Soil Science*. 100: 227-231.
- Boelter, D.H., 1966. Hydraulic characteristics of organic soils in lakes states watersheds. *Journal of Soil Water Conservation*. 21: 50-53.
- Bonheme, I., 1997. Étude de la forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis* de Guadeloupe. Université Paris XII. Val de Marne.
- Bonheme, I., Imbert, D., Rousteau, A., Saur, E., 1998. La forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis*: Sa situation en Guadeloupe. *Bois et forêts des tropiques*. 258: 59-68.
- Borchert, R., 1983. Phenology and control of flowering in tropical trees. *Biotropica*. 81-89.
- Borchert, R., 1992. Computer simulation of tree growth periodicity and climatic hydroperiodicity in tropical forests. *Biotropica*. 24: 385-395.
- Borchert, R., 1999. Climatic periodicity, phenology and cambium activity in tropical dry forest trees. *Iawa Journal*. 20: 239-248.
- Borchert, R., Renner, S.S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., Spichiger, R., Von Hildebrand, P., 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*. 433: 627-629.
- Bouchon, C., Bouchon-Navaro, Y., Imbert, D., Louis, M., 1991. The effects of hurricane Hugo on the coastal environment of Guadeloupe Island (French West Indies). *Annales de l'Institut océanographique*. 67: 5-33.
- Braux, M. et Kermarec, A., 1981. Système d'occupation des sols en arrière mangrove. In: Braux, M. and Kermarec, A. (Eds.). Étude de la mangrove et de sa zone côtière en Guadeloupe. INRA-DGRST, Guadeloupe. pp. 157-180.
- Bray, J.R. et Gorham, E., 1964. Litter Production in Forests of the World. *Advances in Ecological Research*. 2: 101-157.
- Breitsprecher, A. et Bethel, J., 1990. Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology*. 71: 1156-1164.
- Brown, S., 1981. A comparison of the structure, primary productivity, and transpiration of cypress ecosystems in Florida. *Ecological Monographs*. 51: 403-427.
- Brown, S. et Lugo, A.E., 1982. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*. 14: 161-187.
- Bruenig, E.F., 1990. Oligotrophic forested wetlands in Borneo. In: Lugo, A.E., Brinson, M., Brown, S. (Eds.). *Ecosystems of the world 15: Forested wetlands*. Elsevier, Amsterdam. pp. 299-334.
- Bullock, S.H., 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *International journal of biometeorology*. 41: 13-16.
- Burley, J., 2002. Forest biological diversity: an overview. *Unasylva*. 52: 3-9.
- Cabaussel, G., 1982. Climatologie. In: Lasserre, G. (Ed.). *Atlas des DOM: La Guadeloupe*". CEGET-CNRS, Bordeaux.
- Cadamuro, L., 1999. Structure et dynamique des écosystèmes inondables (forêt marécageuse, mangrove) du bassin du Sinnamary (Guyane Française). PhD Thesis. Université Paul Sabatier - Toulouse III. Toulouse.
- Carter, H.R., Burns, L.A., Cavinder, T.R., Dugger, R.R., Fore, P.L., 1973. Ecosystems analysis of the big cypress Swamp and estuaries. U.S. Environmental Protection Authority, Georgia.

- Casabianca, H., 1993. La spectrométrie de masse isotopique: les couplages, la reproductibilité de la technique pour le carbone et l'azote. In: Bonhomme, R. and Maillard, P. (Eds.). Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes. INRA, Paris. pp. 253.
- Cattanio, J.H., Anderson, A.B., Rombold, J.S., Nepstad, D.C., 2004. Phenology, litterfall, growth, and root biomass in a tidal floodplain forest in the Amazon estuary. *Revista Brasileira de Botânica*. 27: 703-712.
- Chambers, J.Q., Higuchi, N., Schimel, J.P., Ferreira, L.V., Melack, J.M., 2000. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia*. 122: 380-388.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*. 405: 234-242.
- Chapman, C.A., Wrangham, R.W., Chapman, L.J., Kennard, D.K., Zanne, A.E., 1999. Fruit and flower phenology at two sites in Kibale National Park, Uganda. *Journal of Tropical Ecology*. 15: 189-211.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., Struhsaker, T.T., Zanne, A.E., Clark, C.J., Poulsen, J.R., 2005. A long-term evaluation of fruiting phenology: importance of climate change. *Journal of Tropical Ecology*. 21: 31-45.
- Christensen, O., 1975. Wood litter fall in relation to abscission, environmental factors, and the decomposition cycle in a Danish oak forest. *Oikos*. 26: 187-195.
- Clark, D.A. et Clark, D.B., 1994. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. *Journal of Ecology*. 865-872.
- Clark, D.A. et Clark, D.B., 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications*. 9: 981-997.
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Ni, J., 2001. Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecological Applications*. 11: 356-370.
- Clements, F.E., 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution, Washington.
- Colmet-Daage, F., 1982. Pédologie. In: Lasserre, G. (Ed.). Atlas des DOM: la Guadeloupe. CEGET-CNRS, Bordeaux.
- Condit, R., Ashton, P.S., Manokaran, N., LaFrankie, J.V., Hubbell, S.P., Foster, R.B., 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50-ha plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 354: 1739.
- Conner, W.H. et Day Jr, J.W., 1992. Diameter growth of *Taxodium distichum* (L.) Rich. and *Nyssa aquatica* L. from 1979-1985 in four Louisiana swamp stands. *American Midland Naturalist*. 127: 290-299.
- Corre, J.J., 1981. Données récentes sur le climat de la Guadeloupe. In: Golvan, Y.J., Combes, C., Euzeby, J., Salvat, B. (Eds.). Enquête d'épidémiologie écologique sur la schistosomiose à *Schistosoma mansoni* en Guadeloupe (Antilles françaises). Editions du Museum, Paris. pp. 24-27.
- De Montaignac, P., 1978. Bulletin de liaison du groupe de travail Mangrove et zone côtière. ONF. Guadeloupe.
- Degras, L., 1985. Étude de la polyculture vivrière "jardins créoles" des Antilles et de la Guyane (1981-1984). INRA-CRAG. Pointe à Pitre.

- Delsanti, F., 1999. Reconstitution des paléoficiès d'une mangrove de Guadeloupe grâce à l'étude comparative de différents descripteurs issus du sol. Mémoire de DESS. Université Pascal Paoli. Pointe à Pitre.
- Devineau, J.L., 1991. Variabilité de la croissance en circonférence des arbres dans les forêts semi-décidues de Lamto (Côte d'Ivoire). *Revue d'Ecologie: La Terre et la Vie*. 46: 95-123.
- Dolidon, B., 2004. Culture du *Colocasia esculenta* (madère) en forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis*. Mémoire de DESS. Université des Antilles et de la Guyane. Pointe à Pitre.
- Domenach, A.M., Kurdali, F., Bardin, R., 1989. Estimation of symbiotic dinitrogen fixation in alder forest by the method based on natural ^{15}N abundance. *Plant and Soil*. 118: 51-59.
- Dulormne, M., Musseau, O., Muller, F., Toribio, A., Bâ, A., 2010. Effects of NaCl on growth, water status, N_2 fixation, and ion distribution in *Pterocarpus officinalis* seedlings. *Plant and Soil*. 327: 23-34.
- Eusse, A.M. et Aide, T.M., 1999. Patterns of litter production across a salinity gradient in a *Pterocarpus officinalis* tropical wetland. *Plant Ecology*. 145: 307-315.
- Ewel, K.C., Twilley, R.R., Ong, J.E., 1998. Different kinds of mangrove forests provide different goods and services. *Global Ecology and Biogeography Letters*. 7: 83-94.
- Ewel, K.C., 2010. Appreciating tropical coastal wetlands from a landscape perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 8: 20-26.
- Febvay, G., Kermarrec, A., Rosseau, L., Paul, R., 1981. Formation des litières en forêts littorales et de montagne. In: Kermarrec, A. (Ed.). Étude de la mangrove et de la zone côtière en Guadeloupe. AGRST, CRAAG, Guadeloupe. pp. 99-110.
- Feller, C., Fournier, M., Imbert, D., Caratini, C., Martin, L., 1992. Datations ^{14}C et palynologie d'un sédiment tourbeux continu (0-7 m) dans la mangrove de Guadeloupe (FWI): résultats préliminaires. In: ORSTOM (Ed.). Évolution des littoraux de Guyane et de la zone caraïbe méridionale pendant le quaternaire. Paris. pp. 193-202.
- Feller, I.C., 1995. Effects of nutrient enrichment on growth and herbivory of dwarf red mangrove (*Rhizophora mangle*). *Ecological Monographs*. 65: 477-505.
- Fichtler, E., Clark, D.A., Worbes, M., 2003. Age and long-term growth of trees in an old-growth tropical rain forest, based on analyses of tree rings and ^{14}C . *Biotropica*. 35: 306-317.
- Flower, J.M., 2004. Dérèglements durables de la dynamique de la végétation dans les mangroves des Petites Antilles: problèmes de régénération forestière après mortalité massive liée à des perturbations naturelles. PhD Thesis. Université des Antilles et de la Guyane. Pointe à Pitre.
- Fougny, L., Renciot, S., Muller, F., Planchette, C., Prin, Y., De Faria, S.M., Bouvet, J.M., Sylla, S.N., Dreyfus, B., Bâ, A.M., 2007. Arbuscular mycorrhizal colonization and nodulation improve flooding tolerance in *Pterocarpus officinalis* Jacq. seedlings. *Mycorrhiza*. 17: 159-166.
- Fournet, J. et Hammerton, J.L., 1991. Weeds of the lesser Antilles. INRA-CARDI, Paris.
- Fournet, J., 2002. Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique. CIRAD, Gondwana edition, Montpellier, Trinité.
- Franken, M., 1979. Major nutrient and energy contents of the litterfall of a riverine forest of Central Amazonia. *Tropical Ecology*. 20: 211-224.
- Frankie, G.W., Baker, H.G., Opler, P.A., 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*. 62: 881-919.
- Gourlet-Fleury, S., Ferry, B., Molino, J.F., Petronelli, P., Schmitt, L., 2004. Paracou experimental plots: key features. In: Gourlet-Fleury, S., Guehl, J.M., Laroussinie, O. (Eds.). Ecology and

- management of a Neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana. Elsevier, Paris. pp. 3-60.
- Guehl, J.M., Domenach, A.M., Bereau, M., Barigah, T.S., Casabianca, H., Ferhi, A., Garbaye, J., 1998. Functional diversity in an Amazonian rainforest of French Guyana: a dual isotope approach ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$). *Oecologia*. 116: 316-330.
- Hadlik, A., 1982. Dynamique d'une forêt équatoriale africaine: mesure en temps réel et comparaison des potentiels de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologia*. 3: 373-392.
- Hazlett, D.L., 1987. Seasonal cambial activity for *Pentaclethra*, *Goelthalsia*, and *Carapa* trees in a Costa Rican lowland forest. *Biotropica*. 19: 357-360.
- Herteman, M., 2010. Évaluation des capacités bioremédiatrices d'une mangrove impactée par des eaux usées domestiques. Application au site pilote de Malamani, Mayotte. PhD Thesis. Université de Toulouse 3 Paul Sabatier. Toulouse.
- Hogarth, P.J., 1999. The biology of mangroves. Oxford University Press, New York.
- Hopkins, M.S. et Graham, A.W., 1987. Gregarious flowering in a lowland tropical rainforest: a possible response to disturbance by Cyclone Winifred. *Australian Journal of Ecology*. 12: 25-29.
- Hubbell, S.P., Foster, R.B., O'Brien, S.T., Harms, K.E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S.J., De Lao, S.L., 1999. Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest. *Science*. 283: 554.
- Imbert, D., 1985. Organisation spatio-temporelle des communautés végétales dans la mangrove du Grand Cul-de-sac Marin (Guadeloupe). PhD Thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier.
- Imbert, D. et Portecop, J., 1986. Production de litière dans la mangrove du Grand Cul-de-sac Marin (Guadeloupe). *Acta Ecologica-Oecologia Plantarum*. 7: 379-396.
- Imbert, D., Bland, F., Russier, F., 1988. Les milieux humides du littoral guadeloupéen. ONF-RNGCSM, Pointe à Pitre.
- Imbert, D. et Menard, S., 1997. Structure de la végétation et production primaire dans la mangrove de la Baie de Fort-de-France, Martinique (FWI). *Biotropica*. 29: 413-426.
- Imbert, D., Bonhême, I., Saur, E., Bouchon, C., 2000. Floristics and structure of the *Pterocarpus officinalis* swamp forest in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Journal of Tropical Ecology*. 16: 55-68.
- Imbert, D. et Leblond, G., 2004. Diagnostique écologique de la forêt marécageuse du Galion. Parc Naturel Régional de la Martinique. Guadeloupe.
- Imbert, D., Saur, E., Bonhême, I., Roseau, V., 2004. Traditional taro (*Colocasia esculenta*) cultivation in the swamp forest of Guadeloupe (FWI): Impact on forest structure and plant biodiversity. *Revue d'écologie*. 59: 181-189.
- Imbert, D. et Delbé, L., 2006. Ecology of fire-influenced *Cladium jamaicense* marshes in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Wetlands*. 26: 289-297.
- Imbert, D. et Portecop, J., 2008. Hurricane disturbance and forest resilience: assessing structural vs. functional changes in a Caribbean dry forest. *Forest Ecology and Management*. 255: 3494-3501.
- Ingram, H.A.P., 1967. Problems of hydrology and plant distribution in mires. *The Journal of Ecology*. 55: 711-724.
- James, E.N.K., de Fatima Loureiro, M., Pott, A., Pott, V.I.J., Martins, C.M., Franco, A.A., Sprent, J.I., 2001. Flooding-tolerant legume symbioses from the Brazilian Pantanal. *New Phytologist*. 150: 723-738.

- Jevrejeva, S., Moore, J.C., Grinsted, A., Woodworth, P.L., 2008. Recent global sea level acceleration started over 200 years ago. *Geophysical Research Letters*. 35: L08715.
- Johnston, C.A., Bridgham, S.D., Schubauer-Berigan, J.P., 2001. Nutrient dynamics in relation to geomorphology of riverine wetlands. *Soil Science Society of America Journal*. 65: 557.
- Kitajima, K., Mulkey, S.S., Samaniego, M., Joseph Wright, S., 2002. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *American Journal of Botany*. 89: 1925.
- Kochmer, J.P. et Handel, S.N., 1986. Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecological Monographs*. 56: 303-325.
- Koponen, P., Nygren, P., Domenach, A.M., Le Roux, C., Saur, E., Roggy, J.C., 2003. Nodulation and dinitrogen fixation of legume trees in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 19: 655-666.
- Koponen, P., Nygren, P., Sabatier, D., Rousteau, A., Saur, E., 2004. Tree species diversity and forest structure in relation to microtopography in a tropical freshwater swamp forest in French Guiana. *Plant Ecology*. 173: 17-32.
- Kozlowski, T.T., 1962. Tree growth. Ronald Press, New York.
- Kreibich, H., Kern, J., de Camargo, P.B., Moreira, M.Z., Victória, R.L., Werner, D., 2006. Estimation of symbiotic N₂ fixation in an Amazon floodplain forest. *Oecologia*. 147: 359-368.
- Lasserre, G., 1982. Atlas des DOM: la Guadeloupe. CEGET-CNRS, Bordeaux.
- Lescure, J.P., 1980. Aperçu architectural de la mangrove guadeloupéenne. *Acta Ecol.Gen.* 1: 249-265.
- Lewis, A.R., 1988. Buttress arrangement in *Pterocarpus officinalis* (Fabaceae): effects of crown asymmetry and wind. *Biotropica*. 20: 280-285.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G., Peralta, R., 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*. 1: 97-109.
- Lieberman, D. et Lieberman, M., 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). *Journal of Tropical Ecology*. 3: 347-358.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G.S., Peralta, R., 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *The Journal of Ecology*. 73: 505-516.
- Little, E.L. et Wadsworth, F.H., 1964. Common trees of Puerto Rico and the Virgin Islands. US Dept. of Agriculture, Forest Service, Washington, DC,
- Liu, Y., Wu, L., Baddeley, J.A., Watson, C.A., 2010. Models of biological nitrogen fixation of legumes. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. Dev. DOI: 10.1051/agro/2010008:
- Lopez, O.R. et Kursar, T.A., 2003. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Oecologia*. 136: 193-204.
- Lorio Jr, P.L., Howe, V.K., Martin, C.N., 1972. Loblolly pine rooting varies with microrelief on wet sites. *Ecology*. 53: 1134-1140.
- Loubry, D., 1994. Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5° lat. N). PhD Thesis. Université Paris VI. Paris.
- Lovelock, C.E., Feller, I.C., McKee, K.L., Engelbrecht, B.M.J., Ball, M.C., 2004. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panama. *Functional Ecology*. 18: 25-33.
- Luciński, R., Polcyn, W., Ratajczak, L., 2002. Nitrate reduction and nitrogen fixation in symbiotic association *Rhizobium*-legumes. *Acta Biochimica Polonica*. 49: 537-546.

- Lugo, A.E. et Snedaker, S.C., 1973. The role of mangrove ecosystems: properties of a mangrove forest in south Florida. National Technical Information Service, US Department of Commerce, Springfield.
- Lugo, A.E., Gonzalez-Liboy, J.A., Cintrón, B., Dugger, K., 1978. Structure, productivity, and transpiration of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica*. 10: 278-291.
- Lugo, A.E., Brown, S., Brinson, M., 1990. Concepts in wetland ecology. In: Lugo, A.E., Brown, S., Brinson, M. (Eds.). *Forested Wetlands. Ecosystems of the World*, 15. Elsevier, Amsterdam. pp. 53-85.
- Madelaine, C., Pelissier, R., Vincent, G., Molino, J.F., Sabatier, D., Prevost, M.F., De Namur, C., 2007. Mortality and recruitment in a lowland tropical rain forest of French Guiana: effects of soil type and species guild. *Journal of Tropical Ecology*. 23: 277-287.
- Madelaine-Antin, C., 2009. Dynamique des peuplements forestiers tropicaux hétérogènes: variabilité inter et intraspécifique de la croissance des arbres et trajectoires de développement en forêt dense humide sempervirente, dans les Ghâts occidentaux de l'Inde. PhD Thesis. Université Montpellier II. Montpellier.
- Manokaran, N. et Kochummen, K.M., 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*. 3: 315-330.
- Mariaux, A., 1969. La périodicité des cernes dans le bois de Limba. *Bois et Forêts des Tropiques*. 128: 39-54.
- Mariotti, A., 1983. Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance measurements. *Nature*. 303: 685-687.
- Maul, G., 1989. Implications of climatic changes in the wider Caribbean region, preliminary conclusions of the Task Team of Experts. UNEP Caribbean Environment Program, Kingston.
- May, R., 1999. Unanswered questions in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 354: 1951.
- Medina, E., Cuevas, E., Lugo, A., 2007. Nutrient and salt relations of *Pterocarpus officinalis* L. in coastal wetlands of the Caribbean: assessment through leaf and soil analyses. *Trees-Structure and Function*. 21: 321-327.
- Meentemeyer, V., Box, E.O., Thompson, R., 1982. World patterns and amounts of terrestrial plant litter production. *Bioscience*. 32: 125-128.
- Mège, S. et Anselme, M., 1997. Plan de Gestion de la Réserve Naturelle du Grand Cul-de Sac-Marin 1998-2002. MAB France, PLB, Pointe à Pitre.
- Migeot, J., 2005. Organisation spatiale de la végétation dans la forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis* en Guadeloupe. Mémoire de DEA. Université des Antilles et de la Guyane. Pointe à Pitre.
- Migeot, J. et Imbert, D., 2010. Structural and floristic patterns in tropical swamp forests: a case study from the *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) forest in Guadeloupe; French West Indies. *Aquatic Botany*. In Press.
- Mirmanto, E., 2009. Forest dynamics of peat swamp forest in sebangau, Central Kalimantan. *Biodiversitas*. 10: 187-194.
- Mitsch, W.J., Taylor, J.R., Benson, K.B., 1991. Estimating primary productivity of forested wetland communities in different hydrologic landscapes. *Landscape Ecology*. 5: 75-92.
- Monks, A. et Kelly, D., 2006. Testing the resource-matching hypothesis in the mast seeding tree *Nothofagus truncata* (Fagaceae). *Austral Ecology*. 31: 366-375.

- Montbrun, C., 1984. Les Petites Antilles avant Christophe Colomb: vie quotidienne des Indiens de la Guadeloupe. Karthala, Paris.
- Moreira, F.M.S., Silva, M.F., Miana, F.S., 1992. Occurrence of nodulation in legume species in the Amazon region of Brazil. *New Phytologist*. 121: 563-570.
- Morneau, F., 2007. Effets d'un gradient d'engorgement sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française). PhD Thesis. Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts. Nancy.
- Muller, F., 2006. Diversité génétique, adaptation de *Pterocarpus officinalis* Jacq. et de ses symbiotes dans des forêts marécageuses de la région Caraïbe. PhD Thesis. Université des Antilles et de la Guyane. Pointe à Pitre.
- Neuzil, S.G., 1997. Onset and rate of peat and carbon accumulation in four domed ombrogenous peat deposits, Indonesia. In: Reiley, J.O. and Page, S.E. (Eds.). Biodiversity and Sustainability of Tropical peatlands. Samara Publishing Limited, Cardigan. pp. 55-72.
- Newbould, P.J., 1967. Methods for estimating the primary production of forests. Blackwell Science Publication, Oxford.
- Nugroho, K., Gianinazzi, G., Wijaya-Adhi, I.P.G., 1997. Soil hydraulic properties of Indonesian peat. In: Rieley, J.O. and Page, S.E. (Eds.). Biodiversity and sustainability of tropical peatlands. Samara Publishing Limited, Cardigan. pp. 147-156.
- O'Brien, J.J., Oberbauer, S.F., Clark, D.B., 2004. Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant, Cell & Environment*. 27: 551-567.
- O'Brien, J.J., Oberbauer, S.F., Clark, D.B., Clark, D.A., 2008. Phenology and stem diameter increment seasonality in a Costa Rican wet tropical forest. *Biotropica*. 40: 151-159.
- Oldeman, R.A.A., 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. ORSTOM, Paris.
- Oldeman, R.A.A., 1990. Forests: elements of silvology. Springer-Verlag, Berlin.
- Opler, P.A., Frankie, G.W., Baker, H.G., 1976. Rainfall as a factor in the release, timing, and synchronization of anthesis by tropical trees and shrubs. *Journal of Biogeography*. 3: 231-236.
- Page, S.E., Rieley, J.O., Shotyk, W., Weiss, D., 1999. Interdependence of peat and vegetation in a tropical peat swamp forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 354: 1885.
- Pagney Bénito-Espinal, F. et Bénito-Espinal, E., 1991. L'ouragan Hugo: Genèse, incidences géographiques et écologiques sur la Guadeloupe. Parc National de la Guadeloupe, DRAC, Pointe à Pitre.
- Parkinson, R.W., De Laune, R.D., White, J.R., 1994. Holocene sea-level rise and the fate of mangrove forests within the wider Caribbean region. *Journal of Coastal Research*. 10: 1077-1086.
- Parolin, P., Lucas, C., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., 2010. Drought responses of flood-tolerant trees in Amazonian floodplains. *Annals of Botany*. 105: 129.
- Parry, M.L., Canziani, O., Palutikof, J., van der Linden, P., Hanson, C., 2007. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. In: Anonymous Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 23-78.
- Pelissier, R. et Riera, B., 1993. Dix ans de dynamique d'une forêt dense humide de Guyane française. *Revue d'écologie*. 48: 21-33.
- Pélissier, R., Pascal, J.P., Houllier, F., Laborde, H., 1998. Impact of selective logging on the dynamics of a low elevation dense moist evergreen forest in the Western Ghats (South India). *Forest Ecology and Management*. 105: 107-119.

- Pélissier, R. et Pascal, J., 2000. Two-year tree growth patterns investigated from monthly girth records using dendrometer bands in a wet evergreen forest in India. *Journal of Tropical Ecology*. 16: 429-446.
- Pennington, T.D. et Sarukhan Kermez, J., 1968. Árboles tropicales de México. INIF, Mexico.
- Pielou, E.C., 1975. Ecological diversity. John Wiley, New York.
- Pool, D.J., Lugo, A.E., Snedaker, S.C., 1975. Litter production in mangrove forests of southern Florida and Puerto Rico. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Miami.
- Portecop, J. et Crisan, P.A., 1978. Cartographie phyto-écologique de la mangrove et des zones annexes. *Bulletin de liaison du groupe de travail mangrove et zone côtière en Guadeloupe*. 4: 45-50.
- Portecop, J., 1982. La végétation. In: Lasserre, G. (Ed.). Atlas des DOM: la Guadeloupe. CEGET-CNRS, Bordeaux.
- Prior, L.D., Eamus, D., Bowman, D., 2004. Tree growth rates in north Australian savanna habitats: seasonal patterns and correlations with leaf attributes. *Australian Journal of Botany*. 52: 303-314.
- Proctor, J., Anderson, J.M., Fogden, S.C.L., Vallack, H.W., 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak: II. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *The Journal of Ecology*. 71: 261-283.
- Puig, H. et Prévost, M.F., 1986. Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*. 132: 159-171.
- Puig, H., 2001. La forêt tropicale humide. Belin, Paris.
- R Development Core Team, R., 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, <http://www.R-project.org>, Vienna.
- Reich, P.B. et Borchert, R., 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*. 72: 61-74.
- Richards, P.W., 1996. The tropical rain forest: an ecological study. Cambridge University Press, Cambridge.
- Risede, J.M., 1984. Observations préliminaires sur la situation du madère (*Colocasia esculenta*) et du malanga (*Xanthosomasagittifolium*) en Guadeloupe. Mémoire de fin d'études, ISTOM. Cergy-Pontoise.
- Rivera-Ocasio, E., Aide, T.M., McMillan, W.O., 2002. Patterns of genetic diversity and biogeographical history of the tropical wetland tree, *Pterocarpus officinalis* (Jacq.), in the Caribbean basin. *Molecular ecology*. 11: 675-683.
- Rivera-Ocasio, E., Aide, T.M., Rios-López, N., 2007. The effects of salinity on the dynamics of a *Pterocarpus officinalis* forest stand in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*. 23: 559-568.
- Robinson, D., 2001. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle. *Trends in Ecology & Evolution*. 16: 153-162.
- Roggy, J.C., Prévost, M.F., Gourbiere, F., Casabianca, H., Garbaye, J., Domenach, A.M., 1999. Leaf natural ^{15}N abundance and total N concentration as potential indicators of plant N nutrition in legumes and pioneer species in a rain forest of French Guiana. *Oecologia*. 120: 171-182.
- Roggy, J.C., Moiroud, A., Lensi, R., Domenach, A.M., 2004. Estimating N transfers between N_2 -fixing actinorhizal species and the non- N_2 -fixing *Prunus avium* under partially controlled conditions. *Biology and Fertility of Soils*. 39: 312-319.

- Rojo, J.P., 1972. *Pterocarpus* (Leguminosae-Papilionaceae) revised for the world. Phanerogarum Monographiae 5. Verlag J. Cramer., Lehre.
- Rousteau, A., 1995. Carte écologique de la Guadeloupe. ONF, Parc National de la Guadeloupe, Université des Antilles et de la Guyane, Pointe à Pitre.
- Rousteau, A. et Leblond, G., 1995. Les prairies inondables de Golconde. Bios. Pointe à Pitre.
- Saenger, P., 2002. Mangrove ecology, silviculture, and conservation. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- Saint-Etienne, L., Paul, S., Imbert, D., Dulormne, M., Muller, F., Toribio, A., Plenchette, C., Bā, A.M., 2006. Arbuscular mycorrhizal soil infectivity in a stand of the wetland tree *Pterocarpus officinalis* along a salinity gradient. *Forest Ecology and Management*. 232: 86-89.
- Sastre, C., Breuil, A., Bernard, J.F., Feldmann, P., Fournet, J., 2007. Plantes, milieux et paysages des Antilles françaises: écologie, biologie, identification, protection et usages. Parthénope, Montpellier.
- Saur, E., Bonhême, I., Nygren, P., Imbert, D., 1998. Nodulation of *Pterocarpus officinalis* in the swamp forest of Guadeloupe (Lesser Antilles). *Journal of Tropical Ecology*. 14: 761-770.
- Saur, E., Carcelle, S., Guezennec, S., Rousteau, A., 2000. Nodulation of legume species in wetlands of Guadeloupe (Lesser Antilles). *Wetlands*. 20: 730-734.
- Saur, E., Imbert, D., Abonnés, A., 2003. Traditional taro monoculture in the swamp forest of Guadeloupe. *Bois et Forêts des Tropiques*. 6: 85-89.
- Scarano, F.R., Ribeiro, K.T., de Moraes, L.F.D., de Lima, H.C., 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 13: 793-803.
- Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Ludwigshausen, S., Horna, V., Worbes, M., 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 581-597.
- Shearer, G., Duffy, J., Kohl, D.H., Commoner, B., 1974. A steady state model of isotopic fractionation accompanying nitrogen trans-formation in soil. *Soil Science Society of America*. 38: 315-322.
- Shearer, G. et Kohl, D.H., 1986. N₂-fixation in field settings: estimations based on natural ¹⁵N abundance. *Australian Journal of Plant Physiology*. 13: 699-756.
- Sheil, D., 2003. Growth assessment in tropical trees: large daily diameter fluctuations and their concealment by dendrometer bands. *Canadian Journal of Forest Research*. 33: 2027-2035.
- Sieffermann, R.G., 1988. Le système des grandes tourbières équatoriales. In: Anonymous Société de géographie, pp. 642-666.
- Snedaker, S.C., 1995. Mangroves and climate change in the Florida and Caribbean region: scenarios and hypotheses. *Hydrobiologia*. 295: 43-49.
- Spalding, M.D., Blasco, F., Field, C.D., 1997. World mangrove atlas. International Society of Mangrove Ecosystems, Okinawa.
- Stahl, C., Burban, B., Bompoy, F., Jolin, Z.B., Sermage, J., Bonal, D., 2010. Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 26: 393-405.
- Steege, H. et Persaud, C.A., 1991. The phenology of Guyanese timber species: a compilation of a century of observations. *Plant Ecology*. 95: 177-198.
- Stumpf, R.P. et Haines, J.W., 1998. Variations in tidal level in the Gulf of Mexico and implications for tidal wetlands. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 46: 165-173.

- Swaine, M.D., Lieberman, D., Putz, F.E., 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology*. 3: 359-366.
- Sylla, S.N., Ndoye, I., Gueye, M., Ba, A.T., Dreyfus, B., 2002. Estimates of biological nitrogen fixation by *Pterocarpus lucens* in a semi arid natural forest park in Senegal using ¹⁵N natural abundance method. *African Journal of Biotechnology*. 1: 2.
- Teixeira, A.P., Assis, M.A., Siqueira, F.R., Casagrande, J.C., 2008. Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. *Wetlands Ecology and Management*. 16: 451-461.
- Ter Braak, C.J.F., 1990. CANOCO 3.11 computer program. Agricultural Mathematics group, Wageningen.
- Ter Braak, C.J.F. et Šmilauer, P., 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, New York.
- UNESCO, 1973. International classification and mapping of vegetation. UNESCO, Paris.
- Van Schaik, C.P., 1986. Phenological changes in a Sumatran rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 2: 327-347.
- Van Schaik, C.P., Terborgh, J.W., Wright, S.J., 1993. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 24: 353-377.
- Vazquez Collazo, I. et Geils, B.W., 2002. *Psittacanthus* in Mexico. In: Geils, B.W., Cibrián Tovar, J., Moody, B. (Eds.). Mistletoes of North American Conifers. USDA Forestry Service General Technical Report, Fort Collins. pp. 9-17.
- Vitousek, P.M., Cassman, K., Cleveland, C., Crews, T., Field, C.B., Grimm, N.B., Howarth, R.W., Marino, R., Martinelli, L., Rastetter, E.B., 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry*. 57: 1-45.
- Weaver, P.L., 1997. *Pterocarpus officinalis* Jacq. US Department of Agriculture, Forest Service, Southern Research Station, Río Piedras.
- Williams, K., Ewel, K.C., Stumpf, R.P., Putz, F.E., Workman, T.W., 1999. Sea-level rise and coastal forest retreat on the west coast of Florida, USA. *Ecology*. 80: 2045-2063.
- Wilson, K.B., Baldocchi, D.D., Hanson, P.J., 2000. Quantifying stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation resulting from leaf aging and drought in mature deciduous tree species. *Tree physiology*. 20: 787-797.
- Wittmann, F. et Parolin, P., 1999. Phenology of six tree species from Central Amazonian várzea. *Ecotropica*. 5: 51-57.
- Wolf, A., Møller, P.F., Bradshaw, R.H.W., Bigler, J., 2004. Storm damage and long-term mortality in a semi-natural, temperate deciduous forest. *Forest Ecology and Management*. 188: 197-210.
- Woodroffe, C.D., 1990. The impact of sea-level rise on mangrove shorelines. *Progress in Physical Geography*. 14: 483-520.
- Worbes, M., 1985. Structural and other adaptations to long-term flooding by trees in central Amazonia. *Aamazonia*. 9: 459-484.
- Worbes, M., Klinge, H., Revilla, J.D., Martius, C., 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of várzea forests in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science*. 3: 553-564.
- Worbes, M., 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: Junk, W.J. (Ed.). The Central Amazon floodplains. Ecology of a pulsing system. Springer Verlag, Berlin. pp. 223-266.

- Worbes, M., 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology*. 87: 391-403.
- Wright, J.S., 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*. 130: 1-14.
- Wright, S.J. et van Schaik, C.P., 1994. Light and the phenology of tropical trees. *American Naturalist*. 143: 192-199.
- Wright, S. et Cornejo, F., 1990. Seasonal drought and leaf fall in a tropical forest. *Ecology*. 71: 1165-1175.
- Zimmerman, J.K., Wright, S.J., Calderón, O., Pagán, M.A., Paton, S., 2007. Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *Journal of Tropical Ecology*. 23: 231-251.
- Zou, X., Zucca, C.P., Waide, R.B., McDowell, W.H., 1995. Long-term influence of deforestation on tree species composition and litter dynamics of a tropical rain forest in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*. 78: 147-157.

Sites internet

- <http://www.fao.org/docrep/w4095e/w4095e00.HTM>
- http://www.sms.si.edu/IRLspec/Cardis_guanhu.htm
- <http://www.meteo.gp/>
- <http://ptaff.ca>

Annexes

Annexe 1

Perception de la forêt marécageuse

Le terme de « mangrove » désigne traditionnellement aux Antilles, à la fois la mangrove au sens propre et la forêt marécageuse. D'après les travaux de J. Barrau (1980), c'est dès les débuts de la préhistoire amérindienne que les « mangroves » procuraient d'importantes ressources aux populations insulaires. Ces civilisations précolombiennes effectuaient une gestion raisonnée des ressources naturelles, procédant à des prélèvements sélectifs qui n'étaient pas de nature à compromettre le maintien des populations animales et végétales exploitées.

A leur arrivée, les européens ont été déconcertés par cette « mer boisée » qui leur est apparue comme un milieu peu utilisable voire maléfique. Ce sentiment de milieu hostile a conduit le Père Labat, au XVII^{ème} siècle, à se demander si le principal intérêt de la mangrove n'était pas son caractère impénétrable. Cette caractéristique rendait toute attaque par surprise impossible et constituait ainsi une barrière naturelle vis-à-vis des ennemis (Barrau et Montbrun, 1978).

Bien que la perception d'insalubrité l'ait largement emporté sur les avantages économiques offerts par ce milieu, les colons ont su en apprécier les ressources. Très vite des exactions ont été commises dans l'exploitation de la faune de la zone côtière (extermination des lamantins, des tortues, ramassage excessif des huîtres de palétuvier, chasse effrénée aux oiseaux...). La végétation a subi une pression plus modérée mais constante (bois de feu, bois d'œuvre, matériaux tannifères...). Dans le même temps, et ce dès le début de la colonisation, le rêve de poldérisation et d'assainissement des milieux humides a fait son apparition. Ce rêve s'est vite matérialisé avec les réalisations hollandaises dans les marais guyanais (Barrau, 1980) et l'aménagement de marais salants dans régions les plus arides de la Caraïbe.

L'environnement « mangrove », totalement différent des milieux naturels pour lesquels avait été forgé le droit français, a posé un problème « juridico-administratif ». Cette situation a été compliquée par l'instauration, aux Antilles françaises, de la zone des « Cinquante Pas Géométriques ». Cette zone, créée par Colbert au XVIII^{ème} siècle, correspond à une bande littorale, de 50 pas de large comptés à partir du rivage de la mer, relevant du domaine public de l'État, inaliénable et imprescriptible. Elle est utilisée à l'époque à des fins militaires, dans un souci de protection des habitants.

Annexe 1 (suite)

Cette situation a perduré de longues années permettant ainsi à la « mangrove » de devenir une aire de libre exercice et d'appropriation des ressources naturelles. L'imbroglio concernant le statut de la « mangrove » a permis aux colons Blancs, ayant déjà monopolisé à leur profit les meilleures terres, d'agir à leur guise ou presque, dans ce milieu qui était en quelque sorte un « *no man's land* » administratif. Dans un même temps, cela a permis aux Noirs, descendants des esclaves africains, de s'insérer dans un environnement non attribué et de profiter de ses ressources. Ils y ont été parfois encouragés par les planteurs Blancs qui espéraient se servir de l'exploitation de ce milieu par les Noirs comme d'un paravent ou encore d'un « échelon pionnier » pour leur propre récupération des terres (Barrau et Montbrun, 1978). Ainsi, de nombreuses habitations se sont développées en marge des « mangroves ». Des bases de pêche ont été installées sur les canaux, et « l'arrière-mangrove » (ensemble des milieux inondables non salés) a été utilisée pour la culture du Madère (*Collocasia esculenta*, Aracées)...

Ces milieux, difficilement pénétrables, ont également servi de refuge aux « nègres-marrons » durant la lutte contre l'esclavage (Mege et Anselme, 1997). Ces derniers ont alors installé de véritables jardins créoles où étaient plantés des madères, des cocotiers, des bananiers et diverses autres espèces tolérant l'engorgement des sols.

Actuellement, ces milieux sont considérés par leurs utilisateurs comme des « espaces marginaux », des « espaces libres » que tout le monde peut utiliser (Dolidon, 2004). Le désir de transformation de ces espaces persiste mais, d'après Barrau (1980) il existe une divergence d'attitude entre « société dominante » et « société dominée » au sujet de la « mangrove ». Pour la première le désir de conquête foncière nouvelle s'impose (drainage pour l'agriculture, remblaiement pour les infrastructures urbaines et routières). Pour la seconde le souci de conserver le droit d'usage libre des ressources de ces milieux s'impose, y compris le droit de s'y débarrasser des déchets dont personne ne veut.

Parallèlement, se développe cependant une approche différente qui repense le rapport entre l'homme et ces milieux marécageux. Ces derniers sont considérés comme faisant partie d'un écosystème riche aux nombreux services écologiques qu'il est important de protéger et de sauvegarder.

Annexe 1 (fin)

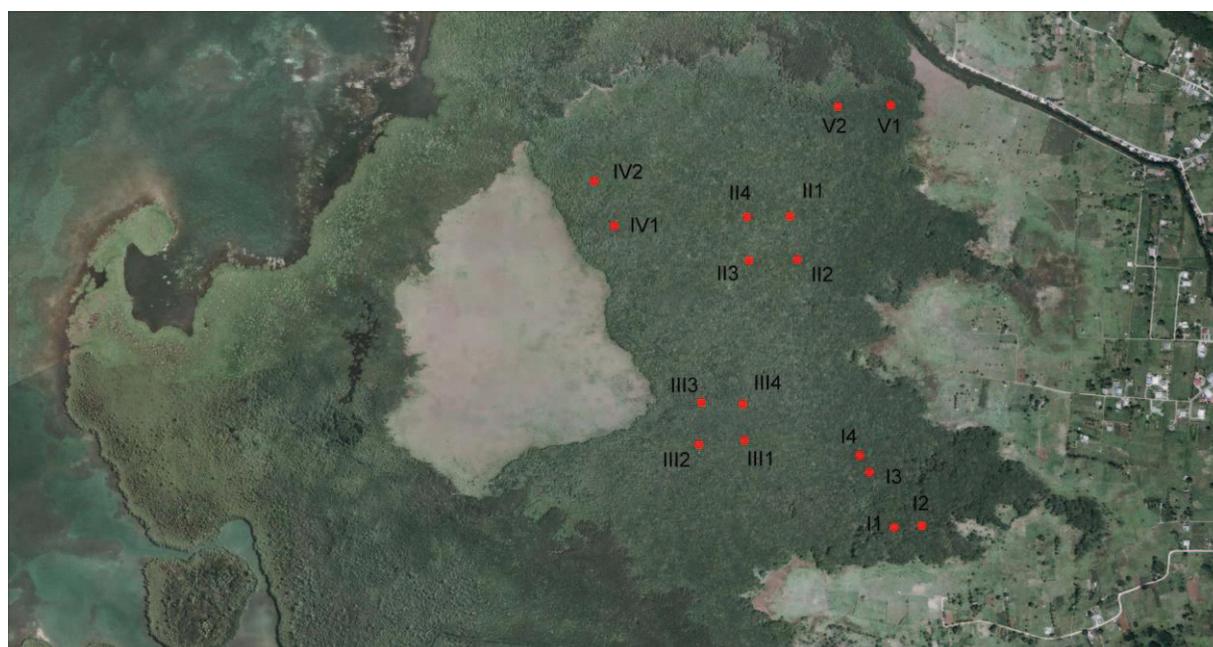
Références bibliographiques :

- Barrau J., 1980. Mangroves et zones côtière : aspects liés à l'Homme. Mangrove et zone côtière, bulletin de liaison du groupe de travail N° 5. DGRST, Guadeloupe.
- Barrau J. et Montbrun Ch., 1978. La mangrove et l'insertion humaine dans les écosystèmes insulaires des Petites Antilles : le cas de la Martinique et de la Guadeloupe. *Social Science Information*. 17 : 897-919.
- Mège S. et Anselme M., 1997. Plan de gestion de la Réserve Naturelle du Grand Cul-de-sac Marin 1998-2002. PLB, Guadeloupe.
- Dolidon B., 2004. Culture du *Colocasia esculenta* (madère) en forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis*. Mémoire de DESS, Université Antilles Guyane. Guadeloupe.

Annexe 2

Coordonnées GPS des stations d'étude et leur positionnement sur une ortho photo aérienne.

Stations	Longitude	Latitude
I1	-61,52524017°	16,29573088°
I2	-61,52451151°	16,29576329°
I3	-61,52587671°	16,29715213°
I4	-61,52613535°	16,39758783°
II1	-61,52793921°	16,30376489°
II2	-61,52775267°	16,30264351°
II3	-61,52902573°	16,30263594°
II4	-61,52907128°	16,30374892°
III1	-61,52919051°	16,29799838°
III2	-61,53039005°	16,29790209°
III3	-61,53031698°	16,29898840°
III4	-61,52921709°	16,29893548°
IV1	-61,53258445°	16,30354926°
IV2	-61,53309870°	16,30470643°
V1	-61,52525075°	16,30660931°
V2	-61,52665014°	16,30658428°



Position des stations d'étude sur une ortho photo aérienne de la forêt marécageuse de Golconde, Guadeloupe. En partant de la gauche on distingue : le lagon, la mangrove, un marais à Cypéracées, la forêt marécageuses, les prairies humides pâturées et les premières habitations.

Annexe 3

Détails du dispositif expérimental (Photos : J. Migeot).



Collecteur de litière.



Piézomètre entouré de Géotextile.



Panneau d'identification des parcelles.



Marquage et repérage des arbres.



Ruban dendromètre.

Annexe 3 (fin)

Actions de terrain



Mesure de la hauteur et de la conductivité de la nappe dans les piézomètres avec Modeste Salignat, garde au Parc National. (Photo : R. Rossignol)



Récolte et pesé du gros bois à l'aide d'une balance installée entre deux *P. officinalis* avec Daniel Imbert. (Photo : R. Rossignol)



Lecture d'un ruban dendromètre installé au dessus des contreforts de *P. officinalis*. (Photo : R. Rossignol)



Mesure du potentiel d'oxydoréduction du sol immédiatement après son extraction à la tarière. (Photo : D. Imbert)

Annexe 4

Références des analyses chimiques de sols et d'eau de nappe réalisées par L'INRA

A. Sols

1 Mesure du pH à l'eau et au KCl 1M – méthode électrométrique

NF ISO 10390, 1994 : Qualité du sol – Détermination du pH.

Le sol est séché à l'air et tamisé à 2 mm. Le dosage se fait à l'aide d'une électrode en verre dans une suspension de sol diluée 1/5 ou 1/2,5 (v/v) de sol dans l'eau déminéralisée ou du KCL à 1M

2 Détermination de l'humidité résiduelle d'échantillons de sols préparés pour analyse NF ISO 11465, Août 1994 : Séchage à 105 °C jusqu'à poids constant des échantillons de sols tamisées à 2 mm.

ISO 11465, 1994 : Qualité du sol – Détermination de la teneur pondérale en matière sèche et en eau – Méthode gravimétrique.

3 Détermination de la teneur totale en azote par combustion sèche

ISO 13878, 1998 : Combustion à 1000°C en présence d'oxygène d'un échantillon de sol tamisé à 0,2 mm puis dosage du N₂ libéré à l'aide d'un analyseur élémentaire carbone azote « NC 2100 Soil CE instruments » (Dumas, 1831).

ISO 10694, 1995 : Qualité du sol – Dosage du carbone organique et du carbone total après combustion sèche (analyse élémentaire).

4 Détermination de la teneur totale en carbone par combustion sèche

ISO 10694, 1995 : Qualité du sol – Dosage du carbone organique et du carbone total après combustion sèche (analyse élémentaire).

Combustion à 1000°C en présence d'oxygène d'un échantillon de sol tamisé à 0,2 mm puis dosage du CO₂ libéré à l'aide d'un analyseur élémentaire carbone azote « NC 2100 Soil CE instruments » (Dumas, 1831).

5 Détermination de la teneur en carbone organique – méthode sulfochromique

NF ISO 14235, 1998 : Qualité du sol : dosage du carbone organique par oxydation sulfochromique.

Oxydation de la matière organique d'un échantillon de sol préparé pour essai, selon la norme NF X 31-101 par le bichromate de potassium en excès, en milieu sulfurique et à 135°C. Les ions bichromates +VI (Cr⁶⁺) qui colorent la solution en rouge, sont réduits par le carbone organique en ions +III (Cr³⁺) qui colorent la solution en vert. L'intensité de ce vert, est mesurée par spectro-colorimétrie à 580 nm sur « Autoanalyseur Bran-Luebbe III ». Partant de l'hypothèse que l'oxydation d'un atome de carbone de matière organique produit 4 électrons, il existe une relation entre Cr³⁺ formé et la quantité de carbone organique. La méthode est calibrée en utilisant du glucose comme source de carbone oxydable.

Annexe 4 (suite)

6 Détermination des bases échangeables par l'acétate d'ammonium – méthode par agitation X 31-108 Mai 1982

NF T 01-041, 1975 : Spectrométrie d'absorption atomique.

NF T 20-001, 1996 : Spectrométrie d'émission de flamme.

NF ISO 11464 : Qualité des sols – Prétraitement des échantillons de sol pour analyses physico-chimiques – Indice de classement X 31-412.

ISO 11465 : Qualité des sols - Détermination de la teneur en matière sèche et en eau pondérale - Méthode gravimétrique (indice de classement: X 31-102).

Le sol est séché à l'air et tamisé à 2 mm. Les cations du sol sont extraits par agitation de la prise d'essai en présence d'une solution d'acétate d'ammonium 1M à pH 7 avec un rapport d'extraction 1/20 (m/v). Les cations (Ca, Mg, K, Na) sont ensuite dosés au Spectromètre de flamme en absorption atomique (AA FS240 de Varian).

7 Détermination de la capacité d'échanges cationique (CEC) à pH 7

NF X 31-130, 1999: Détermination de la capacité d'échange cationique (CEC) et des cations extractibles

Le sol est séché à l'air et tamisé à 2 mm. Les cations du sol sont déplacés par percolation de 2,5 g de sol à l'aide 70 ml d'une solution d'acétate d'ammonium 1M à pH 7. Puis après rinçage à l'alcool, l'ammonium fixé est déplacé par agitation pendant 1 h dans 50 ml d'une solution de NaCl 1 M. Après filtration sur filtre sans cendre Whatman n° 40, l'ammonium fixé est dosé par colorimétrie sur un Autoanalyseur Bran-Luebbe III selon la méthode de Searle (1984) and Michael (1980).

8 Détermination du phosphore assimilable selon la méthode Olsen Dabin

Le phosphore est solubilisé au moyen du réactif d'Olsen modifiée. Ce réactif composé d'un mélange de bicarbonate de sodium 0,5 N et de fluorure d'ammonium 0,5 N à pH 8,5 convient mieux à l'extraction du phosphore assimilable dans les sols tropicaux, que le réactif de Truog. (Travaux de T.L. Jackson, S. Vachartoyan et coll. 1964).

Le phosphore libéré est dosé par colorimétrie selon la méthode de Duval (Duval, 1963). En milieu sulfurique, le molybdate d'ammonium réagit en donnant le complexe phosphomolybdique, qui est ensuite réduit par un excès d'acide ascorbique à chaud avec développement d'un complexe bleu, bleu de molybdène absorbant à 660 nm sur « Autoanalyseur Bran-Luebbe III » (Dabin, 1963).

B. Eau de nappe

1 Détermination des cations (Ca, Mg, K, Na) dans les eaux.

Les échantillons sont centrifugés à 3000 tours/min puis les cations sont dosés par spectrométrie d'absorption atomique AA FS240 de Varian.

2 Détermination du phosphore dans les eaux.

Les échantillons sont centrifugés à 3000 tours/min puis le phosphore soluble est dosé par colorimétrie selon la méthode au bleu de molybdène et mesuré à 660 nm par spectrométrie UV-Visible Cary 100 de Varian (Duval, 1963).

Annexe 4 (fin)

Références bibliographiques :

Dabin B., 1963. Fractionnement des différentes formes de phosphore du sol. Cah Ortom, ser Pédologie. 3 : 33-42.

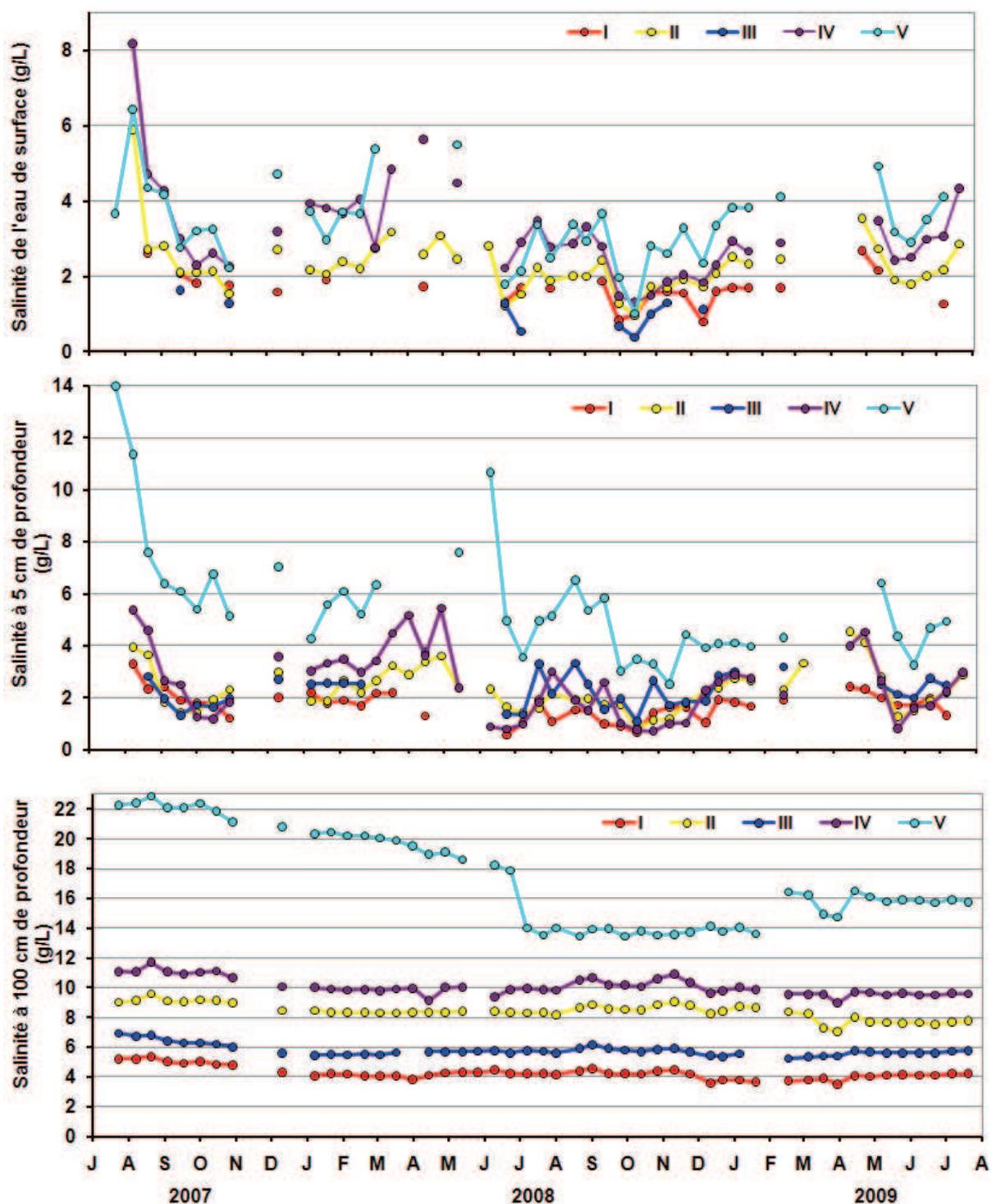
Duval, L., 1963. Étude des conditions de validité du dosage céruléomolybdique de l'acide phosphorique, conséquences pratiques. Chim. Anal. 45 : 237-250.

Krom, M.D., 1980. Spectrometric determination of ammonia. The Analyst. 105 : 305-316.

Searles, P.L., 1984. The Berthelot or indophénol reaction and its use in the analysis chemistry of nitrogen. The analyst. Vol. 109.

Annexe 5

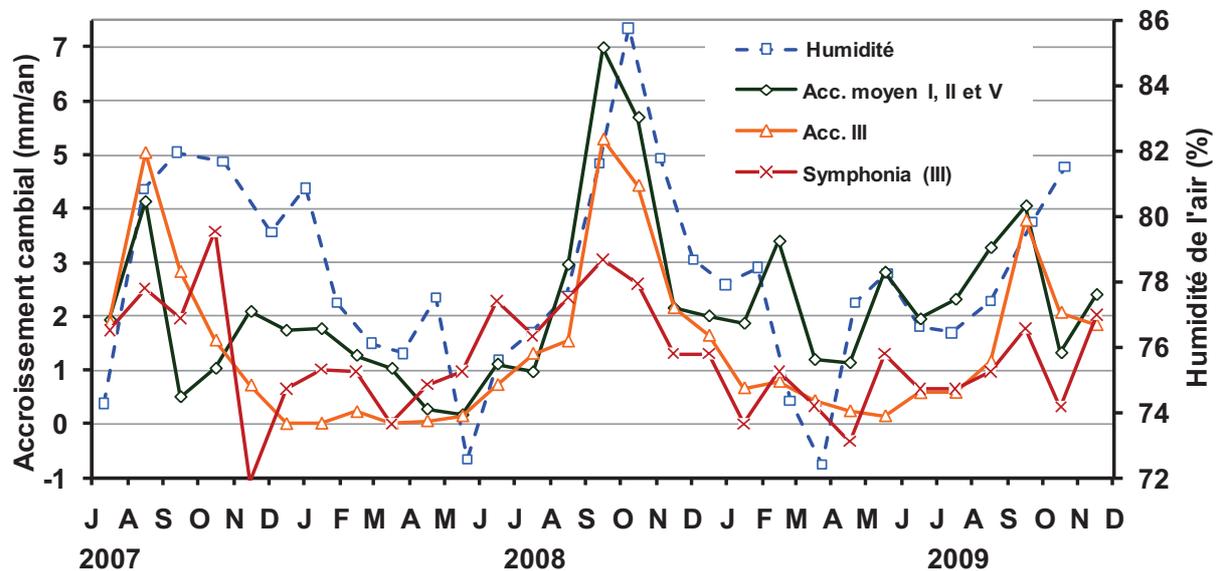
Salinité de l'eau de nappe en surface, à 5 cm et à 1 m de profondeur



Évolution sur 24 mois de la salinité moyenne de la nappe en surface, à 5 cm et à 100 cm de profondeur par rapport à la surface du sol mesurée dans chaque station pour la période 2007-2009 (relevés tous les 14 jours).

Annexe 7

Variations saisonnières du taux d'humidité de l'air et de la croissance cambiale de *P. officinalis* et de *S globulifera*.



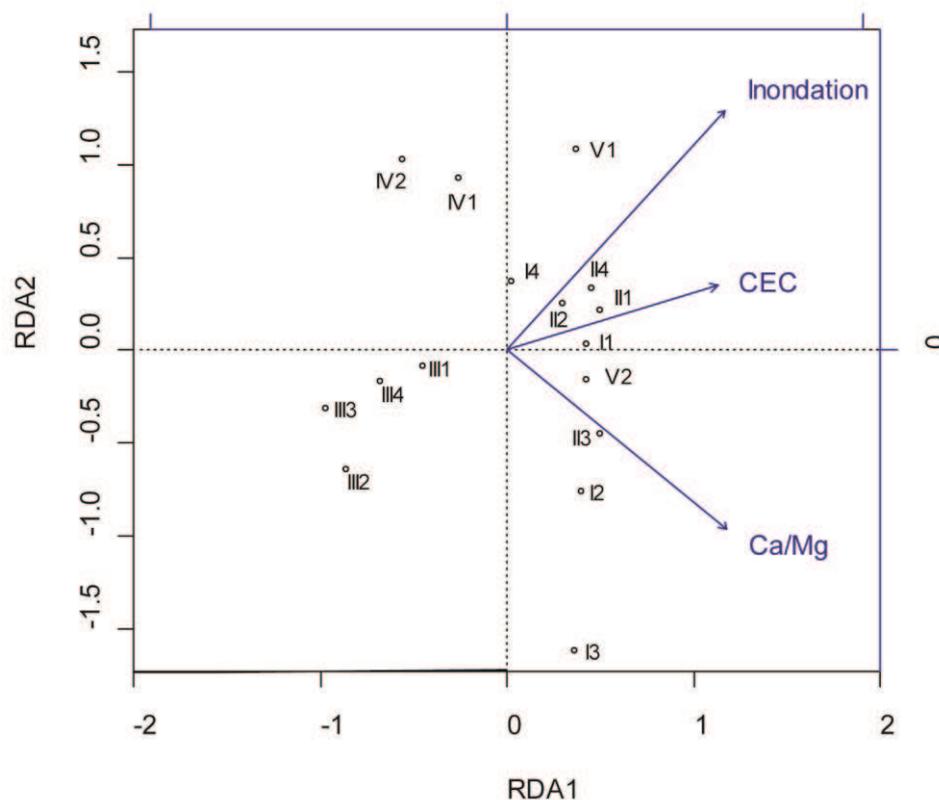
Humidité de l'air (%) et accroissement cambial moyen net de *P. officinalis* et *S. globulifera* (mm/an) dans la station III (resp. n=9 et n=4) et de *P. officinalis* dans les stations I, II et V (n=27).

Annexe 8

Résultats complémentaires de l'analyse canonique de redondance (RDA, Redundancy Analysis) réalisée au paragraphe III-3.

Principaux résultats de la RDA. Le cumul des pourcentages de variance expliquée sont indiqués entre parenthèse.

Axes	1	2	3	4
Eigenvalues	0.23	0.08	0.03	0.18
Vegetation-environment correlations	0.91	0.65	0.42	0.00
Percentage variance of vegetation data	27.1	9.16 (36.3)	2.99 (39,3)	21.4 (60.7)
Percentage variance of vegetation-environment relation	69.1	23.3 (92.4)	7.6 (100)	0.0
Environmental factors-environmental axis correlations				
Inondation	0.61	0.68	-0.40	0.0
CEC	0.59	0.18	0.79	0.0
Ca/Mg	0.62	-0.51	-0.60	0.0



Projection des stations issue de la RDA. Les flèches bleues (trait continu) représentent les variables édaphiques.