

La Dynamique du Wacapou

(*Vouacapoua americana*, *Caesalpinaceae*)

Sandrine Davesne
Sébastien Louvet
Sébastien Bouvatier
groupe encadré par Stéphane Traissac

Introduction

Dans le cadre de sa thèse de doctorat portant sur la dynamique spatiale du Wacapou (*Vouacapoua americana*, (Aublet) Caesalpinaceae), Stéphane Traissac a montré grâce à des approches cartographiques que les populations de Wacapou s'organisaient en plaques à fortes densités d'arbres. De plus, à la périphérie de ces plaques, existent des zones dénommées fronts qui paraissent jouer un rôle prépondérant dans la régénération des populations. En effet, il semblerait que, dans les zones à forte densité de Wacapou adultes, i.e. au centre des plaques, la régénération soit très faible alors qu'elle est beaucoup plus importantes dans les zones de fronts à faible densité d'arbres semenciers.

Le projet associé au module FTH 2001 nous a permis de participer aux travaux de recherche portant sur cette dynamique du Wacapou. Les questions que nous avons tenté de résoudre sont les suivantes :

- Quelle est exactement la dynamique de dissémination des Wacapou au niveau des zones de fronts ?
- Cette dynamique est-elle applicable à des Wacapou situés au milieu de plaques ?
- Une variation du pH du sol pourrait-elle expliquer une différence de dynamique entre centre de plaques et fronts ?

Afin de répondre à ses questions, nous nous sommes rendus à la station scientifique des Nouragues. Sur ce dispositif expérimental existe une zone où croissent quelques Wacapou isolés qui peuvent alors être utilisés pour établir des courbes de dissémination des descendants dans une situation de front. Une fois cette dynamique de front établie, nous l'avons appliquée aux Wacapous cartographiés au centre de la plaque dans le dispositif des Nouragues à l'aide une simulation numérique. Cette simulation doit alors être comparée à la situation réelle afin de vérifier la différence supposée entre les dynamiques de plaque et de front. Finalement, des mesures du pH du sol dans différentes zones à densités de Wacapous variables ont été réalisées afin de tester si ce facteur édaphique pouvait expliquer, au moins partiellement, les différences de dynamique.

I. Détermination de la dynamique de dissémination dans la zone de front

Au sein du dispositif des Nouragues est présente une zone de front. Plus particulièrement, il existe un site où trois semenciers sont bien isolés par rapport aux autres arbres de la plaque. C'est par un recensement exhaustif de la régénération dans cette zone qu'il va être possible d'établir la dynamique de dissémination du Wacapou.

1. Protocole de recensement de la régénération

L'annexe 1 présente le dispositif expérimental des Nouragues et le système de quadrillage (mailles de 100x100 mètres) par des layons (d'où la possibilité de positionner tout objet dans l'espace par ses coordonnées x,y).

Au sein de ce dispositif total, la zone d'étude est la suivante :

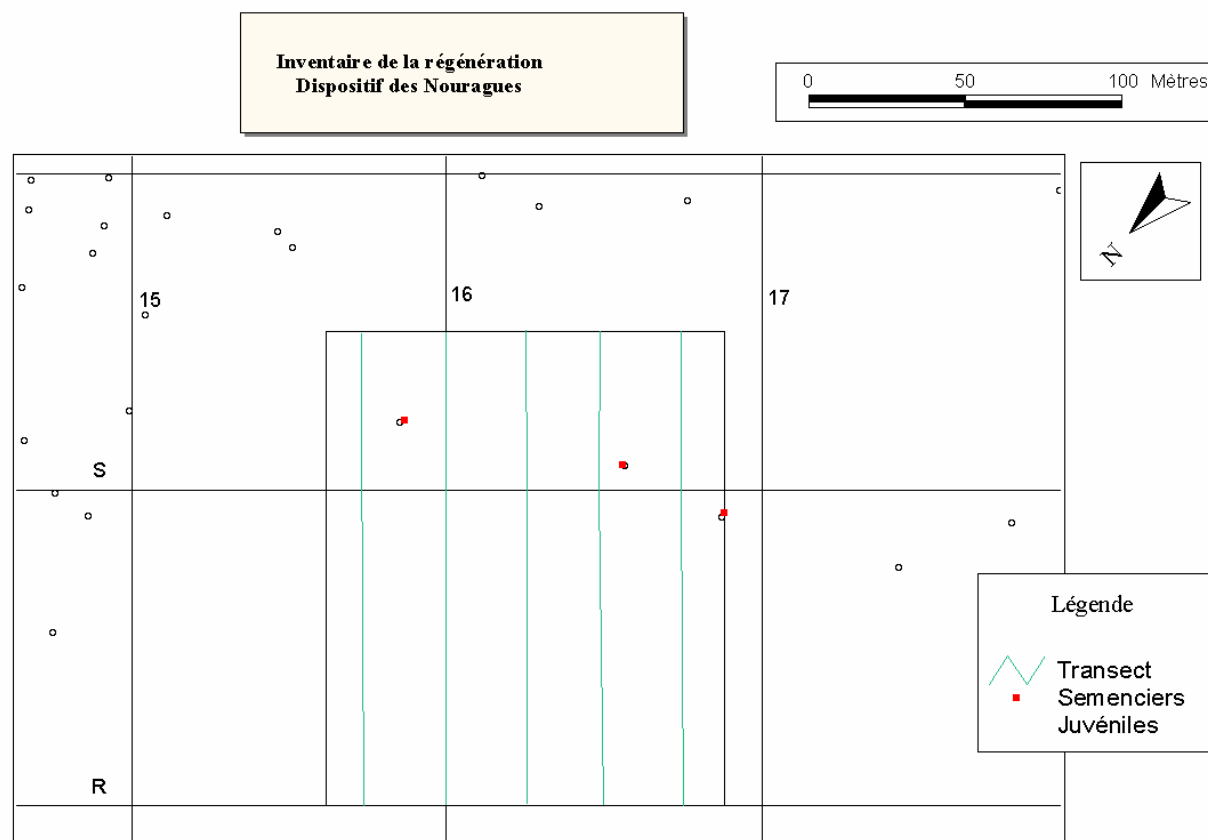


figure 1 : position des transects sur le dispositif expérimental

Il s'agit donc de transects de 150 mètres de long (axe des Y) et 25 mètres de large (axe des X) qui se disposent perpendiculairement au layon S, entre les layons 15 et 17. La surface totale d'étude est donc de 750 m². L'établissement des transects s'est fait à la boussole (déploiement de décamètres) et les erreurs de positionnement en bout de transect ont été corrigées (vérification de la largeur des transects).

L'objectif du protocole est de mener un recensement exhaustif de tous les jeunes Wacapou (i.e. tous les arbres de diamètre inférieur à 10 cm) situés autour des trois semenciers Wacapou isolés (figurés par des points rouges dans la carte ci-dessus).

En progressant le long de chaque transect, on recense tous les jeunes Wacapous existant. Pour chaque jeune arbre rencontré, on relève son diamètre et sa position (coordonnées x,y).

2. Résultats

Les positions de tous les arbres sont présentées dans la figure 2

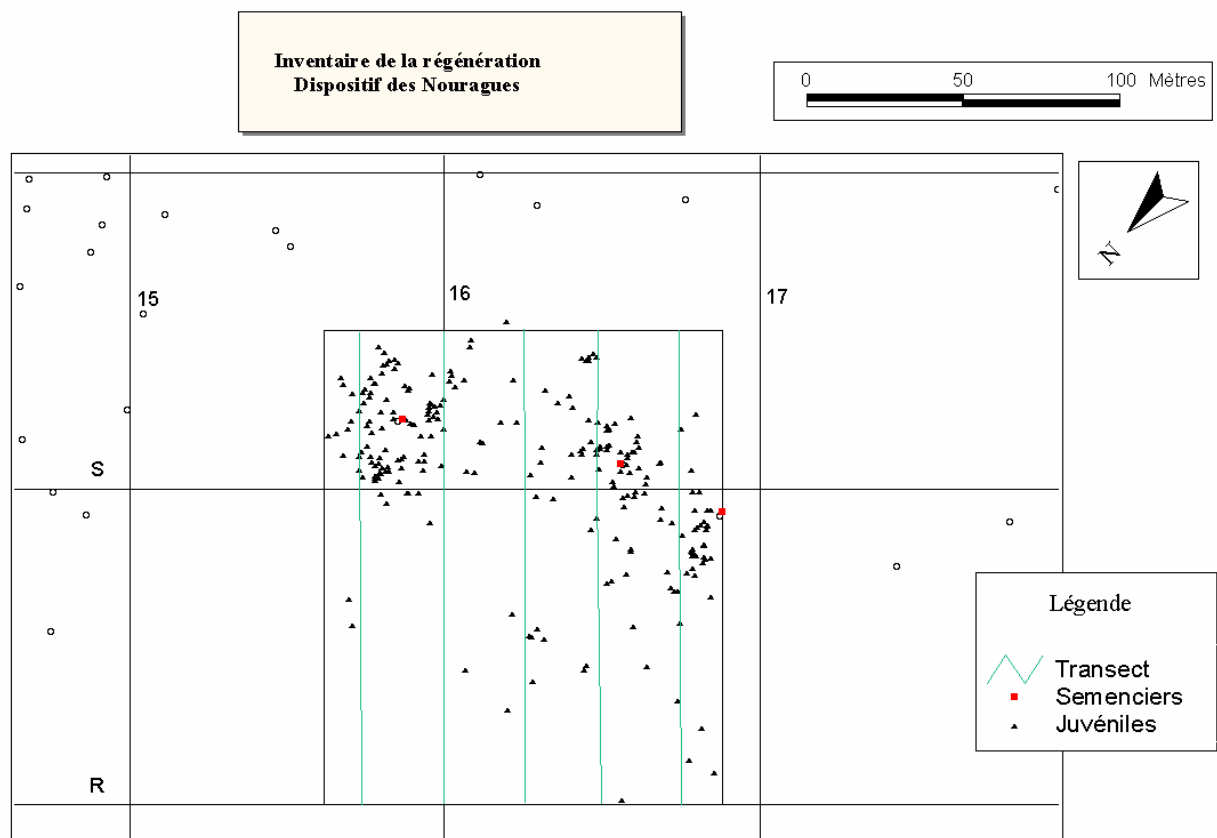


figure 2: inventaire de la régénération

Dans notre zone de recensement, de nombreux jeunes Wacapou ont une position telle que plus d'un seul des trois semenciers pourrait être leur mère, c'est à dire que ces jeunes sont à des distances compatibles avec des distances de dissémination vis-à-vis de plusieurs des semenciers. L'hypothèse que nous faisons pour la suite de cette étude est la suivante : tout jeune Wacapou cartographié a pour parent le semencier le plus proche.

Le tableau suivant présente les effectifs observés par catégorie et par classes de distances :

classes de distance	rp	rr	rw	r
0-5 m	6	7	0	13
5-10 m	18	18	1	37
10-15 m	21	25	11	57
15-20 m	17	26	9	52
20-25 m	9	10	8	27
25-30 m	4	9	6	19
30-35 m	6	2	2	10
35-40 m	2	4	3	9
40-45 m	0	1	0	1
45-50 m	0	0	1	1
50-55 m	1	0	0	1
55-60 m	1	1	1	3
60-65 m	2	2	1	5
65-70 m	0	2	1	3
70-75 m	0	1	0	1
75-80 m	0	0	1	1
80-85 m	1	1	0	2
85-90 m	0	1	0	1
95-100 m	0	1	0	1
Totaux	88	111	45	244

figure 3 : tableau de recensement de la régénération

La signification des codes utilisés pour ce tableau est la suivante :

- rp : régénération issue de la dernière fructification (1998)
- rr : régénération non-issuée de la dernière fructification et de diamètre au collet inférieur à 1 cm
- rw : régénération de diamètre au collet supérieur à 1 cm
- r : régénération totale (rp+rr+rw)

Chaque juvénile étant attribué à l'arbre semencier le plus proche, on peut représenter, en fonction des trois semenciers, les classes de distances de dissémination sur la zone étudiée.

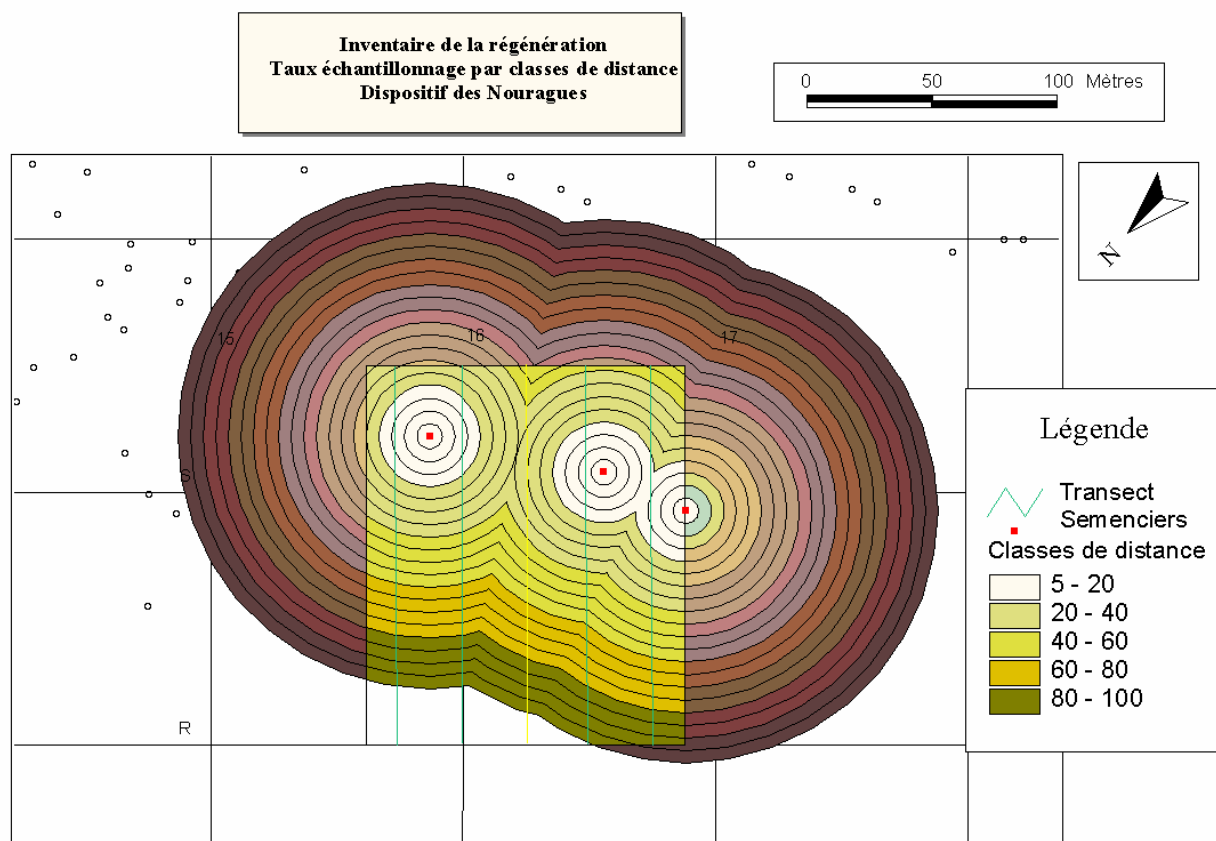


figure 4 : rayons de dissémination des semenciers et échantillonnage

Cette carte permet de voir que les données brutes comportent un biais d'échantillonnage, les différentes classes de distances ont été échantillonnées plus ou moins complètement. En faisant le rapport entre les aires par classe de distance effectivement échantillonnée et les aires par classe d'âge totales, on peut calculer le facteur de correction et ainsi obtenir des effectifs théoriques sans biais d'échantillonnage.

classe	facteur correction	r corrigé
0	1,22	15,85
5	1,21	44,64
10	1,20	68,62
15	1,21	62,91
20	1,24	33,52
25	1,37	26,06
30	1,60	16,01
35	1,90	17,07
40	2,33	2,33
45	3,18	3,18
50	3,93	3,93
55	4,24	12,73
60	4,49	22,47
65	4,75	14,24
70	5,00	5,00
75	5,24	5,24
80	5,48	10,97
85	5,73	5,73
90	0	0
95	6,22	6,22

figure 5 : tableau de correction des erreurs d'échantillonnages

A l'aide de ces données corrigées, des graphiques figurant des courbes de dissémination ont été établies :

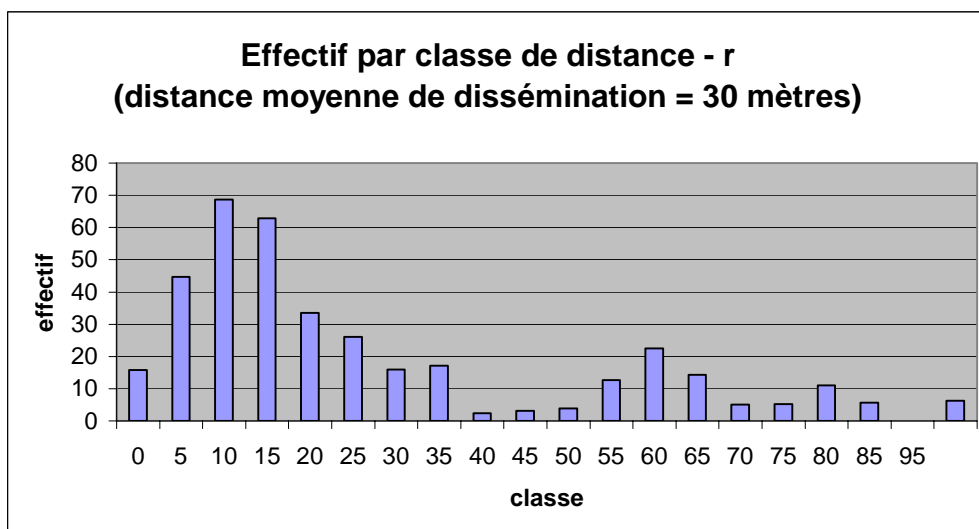


figure 6 : dynamique de dissémination; régénération totale (r)

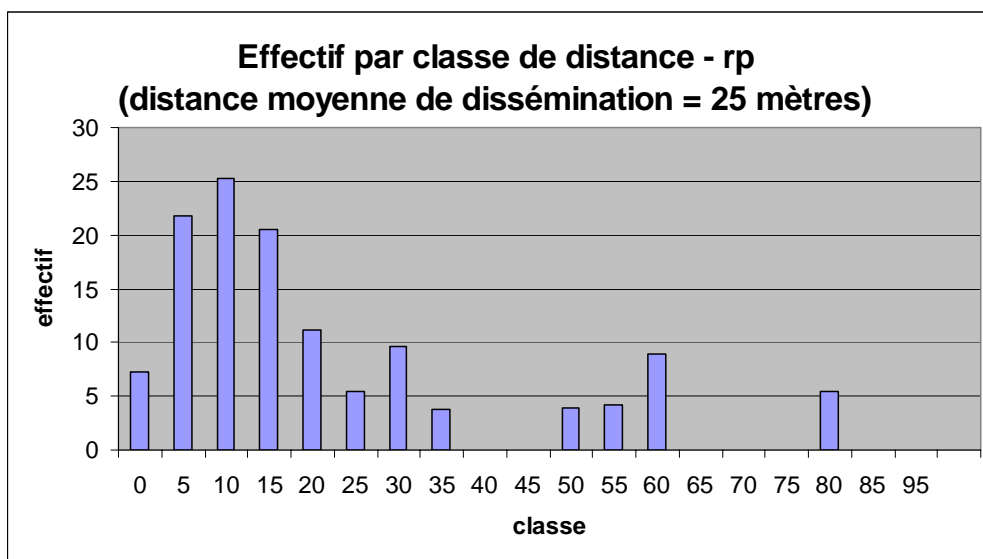


figure 7 : dynamique de dissémination; régénération 1998 (rp)

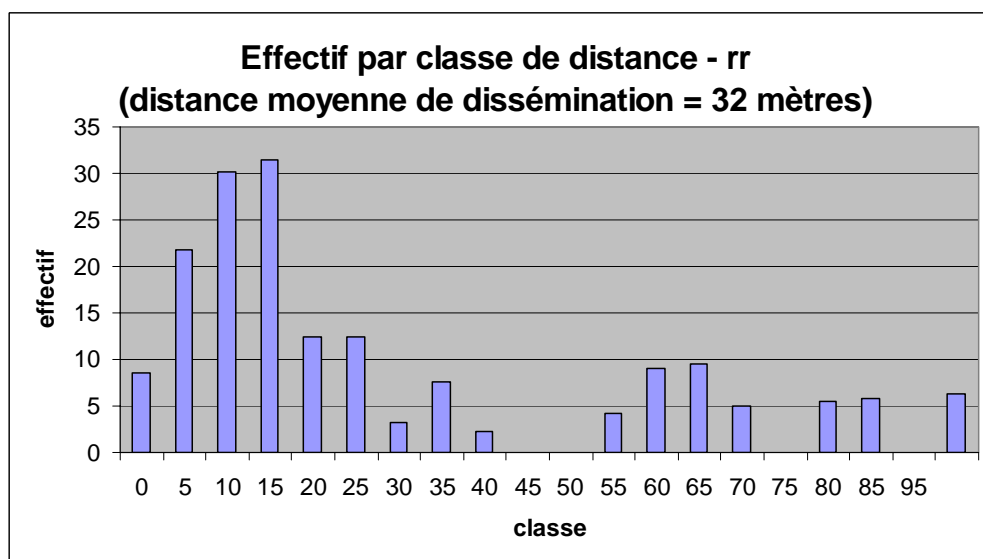


figure 8 : dynamique de dissémination; régénération rr

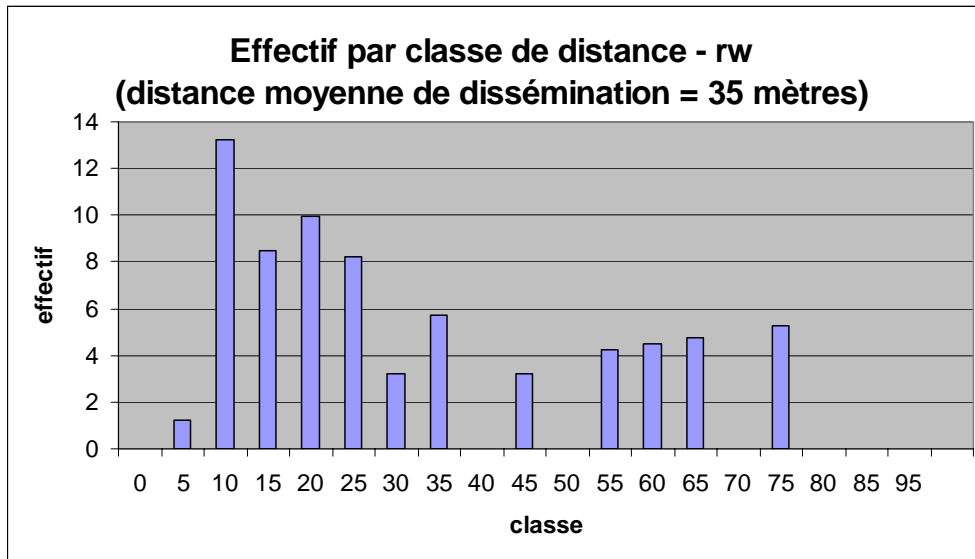


figure 9 : dynamique de dissémination; régénération rw

3. Interprétation

a. Effectif total

Afin d'avoir un aperçu global de la dynamique de dissémination des Wacapou, on peut se baser sur la figure 6.

On peut tout d'abord remarquer que les effectifs de régénération décroissent très rapidement au fil des premières classes de distance. Puis, la décroissance se ralentit et des Wacapous peuvent atteindre des distances de dissémination d'une centaine de mètres. Ceci s'accorde bien avec les modes de dissémination du Wacapou : barochore à proximité du houppier, puis dispersion des fruits tombés au sol par des rongeurs (qui sont essentiellement des agoutis et des acouchis).

Il existe cependant deux anomalies dans cette description générale.

Entre 0 et 10 mètres, on observe un très faible effectif de régénération. Cette état de fait peut très bien s'expliquer à l'aide des hypothèses de Janzen (1970) et Connell (1971) qui énoncent que les plantules ont une mortalité beaucoup plus importante à proximité directe des adultes du fait de la plus grande concentration en prédateurs des graines et des semis (herbivores et pathogènes).

Entre 40 et 50 mètres, il existe un défaut d'effectif dans la régénération du Wacapou. Aucune explication classique ne peut être employée : simple hasard dû à l'échantillonnage, passage d'un groupe de cochons bois,... ? Difficile de fournir une réponse tranchée à cette question.

b. Détail par catégorie de taille

Si l'on distingue les différents types de régénération, on peut relever des différences entre les dynamiques des rp, rr et rw. En effet, les moyennes des distances de dissémination sont différentes entre nos trois types de régénération. On observe que :

$$\text{moy(rp)} < \text{moy(rr)} < \text{moy(rw)}$$

Cette observation tendrait à signifier que la mortalité des jeunes individus n'est pas la même suivant la classe de distance. Les jeunes Wacapous ont plus de chance de parvenir à se développer et atteindre des stades supérieurs de développement lorsqu'ils sont disséminés à plus grande distance de leur parent.

II. Modélisation de la dissémination

1. Obtention de la courbe de dissémination type d'un semencier en bordure de plaques

Afin de pouvoir facilement cumuler les effets de différents arbres semenciers sur une surface donnée, quelque soit la distance entre cette surface et l'arbre considéré, on calcule, à partir de l'histogramme des effectifs, l'histogramme des densités de juvénile par classes de distances :

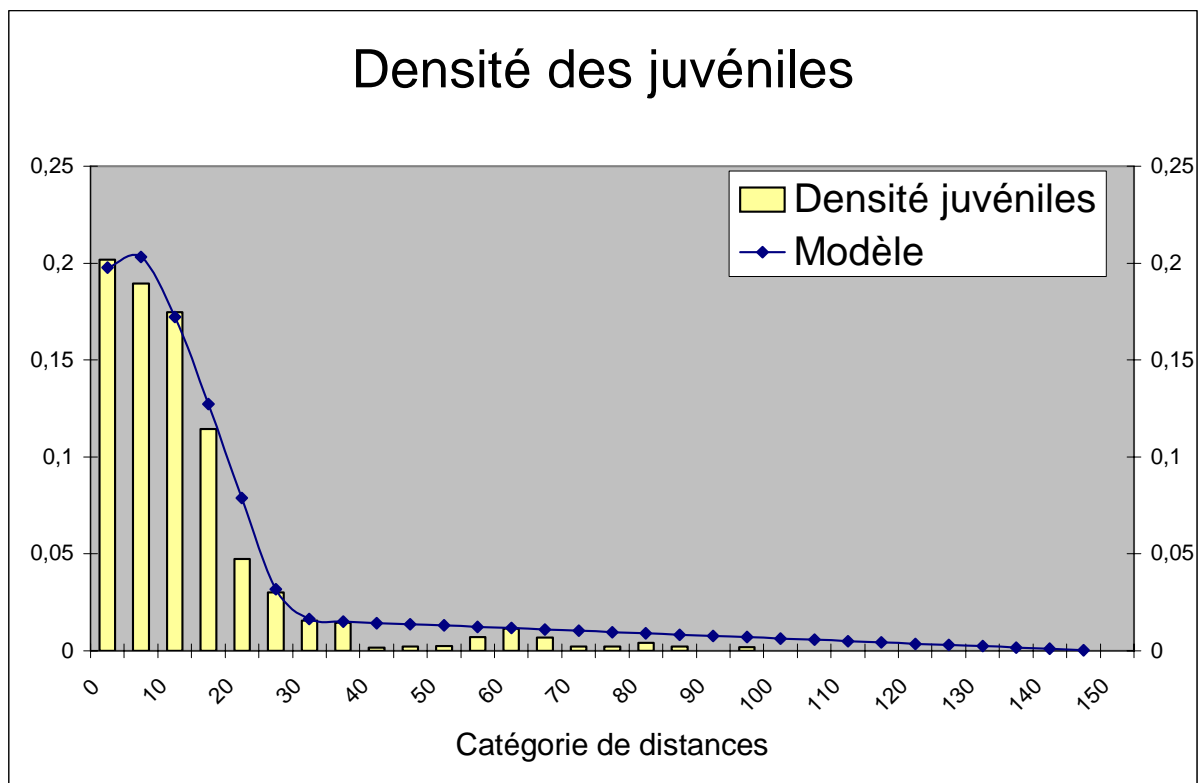


figure 10 : graphique de densité des juvéniles par classe de distance

Nous avons approché l'histogramme par deux modèles différents. Un modèle polynomial d'ordre supérieur à 4 est utilisé pour les quatre premières classes de distance (partie gaussienne de la courbe) tandis qu'un modèle de régression linéaire sert pour toutes les autres classes. En outre, le modèle de régression linéaire se compose en réalité de plusieurs régressions linéaires, afin d'avoir une courbe de modélisation la plus proche possible de nos observations.

Equations de la courbe de modélisation:

X est la catégorie de distance

Pour $150 > X \geq 32.5$

$$Y = (-0.00013348 * X + 0.02002157)$$

Pour $32.5 > X \geq 27.5$

$$Y = (-0.00289668 * X + 0.109825781)$$

Pour $27.5 > X \geq 17.5$

$$Y = (-0.009726427 * X + 0.297643719)$$

Pour $17.5 > X$

$$Y = 3E-05X^3 - 0.0014X^2 + 0.0126X + 0.1749$$

En faisant l'hypothèse que cette courbe de dissémination était valable pour tout semencier, quelle que soit sa position spatiale (en zone de front comme en zone de plaques), nous pouvions construire la carte de potentiel de dissémination sur une région d'étude.

2. Elaboration de la carte de potentiel de dissémination

Pratiquement, la région d'étude a été segmentée en carrés de 5 mètres sur 5 mètres. Sur un carré donné, on calcule la distance entre le centre du carré et la position de chaque semencier. Cette distance permet de déterminer - à partir de la courbe de modélisation- la valeur du potentiel de dissémination de chaque semencier. Ainsi par exemple, tout semencier situé à plus de 150 mètres du centre du carré a une influence nulle.

Les effets des semenciers sont additionnés et la valeur de potentiel de dissémination finale obtenue est appliquée sur la totalité de la surface du carré.

Cette procédure est réitérée sur chaque carré.

Les calculs ont été réalisés avec des macros informatiques et la carte a été représentée avec le logiciel S.I.G.

Nous avons alors superposé la carte de potentiel de dissémination avec la carte de répartition des wacapous adultes: comme attendu, les zones comportant un grand nombre de semenciers étaient des zones à fort potentiel de dissémination tandis que les zones dépourvues de semenciers présentaient un faible potentiel.

Nous avons ensuite superposé la carte de régénération des jeunes wacapous.

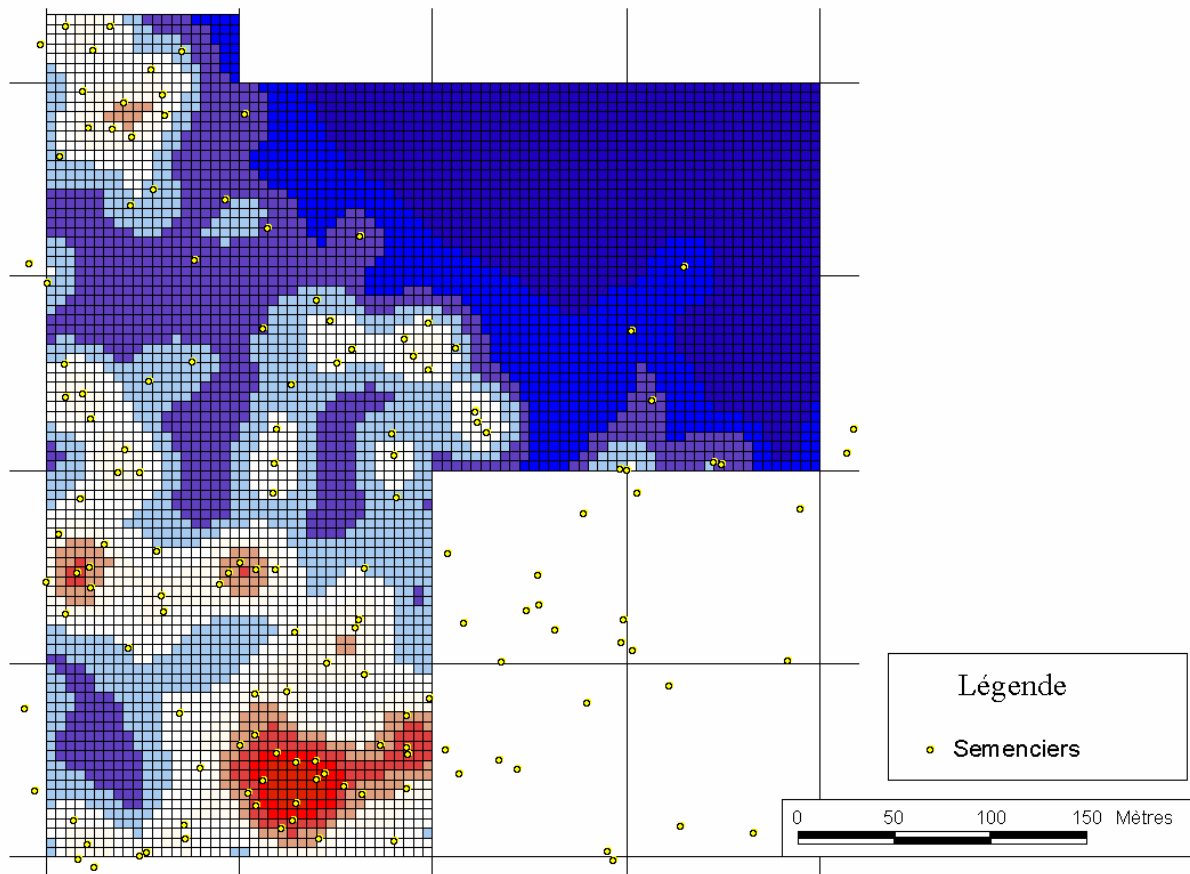


figure 11 : Carte de potentiel de dissémination des jeunes et répartition des adultes

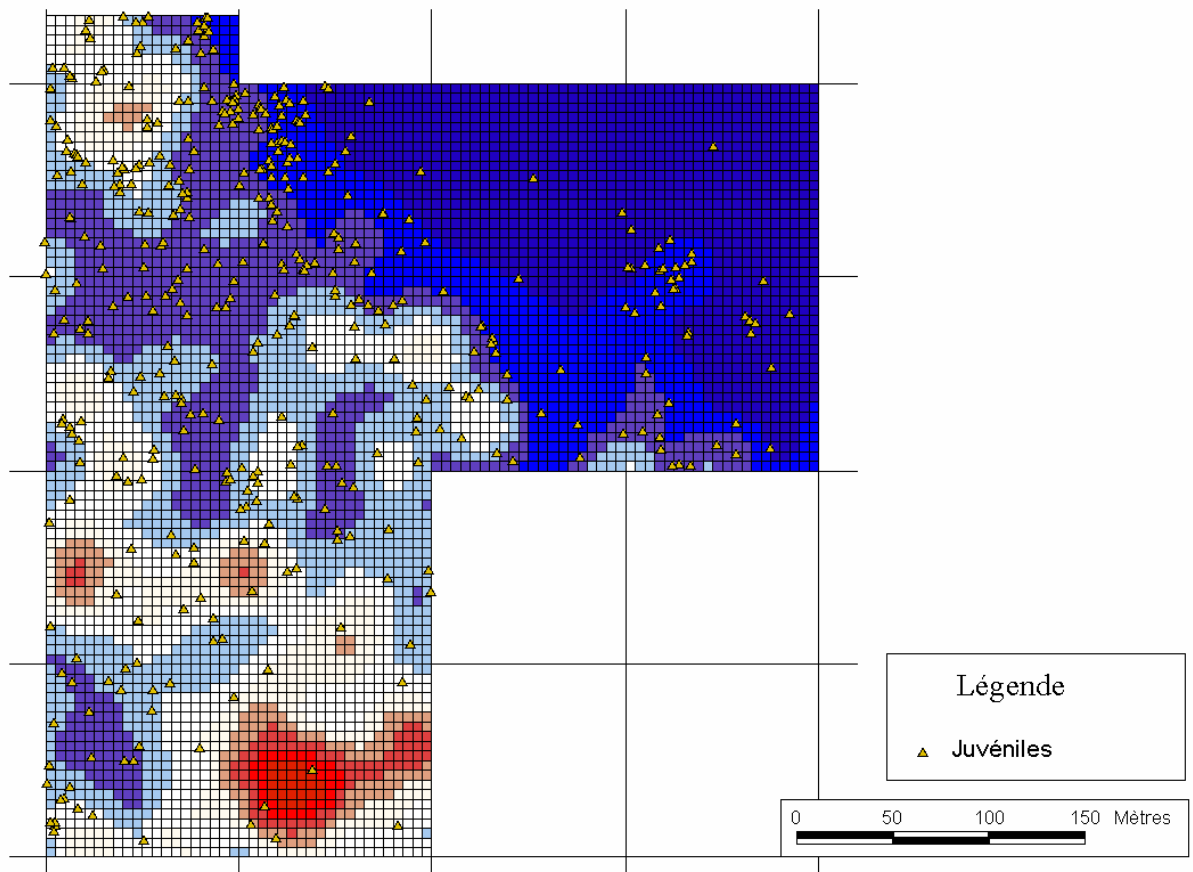


figure 12 : Carte de potentiel de dissémination des jeunes et répartition des jeunes

Nous avons constaté de façon flagrante que les jeunes wacapous se situent dans les zones à faible potentiel de régénération. La régénération des wacapous au milieu des plaques ne suit donc pas le modèle que nous avons choisi. Les dynamiques de régénération du wacapou en bordure et en milieu de plaques sont différentes.

Une autre manière de visualiser ce résultat est de comparer les courbes de densité des juvéniles, de densité des adultes et de potentiel de dissémination par hectare en fonction des classes de potentiel d'installation.

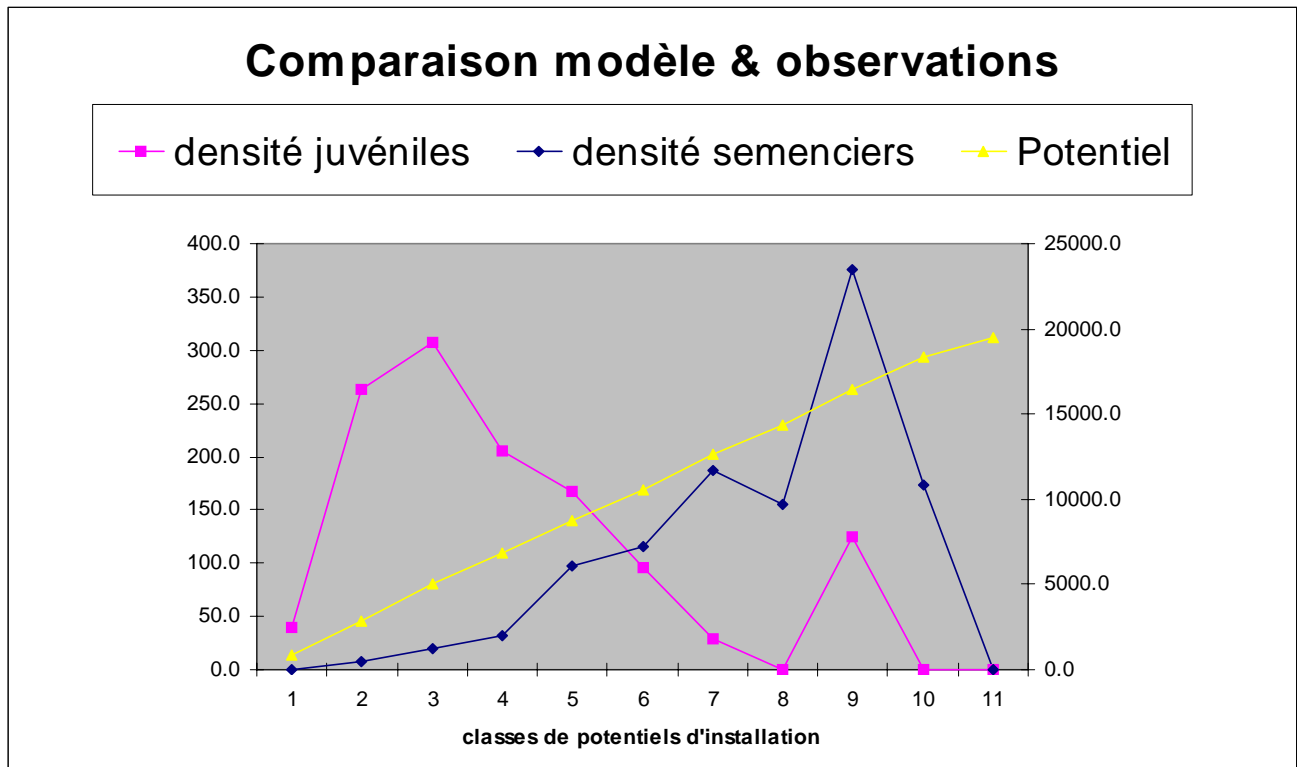


figure 13 : Courbes de densité des juvéniles, de densité des adultes et de potentiel de dissémination par hectare en fonction des classes de potentiel d'installation

La densité réelle en juvéniles est maximale là où la densité en semenciers et le potentiel de dissémination sont minimum. La mortalité des jeunes est donc très importante dans les zones à forte densité d'adultes. En d'autres termes, les graines disséminées en bordure de plaque ont un poids plus fort dans la régénération du wacapou.

La courbe de densité réelle en juvéniles présente un creux au niveau de deux classes de potentiel d'installation fort. A priori, nous nous attendions à voir une décroissance graduelle entre la classe de potentiel d'installation où la densité en jeunes est maximale et la classe où la densité en semenciers est maximale. Cette anomalie peut être due à l'échantillonnage: une mortalité accrue a touché ces classes. La raison nous est inconnue.

III. Des variations de pH dans le sol peuvent-elles expliquer les dynamiques observées ?

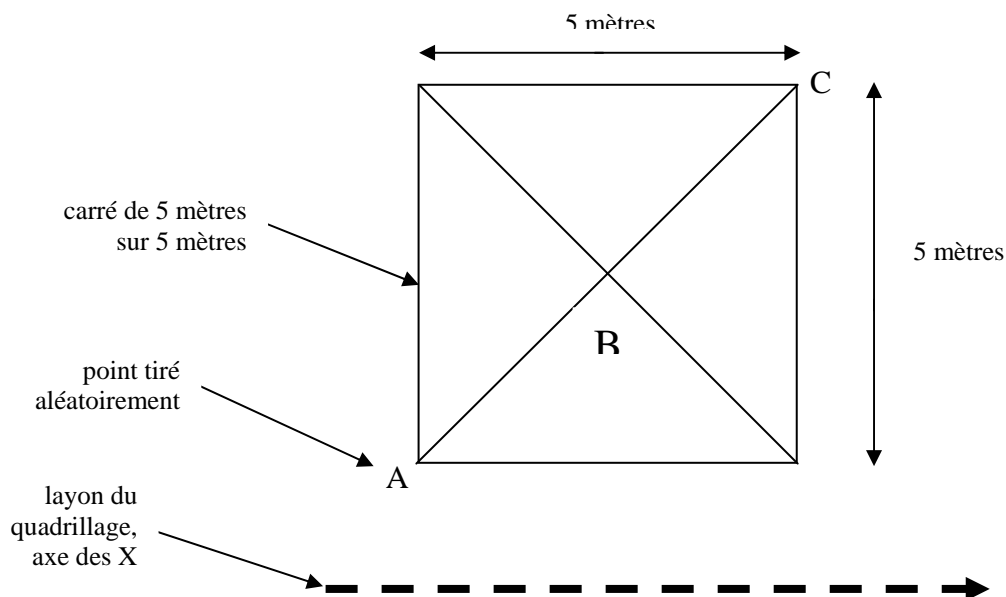
Schulz (1960) a observé que l'implantation du wacapou en un lieu semblait être sensible aux valeurs du pH dans le sol.

Afin d'expliquer les dynamiques observées et surtout la forte mortalité des jeunes wacapous dans les zones à fortes densité d'adultes, nous avons ébauchés le mécanisme suivant : une forte densité de wacapou d'adultes sur une zone donnée entraînerait une variation du pH dans les horizons superficiels du sol (les 30 premiers centimètres environ). Cette modification du pH du sol induirait alors une plus forte mortalité des régénérations de wacapou et expliquerait ainsi les résultats précédemment exposés.

1. Protocole :

Un tirage aléatoire de points dans le maillage du dispositif des Nouragues est réalisé. L'espace du dispositif expérimental a été préalablement découpé en zone d'isodensité en wacapou. On s'arrange pour disposer de 6 points de mesures pour chacun des six niveaux de densité (de 5 à 30 arbres/ha avec des classes de 5 arbres/ha d'amplitude). Pour chacun de ces points, qui sont répartis dans des zones en densités variables de Wacapou, on réalise un prélèvement de sol.

La méthode de prélèvement de sol en un point considéré est la suivante :



A partir d'un point tiré aléatoirement (noté A sur la figure et repéré sur le dispositif des Nouragues par ses coordonnées x,y), on dessine un carré de telle façon que ses cotés soient parallèles à des l'axes et que le point A pointe vers le nord-ouest. On prélève les 30 premiers centimètres de terre en A, B et C avec une tarière.

De retour en laboratoire, une mesure du pH est réalisée sur le mélange A+B+C. Un volume de terre est mélangé à un volume d'eau distillée et une sonde de mesure du pH est plongée dans le mélange obtenu (après une phase d'étalonnage du pHmètre). On peut alors lire directement le pH sur l'appareil.

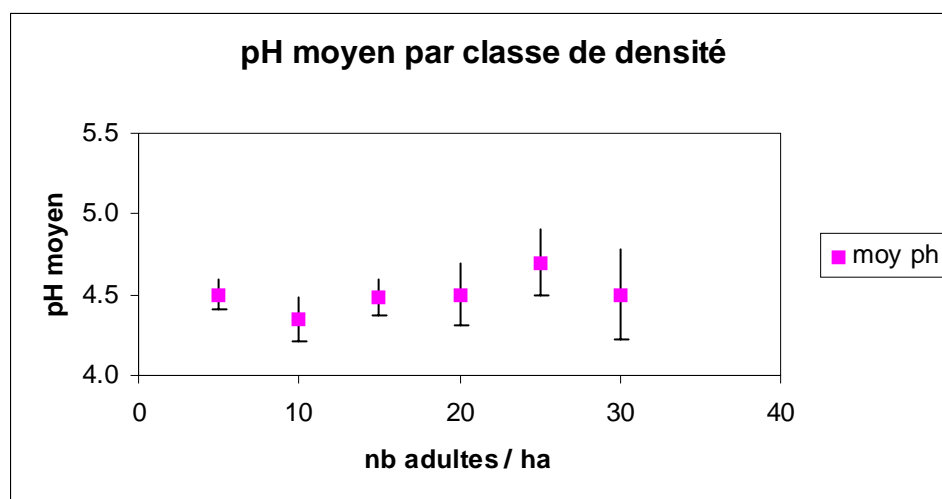
On réalise ces trois prélèvements par points pour limiter les effets de microvariations spatiales du pH. De plus, on se contente d'une profondeur de trente centimètres car on s'intéresse à la régénération et surtout à son installation au stade de plantule ; ce sont donc les premiers centimètres les plus importants dans notre analyse.

2. Résultat :

Le tableau suivant présente de façon synthétique les résultats obtenus suite aux expériences précédemment décrites.

classe densité	pH moyen	écart-type
5	4.5	0.09
10	4.35	0.14
15	4.48	0.12
20	4.5	0.19
25	4.7	0.21
30	4.5	0.28

Graphiquement, on obtient la représentation suivante :



En réalisant des analyses de variance, on peut mener des comparaisons de moyennes deux à deux. Quasiment aucun test n'est significatif avec une probabilité critique de 5 %. La situation n'est guère vraiment meilleure si l'on choisit une probabilité critique de 10 %. Les écarts de pH dans les horizons superficiels du sol entre les zones à isodensités différentes ne sont donc pas statistiquement significatifs.

3. Interprétation

Il a été impossible de détecter une variation tangible du pH du sol en fonction de la densité de wacapous adultes présents. Le mécanisme que nous avons hardiment échafaudé est donc infirmé. Un mécanisme différent, encore inconnu à l'heure actuelle, doit être la cause des dynamiques observées.

Conclusion

L'observation de la répartition spatiale des wacapous a conduit Stéphane Traissac à formuler l'hypothèse de l'existence de deux dynamiques différentes pour les wacapous selon leur position en bordure ou au milieu d'une plaque. Afin de tester cette hypothèse, nous avons inventorié l'ensemble des plantules dans une zone de front et en avons extrait un modèle de dissémination d'un adulte en zone de front. Appliquée à l'ensemble des adultes situés sur des plaques, ce modèle ne rend pas compte de la répartition réelle des jeunes individus. Ceci tend à prouver que la dynamique des wacapous sur une plaque dense en adultes diffère de celle en bordure de plaques.

Si la dissémination est *a priori* la même pour deux semenciers en bordure et en milieux de plaque, il n'en va pas de même pour la survie des plantules. Tout se passe comme si les adultes exerçaient une influence négative sur la survie des juvéniles autour d'eux, ce phénomène prenant toute son ampleur en zone à forte densité, où la régénération est de fait quasiment nulle.

Il reste aujourd'hui à comprendre les raisons qui conduisent à ces taux de mortalité élevés. Une des hypothèses avancées était la modification du pH par une densité forte d'adultes qui inhibait l'installation des jeunes. Mais nous avons constaté que cette hypothèse n'était pas valable. D'autres pistes de recherche doivent donc être explorées.

Annexe 1 : carte du dispositif expérimental des Nouragues

