

ECOLOGIE DES BAS FONDS

Encadrants :

Bruno Ferry
Jean-Claude Gegout
Henri Laborde

Sergio De Miguel
Anne Degueret
Carole Gaudrain
Anne Salvado
Laurent Tessier

REMERCIEMENTS

Nous tenons vivement à remercier :

M. Pascal PETRONELLI, agent du CIRAD sur le site de Paracou, pour son aide et ses précieux conseils en botanique ;

Sylvie Gourlet-Fleury pour l'envoi de ses données de croissance et de compétition des arbres du dispositif de Paracou ;

Bruno Ferry et Jean-Claude Gegout et henri Laborde pour leur aide tout au long du projet ;

Et tous les étudiants du site de Paracou, pour la super ambiance qui y régnait !

INTRODUCTION

Le dispositif de Paracou a été mis en place au début des années 80 pour étudier les effets d'une exploitation classique des bois d'œuvre et de traitements sylvicoles sur la dynamique forestière. Le principal objectif était d'aider le gestionnaire forestier à élaborer des règles de gestion durable de la ressource forestière.

Les parcelles furent installées avec le souci de minimiser la variabilité des facteurs édaphiques et géographiques. Toutefois, l'approfondissement des connaissances au fil des ans a montré que ces sources de variabilité ont des effets très perceptibles, qu'il importe de prendre en compte pour affiner notre compréhension du fonctionnement de l'écosystème et des comportements des espèces.

Parmi les facteurs édaphiques qui varient au sein des parcelles du dispositif, la situation à proximité des cours d'eau vs. sur les interfluves a les effets les plus importants sur la distribution des espèces (Collinet, 1997).

La typologie, puis la cartographie de ces situations dites « de bas-fond » a été entreprise depuis 1998 dans le cadre du module FTH. Après quelques tâtonnements (FTH 1998, 1999), il a été jugé intéressant sur le plan écologique et efficace sur le plan pratique de cartographier la profondeur dans le sol des nappes perchées liées aux cours d'eau, en s'assurant chaque année que le niveau des nappes est proche de celui des années précédentes. Neuf parcelles du dispositif sylvicole principal, plus la parcelle expérimentale de 25 ha (n°16), ont déjà été cartographiées.

L'exercice proposé dans le cadre du module FTH 2001 est d'achever la cartographie des stations de bas-fonds (il reste à faire les parcelles 5, 9, 10, 13, 14, 15) avec les méthodes établies lors du module FTH 99, puis d'exploiter les résultats en croisant cette variable édaphique avec divers paramètres caractérisant la dynamique forestière.

Le travail entrepris présente les intérêts suivants :

Il permet de comparer quantitativement la dynamique forestière en bas-fond et hors bas-fond sur des surfaces importantes ; des résultats précis sont attendus quant à la dynamique moyenne de l'écosystème et à celle d'un nombre important d'espèces.

La comparaison de la fréquence et la croissance, en bas-fond v. sur interfluve, des espèces présentes à Paracou en effectif suffisant apportera une information intéressante, et contribuera à affiner les notions de « groupes fonctionnels » développées au cours des dernières années en vue d'établir des modèles du fonctionnement de la forêt.

La carte des bas-fonds étant réalisée sur l'ensemble du dispositif, elle pourra être intégrée à terme aux modèles de dynamique forestière établis à partir des données de Paracou, en particulier le modèle « arbre », dépendant des distances, établi par S. Gourlet-Fleury (1999).

Par ailleurs, cette année, nous avons décidé de nous intéresser à une partie plus botanique. En effet, sur le dispositif expérimental de Paracou ont été inventoriés plusieurs milliers d'arbres. A partir de dix centimètres de diamètre, ceux-ci sont déterminés, mesurés, localisés sur SIG (en coordonnées sur la parcelle) et numérotés.

Il s'avère que les dénominations, souvent liées aux usages locaux, qui ont été utilisées pour la détermination des arbres, ne correspondent pas toujours à la systématique scientifique.

Le cas du Maho est exemplaire. Cet arbre apparaît dans l'inventaire sous deux formes : maho rouge et maho noir. Ces dénominations recoupent en fait, au moins deux genres *Lecythis* et *Eschweilera* (Lecythidaceae) et sept ou huit espèces. Deux maho de types différents peuvent appartenir à l'un ou à l'autre genre et réciproquement.

Afin d'affiner certaines identifications botaniques, ou d'étudier des variations morphologiques de certaines espèces en fonction de la position en bas-fond v hors bas-fond, nous avons décidé de traiter les objectifs suivants :

Explorer la diversité floristique des Maho noirs et rouges, et tenter d'établir des liens entre les morphoespèces que l'on parviendra à distinguer et le facteur « bas-fond ».

Le genre *Symphonia* est également intéressant à étudier. Celui-ci pousse apparemment de façon indifférente dans les bas fonds et hors bas-fonds. Mais la question se pose sur l'éventuelle présence de deux espèces: en effet, le problème est de savoir si la mise en place de pneumatophores, dans les bas fonds correspond à une adaptation de l'espèce au milieu ou alors au fait qu'il existe deux espèces de *Symphonia* différentes. Un second objectif pourrait alors être d'explorer le "groupe" *Symphonia globulifera* afin de noter la présence ou non de pneumatophores que l'on croisera ensuite avec la profondeur de nappe.

1 MATERIEL ET METHODES

CARTOGRAPHIE DES BAS-FONDS

1.1 Phase de terrain

1.1.1 Mesure de la profondeur de nappe

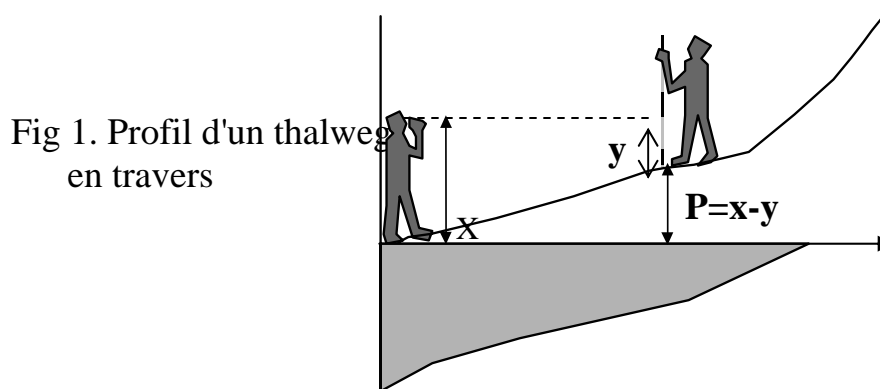
Méthode de mesures

La méthode utilisée est la même que celle mise au point par l'équipe FTH 1999.

Dans le cas d'un thalweg à peu près rectiligne:

On s'appuie sur l'hypothèse que la surface de la nappe est horizontale dans une direction perpendiculaire au thalweg. On peut alors évaluer la profondeur de nappe au

pied de chaque arbre numéroté, situé sur cette perpendiculaire à partir de la profondeur de nappe au niveau du thalweg.



Dans le cas d'un thalweg sec, on mesure la profondeur de la nappe dans un trou effectué à la tarière pédologique (P'). La profondeur P de la nappe au pied de l'arbre est alors donnée par :

$$P = x + P' - y$$

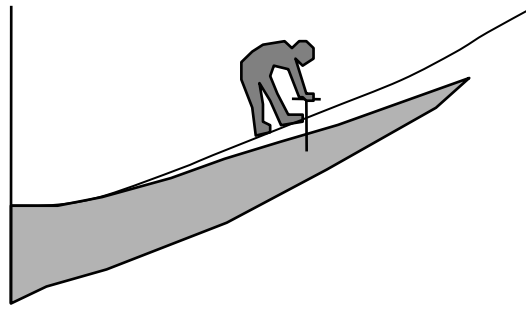
On note alors sur le terrain des classes de profondeur allant de 10 en 10 cm : classe n° 0 pour 0-10 cm, classe n° 1 pour 10-20 cm, etc. Au-delà de la classe 10, il faut évaluer uniquement la profondeur de la nappe pour une ligne d'arbres frontaliers avec la zone de bas-fond, de façon à pouvoir tracer le plus précisément possible la limite « prof. nappe = 1 m ».

Cependant, dans le cas de nappes à comportement particulier (nappe plongeante, écoulement non visible superficiellement...), il s'avère utile d'utiliser une autre méthode. Il s'agit de repérer les profondeurs de nappe égales à 60 cm et 1 mètre, grâce à plusieurs sondages effectués à la tarière au préalable. On obtient alors trois zones Bas (B=0-60cm), Intermédiaire (I=60-100cm), Haut (H>100cm) dans lesquelles on relève les numéros d'arbres nous permettant de matérialiser ces limites, en vue de la cartographie finale sur SIG.

Dans le cas d'un thalweg à forts méandres, ou d'une large zone de bas-fond:

Il est nécessaire de faire un certain nombre de sondages à la tarière, aussi denses que cela paraît nécessaire pour être en mesure de faire des évaluations fiables de la profondeur de nappe sur l'ensemble de la zone.

Fig 2. Sondage
à la tarière



Limites et inconvénients

- Délai de stabilisation de la nappe dans les sondages pédologiques

Lorsqu'un sondage pédologique est effectué, il existe un phénomène de rabattement de la nappe. La mesure ne peut donc pas être réalisée tout de suite. Il faut attendre entre 2 et 20 minutes selon la texture, et donc la perméabilité, pour que la nappe se stabilise. Pour cette raison, il a été nécessaire qu'une personne parte en amont avant le passage de l'équipe de mesure.

- Imprécision des données relevées sur le terrain

Ces imprécisions sont liées à :

- Une mauvaise lisibilité des numéros sur certains arbres
- Difficulté de repérer avec exactitude la perpendiculaire à la crique
- Non précision des changements de carré (redondance de numéros)
- Erreurs possible lors de la saisie des données

1.2 Phase de cartographie

1.2.1 *Importation des données terrain*

Les données de terrain ont été saisies dans un classeur excel qui n'a pas subi de modification afin de retrouver les erreurs potentielles effectuées lors de la saisie des données ou sur le terrain (inversion de parcelle, de carré...).

Pour préparer les données brutes à l'importation sur arcview en vue de la digitalisation, les doublons ont été éliminés pour chaque parcelle et chaque carré. Une vérification graphique permet d'isoler les points aberrants et de repérer certaines erreurs importantes. On doit en effet retrouver plus ou moins la configuration des bas fonds.

1.2.2 Attribution à chaque arbre d'une classe de profondeur de nappe

Sur le dispositif de Paracou, il est intéressant de rappeler que tous les arbres sont inventoriés et positionnés sur SIG. Nous avons alors attribué une même couleur à chaque arbre relevé sur le terrain et appartenant à une classe de profondeur de nappe identique.

Pour une meilleure lisibilité de la carte, les différentes classes de profondeur relevées sur le terrain ont été regroupées:

- ✓ Classe 1: 0 à 60 cm de profondeur
- ✓ Classe 2: 60 à 100 cm de profondeur
- ✓ Classe 3: > 100 cm de profondeur

Ainsi, pour tracer les limites de zones, nous avons pris en compte : les points de même couleur, les courbes de niveau, l'emplacement de la crique lorsqu'elle était présente et la mise à l'écart des points aberrants.

A chaque zone de classe de profondeur différente ainsi délimitée correspond une couleur spécifique, à l'exception de la classe 3 qui représente en fait la zone hors bas-fond (>100cm de profondeur) présente sur tout le reste de la parcelle.

Grâce aux cartes réalisées sous SIG, il a alors été possible d'attribuer une valeur de classe de profondeur de nappe à tous les arbres des parcelles étudiées et non plus seulement aux seuls arbres relevés sur le terrain.

Ces informations ainsi que les données de croissance communiquées par Sylvie Gourlet-Fleury ont pu être rassemblées sur des fichiers uniques.

1.2.3 Limites et inconvénients du SIG

Plusieurs imprécisions sont aussi apparues à ce stade:

- ✓ Localisation des arbres ponctuellement imprécise sur le SIG (il est arrivé sur le terrain de constater une différence de plusieurs mètres entre la position réelle d'un arbre et sa position sur la carte)
- ✓ A certains endroits, le faible nombre d'arbres en raison des chablis, pinotières ou tout simplement de la faible densité nous a empêchés de pouvoir extrapoler correctement la limite des zones.

1.3 Phase de traitement des données sur excel

1.3.1 Analyse de la relation croissance/station

Pour analyser la relation croissance/station, nous avons utilisé les données de croissance et les indicateurs de compétition (surface terrière de chaque arbre dans un rayon de 20 m) établies par S. Gourlet-Fleury (com. pers.) pour les parcelles 1 à 12.

Dans ces parcelles, entre 1984 et 1988, des traitements sylvicoles ont été réalisés selon 3 modalités d'intensité croissante. Les surfaces terrières mesurées en 1988 présentent alors une fourchette intéressante pour l'analyse de l'accroissement moyen. Pour cette raison nous avons analysé les accroissements calculés sur la période 88-90.

Pour chaque espèce ou pour le peuplement global, on a calculé les moyennes de l'accroissement et des surfaces terrières par grand types de milieux (profondeur de nappe inférieure vs supérieure à 1 m) et par groupes de parcelles de traitement homogène (T0 = témoin : 1, 6, 11 ; T1 = exploitation du bois d'œuvre : 2, 7, 9 ; T2 = T1 + dévitalisations : 3, 5, 10 ; T3 = T2 + coupe de sous-bois : 4, 8, 12).

Nous avons aussi calculé les erreurs standard de la moyenne pour l'accroissement.

1.3.2 Calcul des densités d'espèces.

Nous avons sélectionné les « espèces » (codes de Paracou) significatives, c'est à dire les espèces présentes dans au moins 10 parcelles, et ayant un effectif minimum de 100 arbres sur sol drainé ou 10 arbres en bas-fond. En effet, la proportion moyenne en surface des bas-fond sur l'ensemble des parcelles est de l'ordre de 10% .

Pour chacune de ces espèces, on a calculé une densité moyenne sur chacun des 3 types de station : profondeur de nappe inférieure à 60 cm, comprise entre 60 et 100, ou supérieure à 1m. Chacune de ces densités moyennes est la moyenne des densités sur chaque parcelle, pondérées par l'effectif total de l'espèce sur la parcelle. Ce mode de calcul donne d'autant plus de poids aux parcelles où l'espèce est abondante, donc où les densités calculées par milieu sont significatives.

Pour caractériser l'autécologie d'une espèce par un paramètre unique, nous avons calculé le rapport de la densité en bas-fonds où la profondeur de nappe est inférieure à 60 cm par la densité hors bas-fond (prof nappe > 1 m).

BOTANIQUE

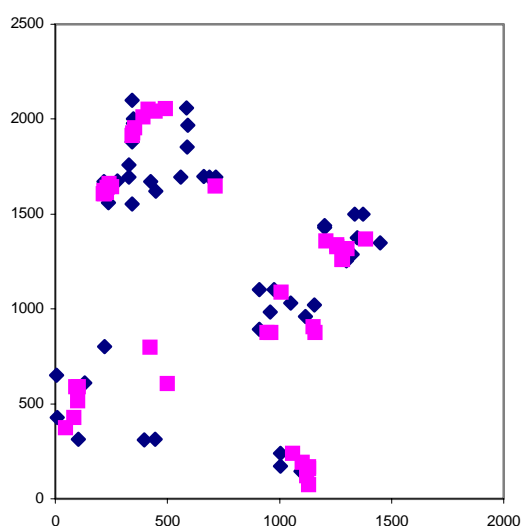
L'inventaire du CIRAD sur le dispositif expérimental de Paracou a permis de localiser l'ensemble des *Maho* et des *Symphonia* dans les parcelles étudiées.

Les individus en question feront l'objet d'une analyse descriptive grâce à une fiche signalétique fournie par le CIRAD puis modifiée. Des rameaux, des feuilles, des fleurs et des fruits seront récoltés dans la mesure du possible pour compléter la description.

1.4 Plan d'échantillonnage des arbres

Afin d'établir une correspondance entre le milieu et les taxons analysés, il a été décidé d'échantillonner un nombre équivalent d'arbres de chaque taxon en bas-fond et hors bas-fond. De plus, pour éviter des ressemblances morphologiques liées à des phénomènes de parenté, les arbres échantillonnés ont été répartis sur plusieurs parcelles et choisis de façon à ce qu'ils soient assez éloignés les uns des autres.

Plus précisément, l'analyse a porté sur un ensemble de 6 parcelles de 250mx250m, les parcelles 1, 2, 3, 7, 8 et 11 et une parcelle de 500mx500m, la parcelle 16 (carte 1)



Carte 1 : localisation des arbres échantillonnés dans les parcelles 1, 2, 3, 7, 8, 11 et 16 de Paracou. Les carrés correspondent à des arbres situés en bas-fond, les losanges à des arbres situés hors ba-fond.

Pour chaque parcelle le nombre d'arbres échantillon a été défini à raison de 5 « Maho » et de 3 « Symphonia » en bas fonds et des nombres égaux hors bas fonds. En raison de la durée de l'étude, un échantillonnage de 16 arbres par parcelle semble suffisant. Quelques arbres du sentier botanique de Paracou et identifiés par des botanistes (espèces connues) ont été inclus dans l'échantillon afin de déterminer si possible les groupes d'arbres mis en évidence par l'analyse.

Le choix des arbres échantillonnés a en été faite en fonction de plusieurs critères :

- Le diamètre des arbres :

Nous avons choisi de préférence des arbres de diamètre assez important afin d'avoir plus de probabilité d'analyser des arbres adultes pouvant présenter des fruits, graines et caractères de l'écorce d'un adulte. La comparaison pourra être d'autant plus efficace. D'autre part une variabilité du diamètre des arbres pourrait conduire lors des analyses à mettre en évidence des différences morphologiques entre juvéniles et adultes qui ne présentent guère d'intérêt.

Le diamètre choisi varie suivant les parcelles car la représentation d'individus de diamètre important est parfois faible dans certaine parcelle.

Nous regardons donc les arbres de diamètre supérieur à 40 cm puis à 30 cm et enfin à 20 cm afin d'obtenir le nombre voulu d'arbres pour les deux familles.

- Proximité aux layons des parcelles :

Afin de gagner du temps sur la recherche des arbres à échantillonner, nous avons choisi les arbres les plus proches des layons de la parcelle étudiée. Ce choix ne biaise pas l'échantillonnage.

- Distance minimum entre deux arbres de la même espèce.

Afin d'éviter les filiations possibles entre deux individus proches, nous avons fixé une distance minimale de 50m entre deux arbres.

Cela permet également d'obtenir une bonne répartition des arbres échantillon sur les quatre carrés de la parcelle.

1.5 Variables mesurées sur chaque arbre.

Une analyse morphologique de chaque individu a été effectuée grâce à une fiche signalétique établie par le CIRAD que nous avons modifiée par la suite. Les caractères relatifs au tronc, rhytidome et écorce vivante ont été décrits précisément grâce à 31 variables (annexe 1). Les modifications apportées à la

fiche du CIRAD ont trait à la définition des couleurs du rhitidome, de l'écorce vivante et de l'aubier. Pour une plus grande précision, nous avons utilisé un code de couleurs normalisé utilisé en pédologie : le code Munsell. Ce code permet de distinguer trois éléments dans une couleur :

- une balance de couleur entre le rouge et le jaune ;
- une balance entre le sombre et le clair ;
- une balance entre le gris et le lumineux.

La couleur de chacun des éléments observés est donc définie avec 3 valeurs correspondant à chacun de ces 3 paramètres.

1.6 Analyse des données.

Les données ont ensuite été analysées statistiquement par une analyse en composantes multiples (ACM). Cette analyse permet à partir de nombreuses variables initiales, de créer de nouvelles variables synthétiques et peu nombreuses qui permettent de discriminer au mieux les individus. Ces quelques variables permettent des représentations graphiques à 2 dimensions où les individus ayant les mêmes caractéristiques sont proches les uns des autres alors que les individus aux caractéristiques différentes sont séparés. L'ACM peut ainsi permettre d'isoler des groupes d'arbres ayant les mêmes caractéristiques de tronc et qui pourraient chacun correspondre à une espèce ou un groupe d'espèces. Des analyses graphiques complémentaires permettent enfin de mettre en relation les groupes d'arbres ayant des caractéristiques morphologiques identiques avec les différentes conditions écologiques.

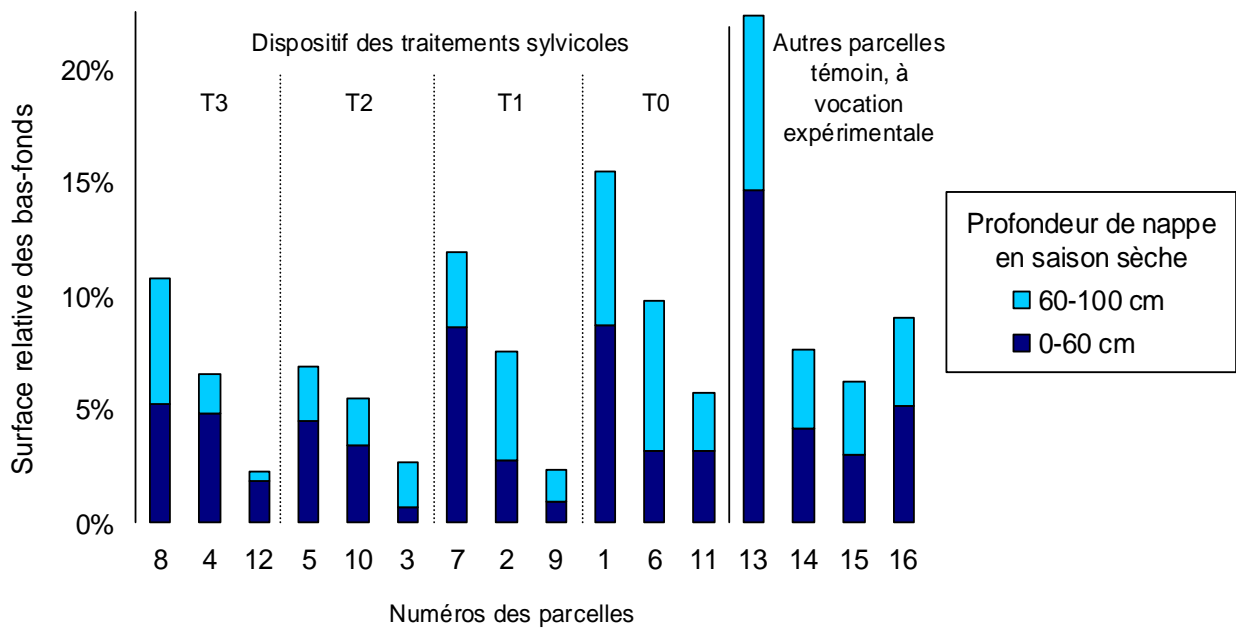
2 RESULTATS

2.1 Cartographie des bas fonds

Les parcelles 5, 9, 10, 13, 14 et 15 ont été cartographiées. (voir **annexes**)

Un des intérêts majeur du système d'information géographique est le calcul de surface. Nous avons donc obtenu pour les parcelles cartographiées, les surfaces respectives de chaque classe de profondeur de nappe (1, 2 et 3).

La variabilité des surfaces de bas-fond en fonction des parcelles est la suivante



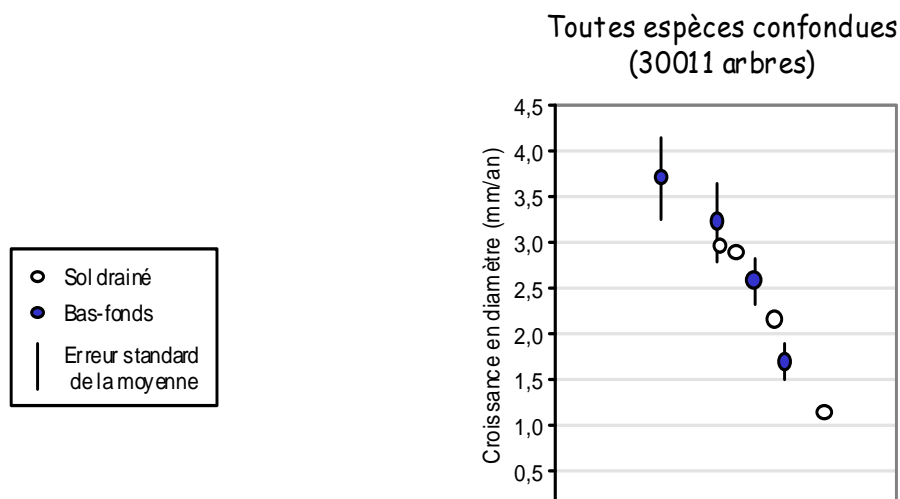
Le travail de cette année a achevé la cartographie des bas-fonds du dispositif de Paracou. On observe une grande variabilité de la proportion des bas-fonds sur l'ensemble des parcelles. Cette remarque doit être prise en compte dans l'analyse des données.

2.2 Etude des relations sol-végétation

2.2.1 *Analyse des relation croissance/milieu*

2.2.1.1 *Analyse des données pour l'ensemble du peuplement*

Fig 4 : accroissement moyen par type de traitement sylvicole et par type de station (bas-fond et sol drainé).



L'accroissement moyen présente une corrélation négative avec la surface terrière.

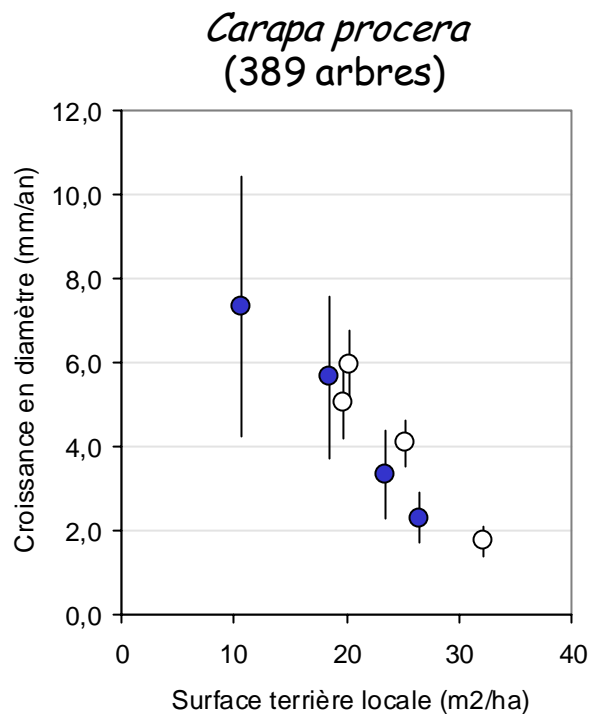
Les points en bas-fond sont caractérisés par des surfaces terrières plus faibles et des accroissements plus forts que ceux sur interfluve. Cependant ils ne s'écartent pas significativement de la droite de régression des points en interfluve.

2.2.1.2 Analyse des données pour certaines espèces

Nous avons choisi d'analyser l'accroissement moyen pour certaines espèces assez étudiées et ayant une répartition large et assez homogène entre bas fond et interfluve.

• **Carapa** : *Carapa procera*

Fig 5 : Comparaison des accroissements de *Carapa procera* en bas-fond et sur interfluve



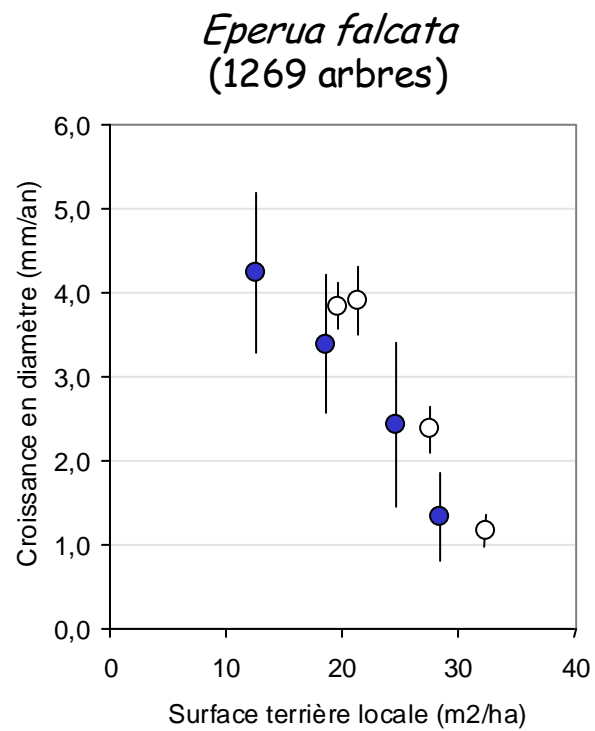
Ce résultat prenant en compte l'ensemble des parcelles 1 à 12, confirme l'analyse effectuée l'année précédente (FTH 2000)

Comme dans le cas du peuplement global, on remarque une corrélation négative entre l'accroissement et l'indice de compétition (surface terrière) et une compétition en bas-fond moins importante qu'en interfluve.

Cependant, à compétition égale, on peut noter une croissance plus faible en bas fond.

• Wapa : *Eperua falcata*

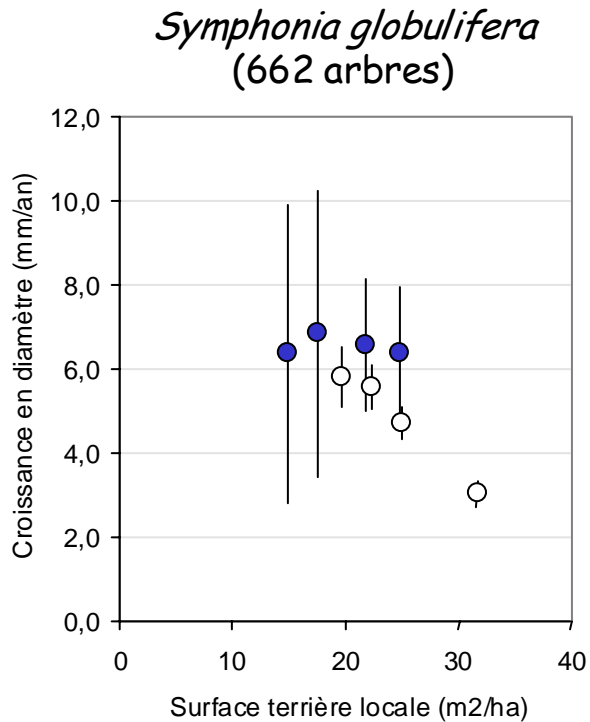
Fig 6 : Comparaison des accroissements d'*Eperua falcata* en bas-fond et sur interfluve



On remarque pour cette espèce la même différence de croissance entre bas-fond et interfluve.

• **Symphonia** : *Symphonia globulifera*

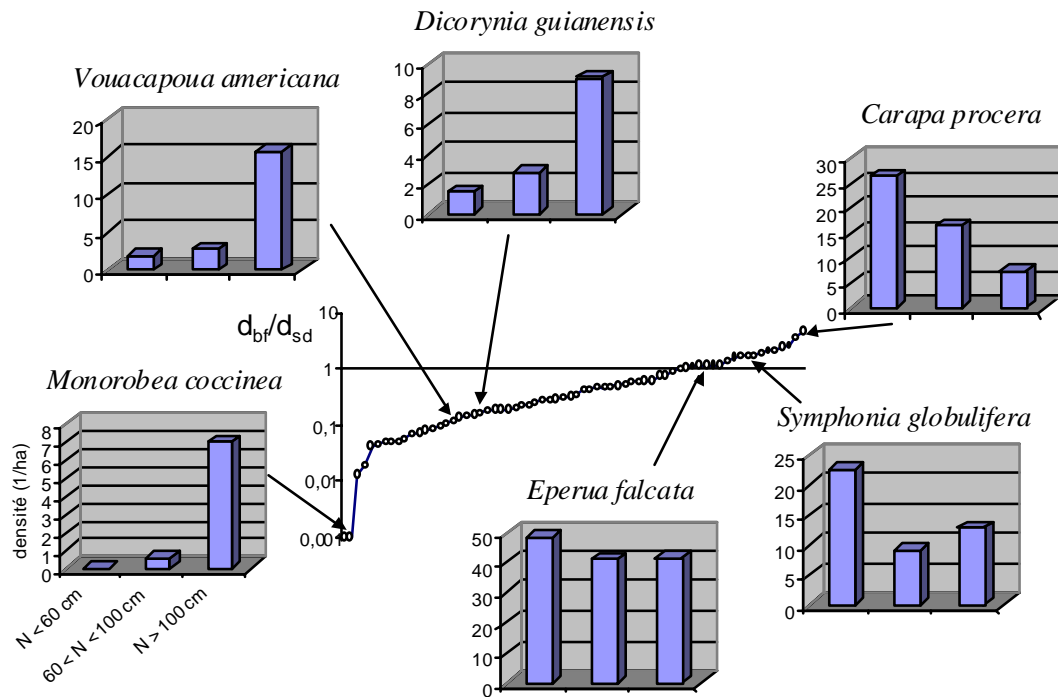
Fig 7 : Comparaison des accroissements de *Symphonia globulifera* en bas-fond et sur interfluve



De même, on remarque un effet direct de la position en bas-fond ou en interfluve sur l'accroissement *Symphonia globulifera*. Cependant, contrairement à l'espèce précédente, à compétition égale, l'accroissement semble plus important en bas-fond qu'en interfluve.

2.2.2 Analyse de la relation densité/station

Fig 10 : diversité des profils de densité en fonction de la profondeur de nappe : rapport d_{BF}/d_{SD} pour 68 espèces et histogramme pour 6 espèces.



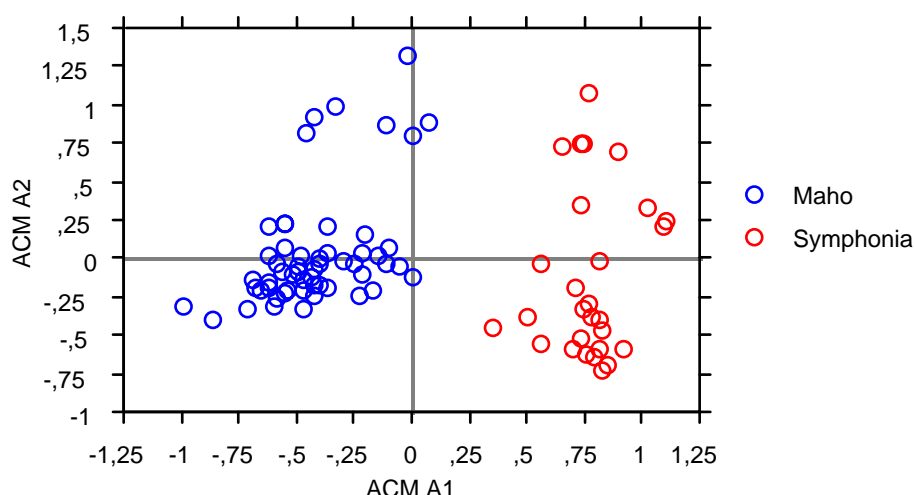
On remarque une large fourchette de valeur du rapport d_{BF}/d_{SD} (3 ordres de grandeur d'amplitude), traduisant la diversité de comportement des espèces vis à vis des bas-fonds.

Globalement, un peu moins du tiers des espèces sélectionnées présente une densité supérieure en bas-fond.

Les histogrammes de fréquence dans les trois classes de profondeur de nappe, tracés pour 6 espèces bien connues, montrent que les densités dans la classe de profondeur de nappe 60-100 cm sont presque toujours intermédiaires entre celles des deux classes extrêmes. Il en va toutefois différemment pour *Symphonia globulifera*, qui présente une densité minimale dans la classe de profondeur de nappe intermédiaire.

2.3 Botanique

Un premier graphique à partir de l'ensemble des données (tous les arbres) a été réalisé à partir de l'ACM générale réalisée et en utilisant les deux premiers axes.



Graphique 1 : Représentation des arbres dans le plan 1-2 de l'ACM générale

A partir de l'ensemble des données regroupant aussi bien les Maho que les Symphonia, 2 groupes d'individus s'isolent graphiquement grâce au premier axe factoriel. Certains critères permettent de distinguer les individus présents au pôle positif et négatif de l'axe 1.

CRITERES	POLE NEGATIF	POLE POSITIF
BASE DU TRONC	Autre	Echasses
CONTREFORTS	Souvent présents	Absence
RHYTIDOME		
COULEUR	Jaune clair et terne	Jaune, sombre et vif
CADUCITE	Ecailles et plaques	Persistent et pulvérulent
LENTICELLES	Sombre	Claire
COULEUR		
ECORCE VIVANTE		
COUCHE INTERNE	Mince	Epaisse
ODEUR	Maho	Indéfini et autres
COULEUR	Claire	Sombre
TEXTURE	Fibreux, feuilleté	Spongieux, compact et granuleux

CONSISTENCE	Souple	Cassant
EXSUDATION	Humide	Epaisse
COULEUR	Transparent	Jaune
AUBIER COULEUR	Clair	Sombre
PNEUMATOPHORES	Absence	Présence

Tableau 1 : Critères discriminant les individus sur l'axe 1.

Cette différenciation des individus selon l'axe 1 correspond à la distinction entre les deux espèces (Maho et Symphonia). Ceci permettrait de pouvoir identifier deux espèces différentes à partir de la description d'un petit nombre de caractères et non les 31 précédemment définis.

Sur l'axe 2, les individus se différencient surtout par la présence ou non de lenticelles. Les individus ayant des lenticelles sont regroupés au pôle négatif tandis que les autres sont au pôle positif de l'axe 2.

Ce résultat était cependant attendu dans la mesure où des arbres appartenant à des espèces bien différentes ont été choisis. Cela permet en fait de valider la méthode d'analyse dans la mesure où 2 groupes d'individus ont pu être isolés graphiquement.

2.3.1 ACM réalisée sur les Maho.

Une ACM avec l'ensemble des données sur les Maho a ensuite été effectuée. Dans une première analyse, on a pu isoler 2 individus présentant des caractères bien spécifiques (données non représentées). L'arbre 1.3.105 est isolé sur l'axe 2 à cause de la présence d'échasses et l'arbre 16.6.49 par la taille de ses lenticelles (axe 3). Ces 2 arbres ont donc été supprimés pour la suite des analyses afin de définir des axes qui tiennent compte de l'ensemble des critères et non créés à partir de 2 caractéristiques très spécifiques.

L'axe 2 de l'analyse isole les mêmes arbres que l'axe 2 de l'ACM générale. Les arbres concernés sont ceux qui n'ont pas de lenticelles visibles.

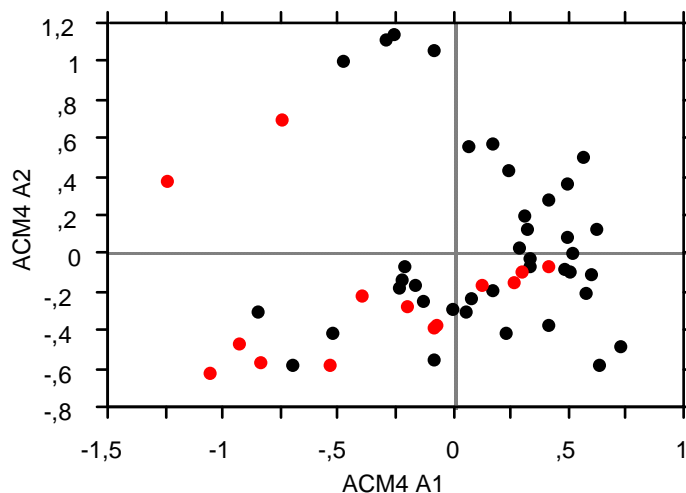
Les individus sont répartis de façon continue selon l'axe 1 et une première approche permet seulement de distinguer un gradient sur cet axe 1. Une analyse de la distribution des modalités des variables selon cet axe permet de définir quels critères sont réellement impliqués (tableau 2).

CRITERES	POLE NEGATIF	POLE POSITIF
BASE DU TRONC	Sans contrefort Cylindrique et renflé	Contreforts présents
RHYTIDOME ASPECT	Fissuré et lisse	Autre (écailles...)
RHYTIDOME	Jaune et clair	Rouge et sombre

COULEUR		
CADUCITE	Persistent	Plaques et squameux
LENTICELLES	Absence ou lenticelles de gros diamètre Jaunâtres	Petites lenticelles Sombres
ECORCE VIVANTE COULEUR ODEUR	Rouge Absence ou indéfinie	Jaune Typique des Maho
AUBIER COULEUR	Jaune clair	Jaune-rougeâtre plus sombre

Tableau 2: Critères discriminant les individus sur l'axe 1.

Cet axe semble donc séparer des arbres aux caractères anatomiques et morphologiques déterminés. Il est intéressant de savoir si ces différences sont celles qui permettent de distinguer les Maho rouge des Maho noir. L'appellation donnée à chaque arbre est représentée sur le plan 1-2 de l'ACM dans le graphique2.

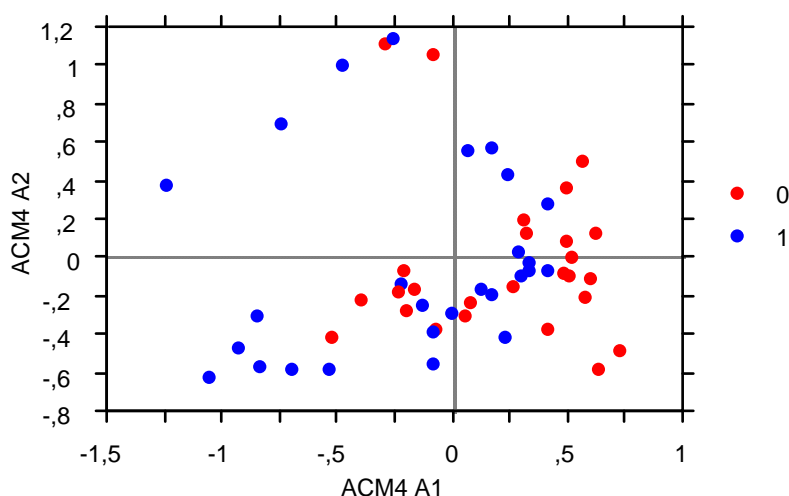


Graphique 2 : Représentation des arbres dans le plan 1-2 de l'ACM réalisée sur les mahos

Les "Maho rouge" sont relativement plus représentés au pôle négatif contrairement aux "Maho noir" qui sont majoritairement localisés au pôle positif de l'axe 1. Cependant un ensemble d'arbres aux caractéristiques intermédiaires peuvent être classés dans l'une ou l'autre des catégories.

Il est intéressant enfin de déterminer si les arbres aux caractéristiques botaniques différentes se développent dans des milieux semblables ou des

milieux différents. La présence de chaque individu en bas-fonds ou hors bas-fonds est représenté sur le plan 1-2 de l'ACM dans le graphique 3.



Graphique 3 : Ecologie des Maho poussant en bas-fonds (1) et hors bas-fonds (0)

Un petit groupe d'individus poussant dans les bas fonds est globalement regroupés au pôle négatif tandis qu'au pôle positif, les individus des bas-fonds et des milieux drainés sont principalement rassemblés. Ceci permet d'établir un premier lien entre l'écologie et les différences morphologiques et anatomiques. Cependant, pour une grande partie des individus, ce critère écologique ne permet pas de différencier de groupes précis. On retrouve au centre du graphique tout un groupe comprenant aussi bien des essences de bas-fonds que des espèces poussant hors bas-fonds.

2.3.2 Analyse sur les Symphonia.

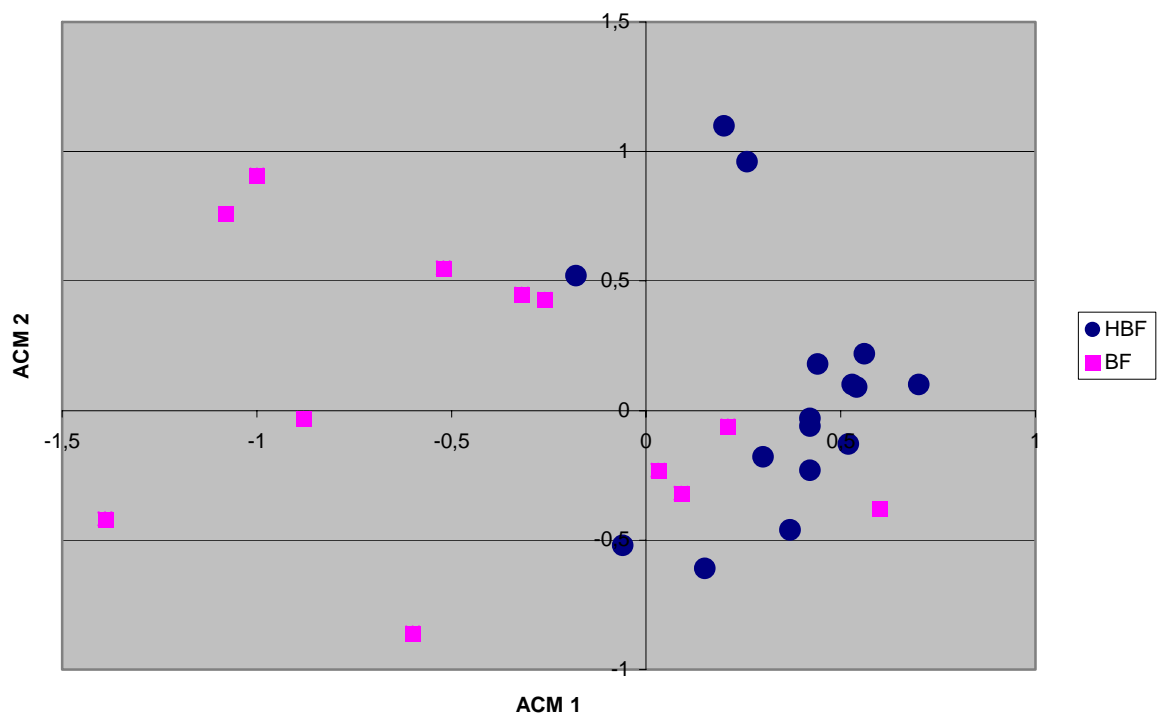
Une analyse ACM a été réalisée de la même manière à partir des données sur les Symphonia uniquement. Le dépouillement de la distribution des modalités des variables dans les plans factoriels permet de définir celles qui sont impliquées dans chaque groupe.

CRITERES	POLE NEGATIF	POLE POSITIF
TRONC	Echasses nombreuses	Echasses peu nombreuses et faiblement développées
PNEUMATOPHORES	Présence	Absence en général
RHYTIDOME		

ASPECT COULEUR	Fissuré Brun, rouge sombre	Lisse Brun jaune claire
LENTICELLES	Souvent absentes ou non visibles	Présentes, souvent en disposition verticale
ECORCE VIVANTE COULEUR	Rouge, sombre et vive	Jaune, claire et terne
TEXTURE	Semi-cassante ou souple et spongieuse	Granuleuse, compacte, cassante et dense
STRUCTURE	Une seule couche	Présence d'une deuxième couche (interne) spongieuse et jaune citron clair
EPAISSEUR	Faible (<à 5mm)	Importante (>5mm)

Ces caractéristiques permettent de différencier deux groupes de Symphonia présentant des modalités particulières. Une analyse plus fine permet d'établir une relation entre les arbres et le milieu dans lequel ils poussent : les arbres situés en bas-fonds et hors bas-fonds se distinguent très bien sur le plan de l'ACM (graphique 4). Les premiers sont situés au pôle négatif de l'axe 1 tandis que les seconds sont situés au pôle positif de cet axe.

Représentation des arbres dans le plan 1-2 de l'ACM réalisée sur les Symphonia



Graphique 4. Représentation des arbres dans le plan 1-2 de l'ACM sur les Symphonia. Leur localisation en bas-fond ou hors bas-fond est indiqué par des symboles différents.

3 DISCUSSION ET CONCLUSION

3.1 Ecologie des bas-fonds :

Grâce à l'analyse des relations croissance/compétition et densité/milieu, on a pu mettre en évidence une dynamique des espèces en bas-fond.

En effet on a des surfaces terrières plus faibles en bas fond : la concurrence y est donc plus faible et la croissance plus rapide.

Cela s'explique par le fait que le bas-fond semble avoir un effet direct sur la sélection des espèces qui s'installent (cortège floristique caractéristique) ainsi que sur la mortalité (observation d'un grand nombre de chablis).

3.2 Botanique

L'interprétation des résultats à partir de l'ensemble des données permet de valider la méthode d'analyse utilisée. En effet, l'ACM distingue clairement les Mahos des Symphonia.

Cependant, certaines variables traitées, celles qui concernent les contreforts et les lenticelles, présentent la particularité d'être liées entre elles : l'absence de contrefort ou de lenticelles au niveau d'un arbre implique de coder la modalité «absent» pour toutes les variables qui leur sont liées. Ceci entraîne une forte différenciation artificielle entre des arbres à cause d'un ou de deux critères isolés.

Ce phénomène est à l'origine de la séparation de quelques arbres au pôle positif de l'axe 2 de l'ACM réalisée sur l'ensemble des arbres et de celle réalisée sur les Maho.

L'analyse des Maho et des Symphonia ne permet pas de différencier des groupes structurés et distincts les uns des autres qui pourraient chacun correspondre à une espèce ou à un groupe d'espèces.

Hormis les arbres isolés sur l'axe 2 des ACM générale et des mahos, les caractères descriptifs relevés essentiellement à partir du tronc des arbres mettent seulement en évidence des gradients d'individus présentant une gamme de caractères qui varient progressivement d'un type extrême à l'autre le long des axes 1 des ACM. Il faut notamment remarquer chez les *Lecythidaceae* qu'il est

impossible d'isoler précisément les Mahos rouge et noirs à partir des caractères morphologiques exhaustifs et systématiques observés sur l'aspect des troncs, des écorces et des flachis.

Parallèlement à cette gamme de caractères changeants, on observe, et c'est plus net chez *Symphonia globulifera* que chez les Mahos, un changement des conditions écologiques dans lesquelles se trouvent les arbres échantillonnés. Pour les deux taxons étudiés, les arbres situés à un extrême sont situés en bas fond, alors que les arbres situés à l'autre extrêmes sont situés dans des conditions drainées.

Deux hypothèses principales peuvent être formulées pour expliquer cette variabilité:

- Les arbres étudiés appartiennent tous à la même espèce et les changements de caractères morphologiques et anatomiques observés sur ces arbres correspondent à des adaptations aux deux types de milieu ;
- Les arbres observés appartiennent à des espèces différentes ce qui explique les différences de caractères observés et le lien entre morphologie et type de milieu. Dans ce cas, les différences entre espèces sont suffisamment faibles et la variabilité intraspécifique suffisamment forte pour qu'aucune césure ne soit observée lorsqu'on étudie la distribution des arbres sur les plans factoriels.

L'étude botanique complète d'arbres distribués le long des gradients étudiés peut permettre de trancher en faveur de l'une ou l'autre hypothèse. S'il se révèle que les espèces varient d'un extrême à l'autre des gradients, notre étude aura permis de fournir des critères objectifs et facilement observables permettant de différencier ces espèces.

ANNEXE 1.

VARIABLES ET MODALITES UTILISEES POUR L'ANALYSE DESCRIPTIVE DES ARBRES

En rouge sont indiquées les variables et modalités supprimées lors de l'analyse, soit parce que tous les arbres présentaient des caractéristiques homogènes pour cette variable, soit parce que les modalités impliquées n'étaient jamais renseignées.

TRONC

Type : Fût simple (1), ramifié (2), cespiteux (3)

Aspect (ta) : Cylindrique (1), irrégulier (2), boursoufflé (3), à méplats (4), **fenêtré** (5), cannelé (6), fluté (7), **ailé** (8)

Les modalités (6) et (7) ont été regroupées

Base (tb) : cylindrique (1), renflé (2), empâté, contreforts bas (4), contreforts hauts (5), **fenêtré** (6), **fluté** (7), **cannelé** (8), échasses rares (9), échasses profuses (10)

Contreforts (tc) : absence (1), court mince (2), court trappu (3), long mince (4), long trappu (5)

Contreforts forme (tcf) : absence (0), simple droit (1), simple sinueux (2), ramifié droit (3), ramifié sinueux (4)

Les modalités (2) et (4) ont été regroupées sous tcf 24

Contreforts insertion (tci) : absence (0), adnée (1), **décurrente** (2)

Contreforts tranche (tct) : absence (0), rectiligne (1), **concave** (2), **convexe** (3), **sinueuse** (4)

RHYTIDOME

Aspect (ras) : lisse (1), finement rugueux (2), rugueux (3), écailleux (4), bourrelets transversaux (5), tavelé sculpteux (6), fissurations verticales (7), fissurations horizontales (8), crevasses verticales (9), **côtes verticales** (10), **côtes anastomosées** (11), **craquelures en réseau** (12), **craquelures orthogonales** (13)

Couleur (rcc) : utilisation du code couleur de Munsell avec regroupement des couleurs 5yr et 6yr

Couleur luminosité (rcb) : utilisation du code couleur de Munsell

Couleur intensité (rcg) : utilisation du code couleur de Munsell

Caducité (rca) : persistant (1), pulvérulent (2), pelucheux (3), squameux (4), écailles arrondies (5), écailles rectangulaires (6), plaques (7), **grandes plaques** (8), lanières (9), **feuillet de papyrus** (10)

Regroupement des modalités (2) et (3)

Appendices (rap) : absence (0), lenticelles (1), racines adventives (2), coussinets floraux (4), épines (5)

Disposition des lenticelles (rld) : absence (0), éparses (1), par plaques (2), lignes verticales (3), lignes horizontales (4)

Taille des lenticelles (rlt) : absence (0), 0mm à 0.5mm (1), 0.5mm à 2mm (2), 2mm à 3mm (3), 4mm à 10mm (4), supérieur à 10mm (5)

Forme des lenticelles (rlf) : absence (0), rondes (1), éclatées (2), boutonnières (3)

Couleur des lenticelles (rlc) : absence (0), blanc (1), jaunâtre (2), brun-jaune (3), brun-rouge (4), rougeâtre (5), brun-noir (6), noir (7), brun (8), brun-gris (9)

Les modalités (4) et (5) ont été regroupées sous rlc 45

ECORCE VIVANTE

Epaisseur à la tarière (evet) : <3mm (1), 3mm à 5mm (2), 5mm à 8mm (3), 8mm à 11mm (4), 11mm à 16mm (5), >16mm (6)

Epaisseur écorce morte (evem) : absence de données (0), <2mm (1), >=2mm (2)

Epaisseur écorce vivante 1 (eveva) : absence de données (0), <3mm (1), 3mm à 5mm (2), 5mm à 8mm (3), >= 8mm (4)

Couleur de l' écorce vivante 1 (evcc) : utilisation du code couleur de Munsell

Luminosité de l' écorce vivante 1 (evcb) : utilisation du code couleur de Munsell

Intensité de l' écorce vivante 1 (evcg) : utilisation du code couleur de Munsell

Epaisseur écorce vivante 2 (evevb) : : absence de données et absence (0), 2 à 3mm (1), 4mm à 5mm (2)

Odeur (evo) : aucune (1), indéfinie (2), **petits pois (3), pomme de terre (4), amande amère (5), orange amère (6), fétide (7), pharmaceutique (8), salicilate de méthyle (9), térebenthine (10), encens (11), maho (12), maho fort (13), peinture (14)**

Les modalités (12) et (13) ont été regroupées en evo (12)

La modalité (14) est passée en evo (8)

Texture (evt) : spongieuse (1), compacte (2), fibrilleux (3), fibreux (4), granuleux (5), granuleux fibreux (6), feuilleté (7), faisceau de fibres (8)

Les modalités (3) et (4) ont été regroupées en evt (34)

Phelloderme (evp) : non visible (1), blanchâtre (2), jaunâtre (3), rosé (4), verdâtre (5), jaune (6), orange (7), rouge (8), rouge violacé (9), brun vert (10), brun jaune (11), brun rose (12), brun rouge (13), brun violacé (14), brun noir (15), noir (16), brun (17)

Les modalités (4), (7) et (8) ont été regroupées evp (18) et les modalités (14) et (15) en evp (19)

Exsudation (eve) : aucune (1), humide (2), **fluide (3), épaisse (4), gommeuse (5), résineuse (6), poudreuse (7)**

Exsudation couleur (evec) : transparent (1), **trouble (2), ombré (3), café au lait (4), brun (5), rougeâtre (6), rouge (7), rouge rosé (8), orange (9), jaune (10), blanc pure (11)**

Consistance (evcem) : souple (1), semi cassant (2), cassant (3)

AUBIER

Couleur (acc) : utilisation du code couleur de Munsell

Luminosité (acb) : utilisation du code couleur de Munsell

Intensité (acg) : utilisation du code couleur de Munsell

PNEUMATOPHORES

Nombre (pn) : absence (0), 1 à 20 (1), 20 à 80 (2), >80 (3)