

**Dynamique de croissance et évolution de la forme
d'individus de *Tachigali melinonii* sur le dispositif
de Paracou**



Stage réalisé du 18 au 28 septembre 2004

Etudiants: Barrabé Laure, Provot Laurence, Henry Matieu

Encadrants: Blanc Lilian, Heuret Patrick

Sommaire

Sommaire	2
Remerciements	3
Résumé	4
Avant propos	5
Introduction	6
1 Matériel et méthodes	8
1.1 Site d'étude et matériel végétal étudié	8
1.2 Méthodologie et outils	10
1.2.1 Répartition spatiale	10
1.2.2 Propriétés de l'arbre	11
1.2.3 Probabilité de transition d'une classe architecturale à une autre	11
2 Résultats	12
2.1 Répartition spatiale des individus	12
2.1.1 Influence des perturbations liées à l'exploitation forestière	12
2.1.2 Influence des bas-fonds	12
2.1.3 Influence de la position des disséminateurs	12
2.2 Analyse des propriétés: diamètre, hauteur et forme architecturale	13
2.2.1 Dimension des arbres et classes architecturales	13
2.2.2 Les classes architecturale selon l'environnement	13
2.3 Dynamique de transition des classes de vigueur	13
2.3.1 Relation entre croissance secondaire et transition de classe de vigueur	13
2.3.2 Relation entre environnement local et transition de classe de vigueur	14
2.4 Modélisation de l'évolution de la forme architecturale	14
3 Discussion	15
3.1 Structuration du peuplement	15
3.2 Stratégie de croissance de <i>T. melinonii</i>	15
3.3 Influence des paramètres environnementaux sur l'évolution de la vigueur	16
3.4 Dynamique du peuplement	17
3.5 Perspectives	17
3.5.1 Les limites de l'étude	17
3.5.2 Proposition d'une nouvelle méthodologie	18
Conclusion	20
Table des illustrations	21
Bibliographie	23

Remerciements

Un très grand merci à Patrick Heuret et Lilian Blanc pour nous avoir fait partager leur passion de la recherche, pour nous avoir encadrés et aidés durant ces 10 jours de travail acharné....

Merci à tous ceux qui ont rendu notre séjour à Paracou agréable, à Chris Baraloto et ses petits « babies » agonisants, à Pascal Petronelli pour son accueil, à tous les étudiants du module FTH, même lorsqu'ils jouent de la musique avec des petites cuillères et des casseroles et merci aux ronfleurs.

Merci à Julie pour ses dessins et ses vidéos cachées.

Merci à Petrus pour avoir retrouvé les Tachigali récalcitrants perdus au fond de la parcelle 11.

Merci à la parcelle 12 pour nous avoir causé bien du souci avec tous ses petits Tachigali émergents.

Merci aux Tachigali d'être aussi nombreux, de développer autant de formes architecturales différentes et de croître dans des milieux si variés.

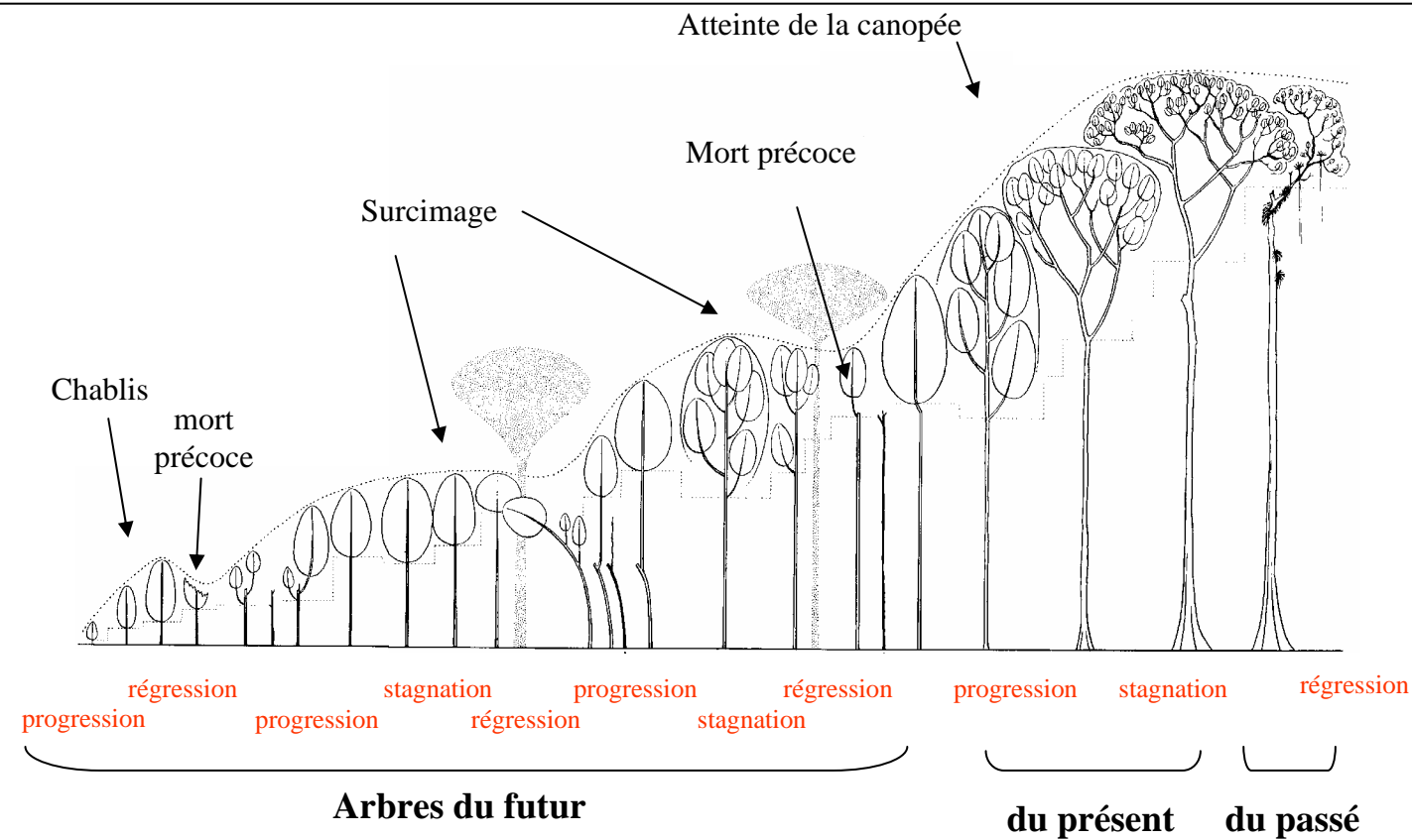
Et enfin merci aux poux d'agouti de nous avoir dévoré de leurs petites canines aiguisées.

Résumé

Contrairement aux zones tempérées, en forêt tropicale humide, il n'existe aucun marqueur temporel visible et les études chronologiques rétrospectives sont difficiles. L'architecture permet de traduire l'état de vigueur d'un arbre et l'étude de son évolution explique sa dynamique d'adaptation au milieu dans lequel il se développe. La formation de rejets, chez certaines essences, est corrélée à une perte de vigueur. Cette étude porte sur *Tachigali melionii* à pour objet de quantifier l'évolution cours du temps des formes architecturales et classes de vigueur sur une population du site expérimental de Paracou. Les analyses se basent sur la mesure de critères de développement, la caractérisation de chaque individu à l'aide de critères architecturaux et environnementaux. L'étude de la répartition géographique des individus montre que ceux-ci sont principalement situés dans les zones d'exploitation et à une distance éloignée des disséminateurs. D'après l'étude de l'autoportance, il semblerait que parmi les individus les plus vigoureux, certains adoptent une stratégie lianescente. Les variations de vigueur interviennent essentiellement chez des individus de faible diamètre. La vigueur des individus diminue avec la fermeture du milieu. D'après une modélisation basée sur un modèle markovien, la population de *T. melinonii* du Bloc Sud doit s'éteindre d'ici une vingtaine d'années.

Avant propos

Ce rapport est le résultat d'un stage de terrain réalisé par 3 étudiants durant 10 jours. 5 jours de terrain ont été nécessaires pour récolter l'ensemble des données. Le temps qui nous a été accordé a été bref. En conséquence, l'étude bibliographique est restée relativement limitée. Notre démarche s'appuie sur les travaux réalisés par M. Dodet en 2003. L'ensemble de nos hypothèses est intuitif, étant donné que les bases bibliographiques n'ont été apportées qu'après la période de terrain.



(d'après Hallé, Oldeman & Tomlinson 1978)

Figure 1. Représentation schématique des différentes phases plausibles de la vie d'un arbre en forêt

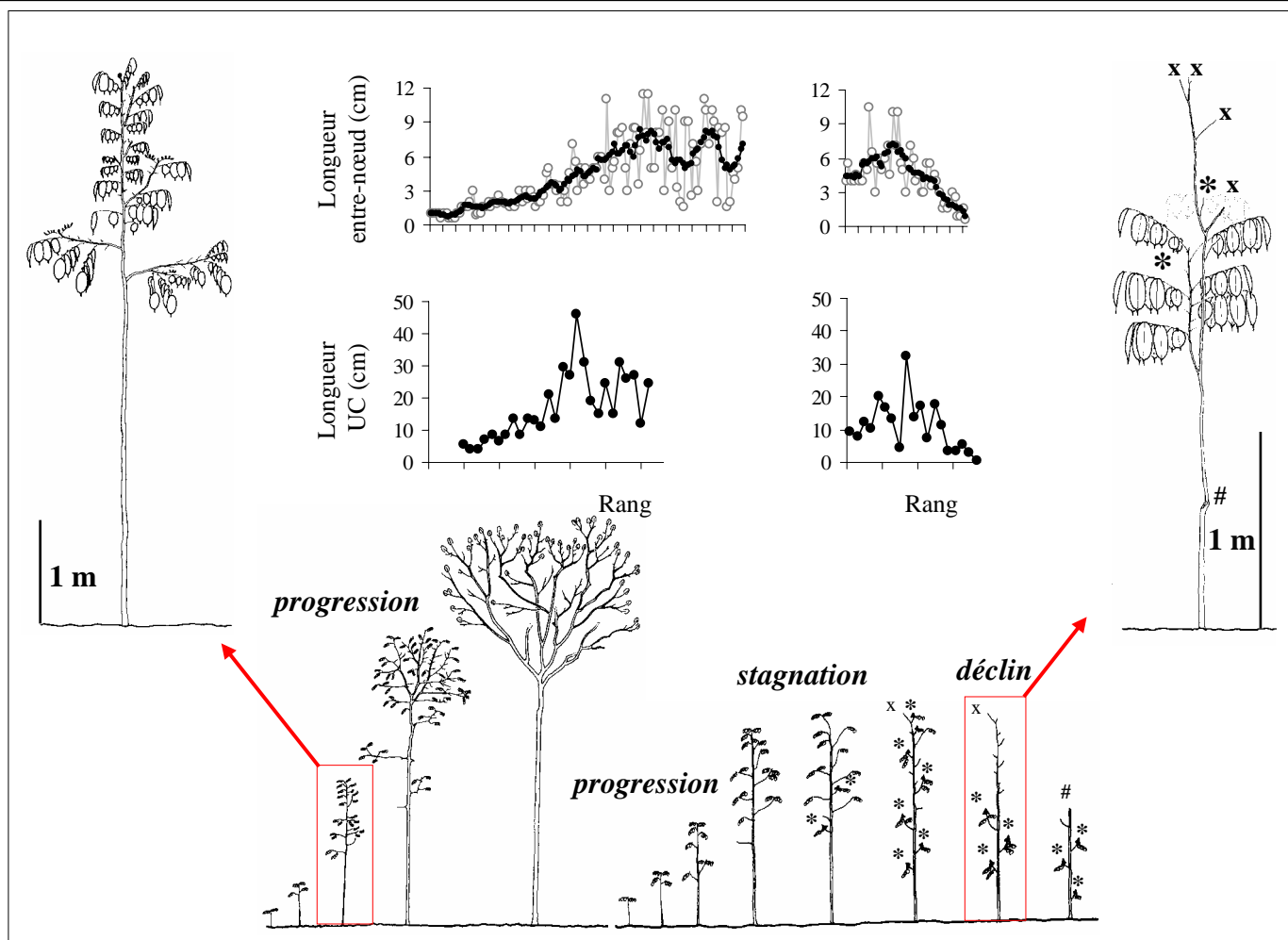


Figure 2. Dynamique de croissance de l'Angélique

(d'après Nicolini et al. 2003)

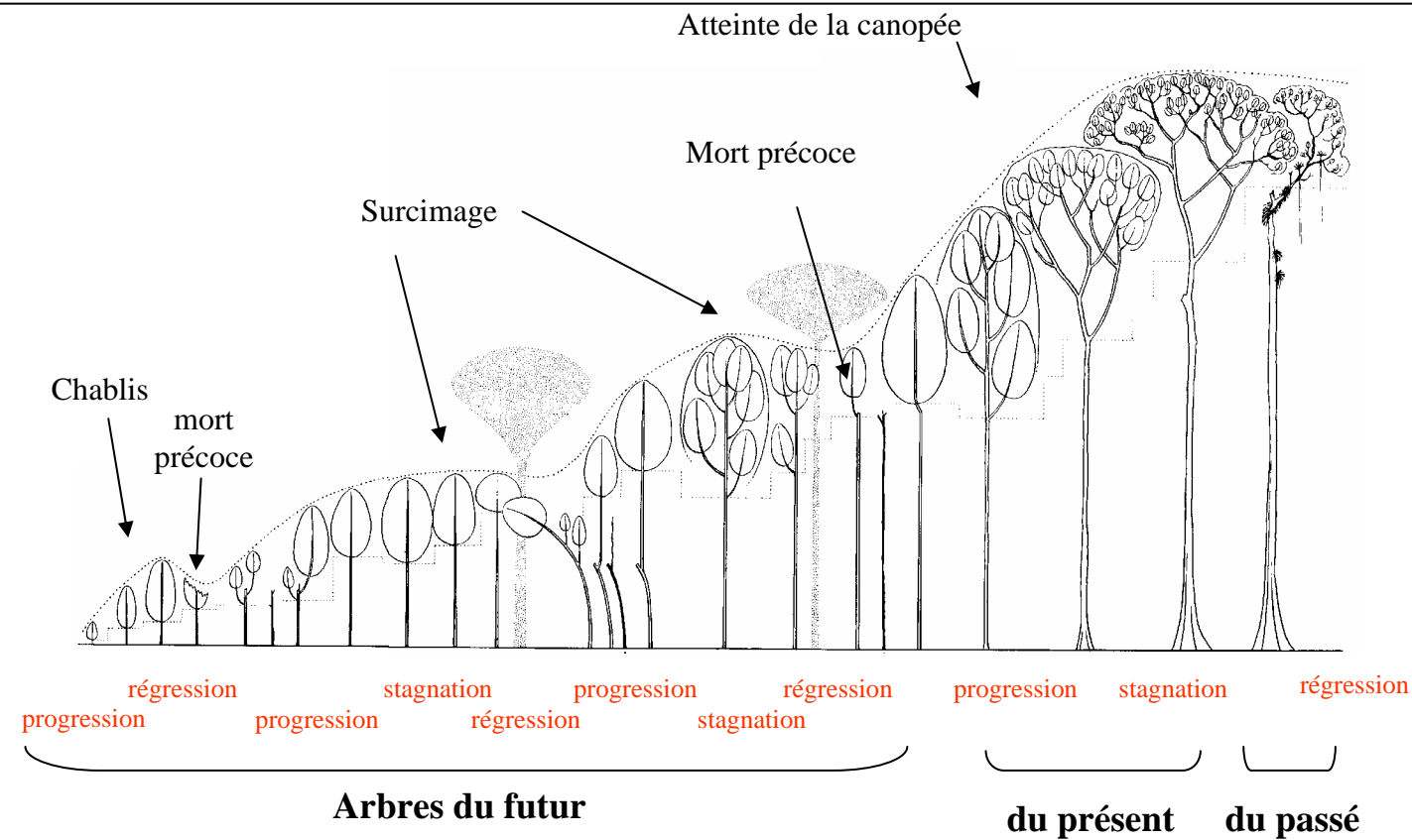
Introduction

En forêts tempérées, les rythmes annuels et saisonniers régulent la croissance et le développement des arbres. Il est aisé d'étudier rétrospectivement la dynamique de croissance d'un arbre au cours du temps par l'observation de marqueurs morphologiques temporels (ex : cicatrices de cataphylles au niveau des arrêts annuels de croissance) ; (Caraglio et Barthélémy, 1997). En forêt tropicale hétérogène, bien qu'il soit possible de retrouver les cicatrices de nœuds ou d'arrêts de croissance, ces marqueurs n'ont le plus souvent aucune connotation temporelle. Il est ainsi difficile d'étudier rétrospectivement la dynamique de développement des individus. De plus, les arbres du sous-bois présentent un développement irrégulier conditionné par un ensemble d'événements souvent aléatoires résultant du renouvellement des strates végétales. Du stade plantulaire au stade adulte reproducteur, les arbres adoptent des stratégies de développement qui leur permettent de faire face à ces changements environnementaux brutaux. La dynamique s'organise autour d'une succession de phases d'arrêt, de progression et de ralentissement de la croissance (**Figure 1** : Hallé et al., 1978). Chaque arbre ayant une histoire pouvant être très différente dans l'espace et dans le temps, il est difficile d'intégrer l'information relative à la structure de l'arbre vers l'échelle du peuplement.

L'architecture d'un arbre résulte d'un équilibre entre les processus endogènes de son développement et les contraintes exercées par son milieu de vie. La forme architecturale d'un arbre est le reflet de perturbations passées et des adaptations à l'environnement dans lequel il pousse. Ainsi, serait-il possible d'apprécier les capacités de développement et le devenir à court et moyen terme d'un individu en se basant uniquement sur une description de sa structure générale ?

Chez l'Angélique, *Dicorynia guianensis* Amshoff (*Caesalpiniaceae*) une analyse architecturale et une reconstitution de la croissance ont permis d'associer structure de l'arbre et dynamique de croissance à l'aide de critères architecturaux simples, tels que le rapport hauteur/diamètre, les longueurs des entre-nœuds et des unités de croissance (**Figure 2**). Pour faire face à une perte de vigueur, l'individu, touché par un changement environnemental, met en place des structures appelées rejets (ou rameaux épicorniques, **photo 1**). Ces structures s'avèrent être de bons indicateurs de croissance et *a posteriori* de l'état global d'une population d'arbres. (Nicolini et al., 2003). En région tempérée, chez le hêtre, la formation de rejets est également liée à une diminution de la croissance secondaire et permettrait, dans certaines situations, de relancer la croissance d'individus dépérissant (Nicolini, 2003). Les travaux de Dodet (2003) ont permis de mettre en évidence un ensemble de critères qui caractérise les différentes classes de vigueur d'une population de *Tachigali melinonii* (Harms) Zarucchi & Herend (*Caesalpiniaceae*) en zone tropicale. Le encore la mise en place de rejet semble être indicateur d'individu en difficulté dont la croissance est réduite.

Il s'agit dorénavant de tester l'ensemble de ces hypothèses en effectuant un suivi de croissance sur un groupe d'individus appartenant à une espèce dont la forme des structures évolue rapidement dans le temps. Or la dynamique de croissance semble être rapide chez *Tachigali melinonii*. Cette espèce arborescente héliophile est essentiellement présente dans des milieux fortement perturbés par l'exploitation forestière, la déforestation ou les chablis. L'étude de son architecture peut s'avérer être un outil de diagnostic efficace permettant de juger l'état de régénération et plus généralement de la compétitivité de *T. melinonii* dans un milieu donné (Dodet, 2003).



(d'après Hallé, Oldeman & Tomlinson 1978)

Figure 1. Représentation schématique des différentes phases plausibles de la vie d'un arbre en forêt

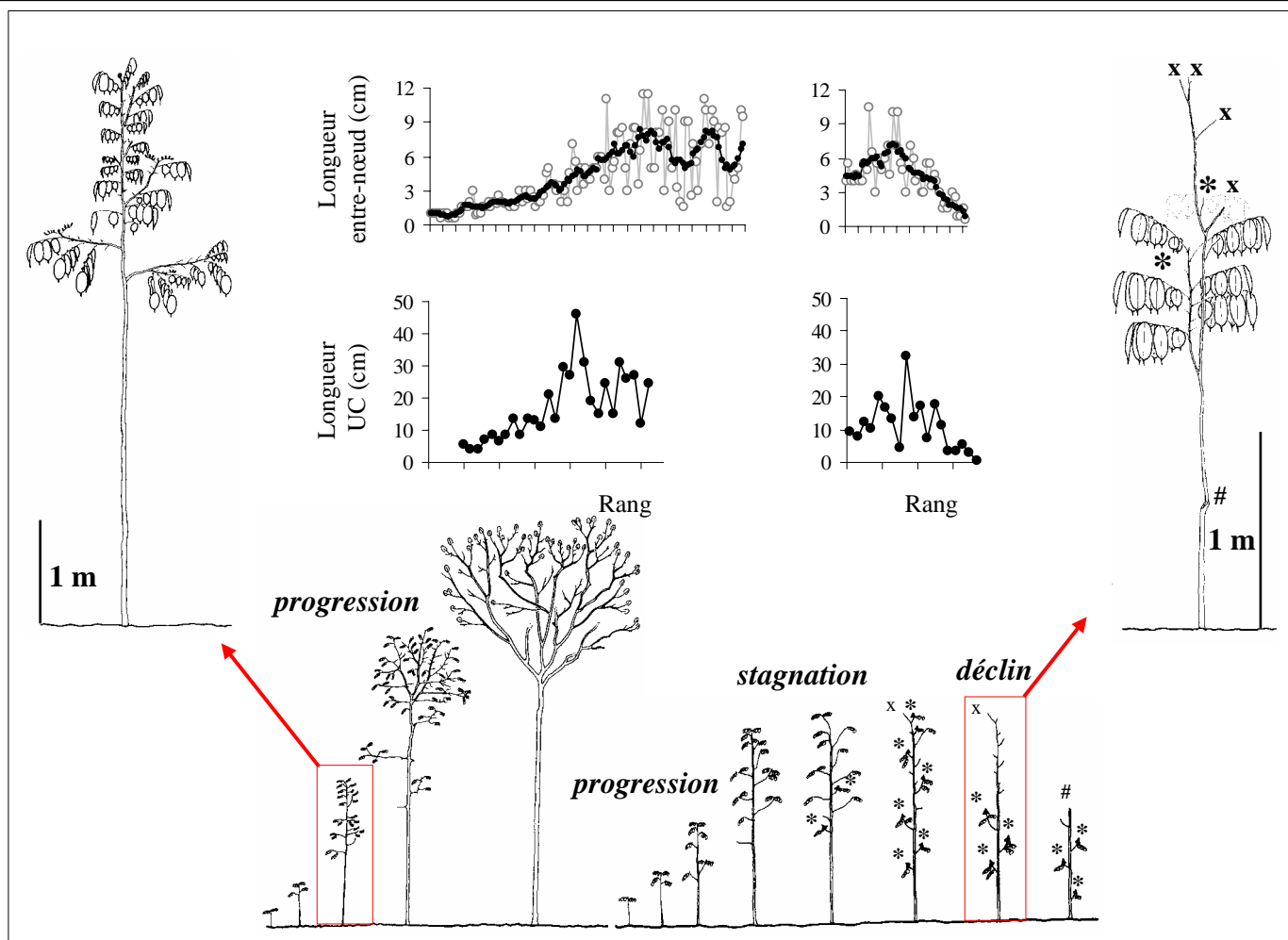


Figure 2. Dynamique de croissance de l'Angélique

(d'après Nicolini et al. 2003)

Des études ont été entamées depuis 2002 sur le site du dispositif de Paracou. Un recensement de 15 espèces a été établi sur le Bloc Sud par le CIRAD-forêt, et a permis la localisation des individus de *T. melinonii*. En se basant sur les travaux de Dodet (2003), L. Blanc et P. Heuret ont élaboré un protocole d'étude basé sur 5 classes architecturales permettant de caractériser chacun des 850 individus recensés.

L'objectif de cette étude est de réattribuer au bout d'un an, les classes architecturales de chaque individu, afin de i) vérifier si certains critères tels que la mise en place de rejets traduisent effectivement un dépérissement progressif de l'individu, ii) tester l'existence de relation entre les formes architecturales des arbres et leur dimension globale ou certains facteurs environnementaux, iii) quantifier les probabilités de passage d'une classe architecturale à une autre pour comprendre la dynamique de croissance d'une population, et iiiii) tester l'efficacité des protocoles de mesure afin d'apporter d'éventuelles améliorations.



Photo 1. Les rejets (= rameaux tardifs, rameaux éplicormiques, gourmands). Ils apparaissent sur des structures âgées et se développent à partir de bourgeons latents qui demeuraient à la périphérie du tronc, juste sous l'écorce (Nicolini, 2003)

lumineux. Ainsi, lorsque la lumière est facteur limitant, les rameaux épicorniques apparaissent dans un premier temps, puis l'apex se dessèche, ce qui entraîne la mort de l'individu. L'augmentation de la compétitivité pour la lumière réduit l'activité photosynthétique et conduit à la mort de l'apex. La formation de rejets intervient comme un mécanisme visant à poursuivre le développement architectural sans ramification séquentielle. Le critère « présence de rejets » est corrélé aux variables « apex mort et desséché/cassé ». Par contre, en condition environnementale favorable, l'arbre se développe normalement et la ramification séquentielle se met en place. Les critères « arbre ramifié » et « présence de rejets » sont négativement corrélés.

Suite à cette étude, 5 classes architecturales ont été élaborées par L. Blanc et P. Heuret afin de pouvoir caractériser rapidement un grand nombre d'individu pour travailler à l'échelle plus globale d'un peuplement. L'ensemble des individus du Bloc Sud a ainsi été réparti dans ces 5 classes en novembre / décembre 2003 (**Figure 4**). Elles sont caractérisées de la manière suivante :

- ✓ *Classe A* : individu bien conformé, sans rejet, dont l'apex est viable
- ✓ *Classe B* : individu possédant des rejets et dont l'apex est viable.
- ✓ *Classe C* : individu possédant des rejets et dont l'apex est desséché
- ✓ *Classe D* : individu mort.
- ✓ *Classe E* : individu bien conformé, ayant percé une strate limitante et ayant au moins 6 m libre au-dessus de lui.

Sur le terrain nous avons attribué de nouveau attribué une classe architecturale 10 mois après un premier passage effectué par L. Blanc, J-G Jourget et P. Heuret. Durant le temps impartit nous avons pu observer 732 individu sur le total de 894 en notant en parallèle le diamètre à 1 m 30 (DBH) et à 20 cm, ainsi que la hauteur de 116 individus.

Cependant la classification initiale mélangeait à notre sens des critères architecturaux et d'environnement lumineux. Pour obtenir une classification pertinente, nous avons donc réduit le nombre de classes à 4 en éliminant la classe E.

Pour caractériser l'environnement lumineux nous avons établis une seconde classification (**Figure 5**) :

- ✓ *Classe A* : L'individu est situé au-dessus d'une strate arborée. Aucune autre strate ne constitue un obstacle à la lumière incidente qui est peu filtrée. L'environnement lumineux est favorable au développement des arbres.
- ✓ *Classe B* : L'individu est situé au-dessus d'une strate arborée et au-dessous d'une autre strate qui filtre la lumière. L'environnement lumineux de l'individu est assez clair.
- ✓ *Classe C* : L'individu est situé au-dessous d'une strate arborée. La lumière incidente est filtrée par l'ensemble des strates arborées. L'environnement lumineux est sombre.
- ✓ *Classe D* : L'individu est situé au-dessous d'une strate arborée supérieure qui forme un obstacle physique et à la lumière, et qui bloque le développement de l'arbre. L'arbre met en place des stratégies de ramification pour contourner l'obstacle.

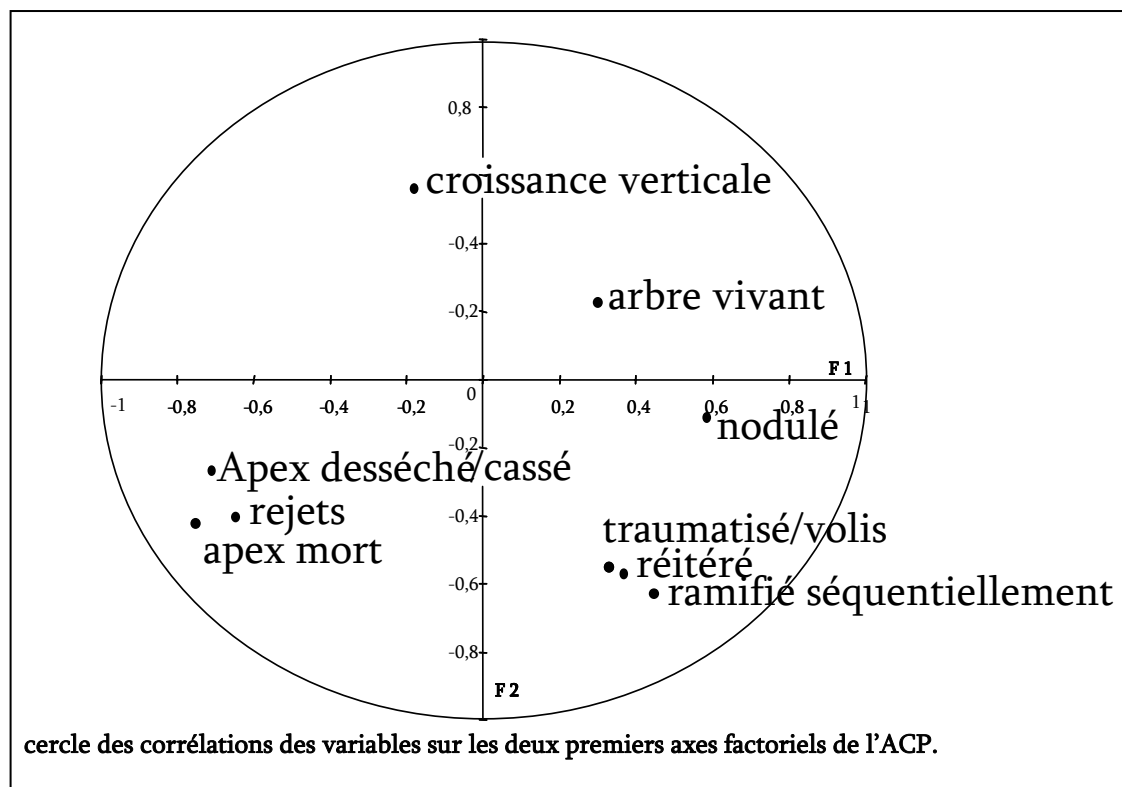


Figure 3. Cercle des corrélations de variables mesurées sur une population de 1128 individus sur les deux premiers axes factoriels de l'ACP (d'après Dodet, 2003)

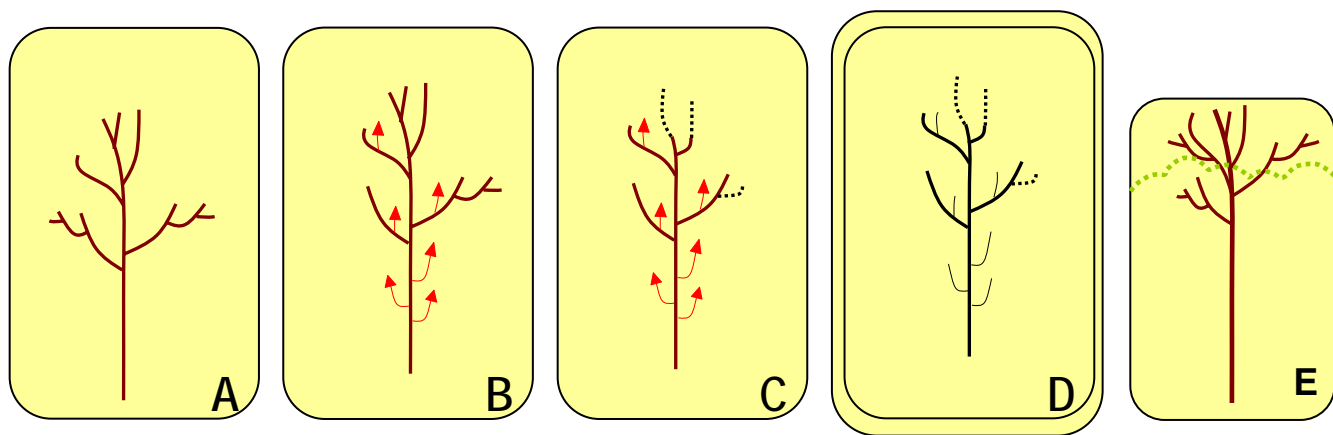


Figure 4. Classes architecturales choisies pour caractériser les arbres du bloc sud de Paracou. (A) arbres bien conformés, avec ramification séquentielle, avec un apex viable et sans rejets; (B) arbres avec un apex viable mais portant de nombreux rejets; (C) arbres avec un apex desséché ou cassé portant de nombreux rejets; (D) arbres morts; (E) équivalent à A, mais individus ayant percé une strate limitante et ayant un espace ouvert d'au moins 6 mètres au dessus d'eux..

1 Matériel et méthodes

1.1 Site d'étude et matériel végétal étudié

L'étude a été menée en Guyane française sur le site de Paracou, station de recherche expérimentale CIRAD (5° 18' N, 52° 55' W), implantée à 50 km au Nord-est de Kourou et 12 km au Sud de Sinnamary.

Ce dispositif situé au sein d'une bande côtière forestière est constitué de 16 parcelles quadrillées de 9 à 25 ha ayant subi différents degrés d'exploitation forestière entre 1986 et 1988. La zone d'étude (Bloc Sud) regroupe 4 parcelles de 9 ha chacune (300 x 300 m) annotées 9, 10, 11 et 12. Chaque parcelle associe une surface exploitée de 6,25 ha (250 x 250 m) et une surface non traitée de 2,75 ha, appelée zone tampon.

Les traitements appliqués sont les suivants :

- ✓ *Parcelle 11 et zones tampons* : aucun traitement, zones témoins (traitement T0).
- ✓ *Parcelle 9* : exploitation d'environ 10 arbres / ha, diamètre supérieur ou égal à 50-60 cm, 58 essences commercialisables pour le bois d'œuvre (traitement T1).
- ✓ *Parcelle 10* : application du traitement T1, associé à l'empoisonnement d'environ 30 arbres / hectare, diamètre supérieur ou égal à 40 cm, essences non commercialisables. Les essences commercialisables présentant des défauts majeurs sont éliminées par empoisonnement (traitement T2).
- ✓ *Parcelle 12* : application du traitement T1, associé à l'abattage d'environ 15 arbres / ha dont le diamètre est compris entre 40 et 50 cm et choisis parmi les essences non commercialisables, suivi de l'empoisonnement d'environ 20 arbres / ha dont le diamètre dépasse 50 cm et choisis parmi les essences non commercialisables. Les essences commercialisables présentant des défauts majeurs sont éliminées par empoisonnement (traitement T3).

De nombreuses informations relative au bloc sud sont intégrée dans un SIG, actuellement géré par le CIRAD-forêt. Lors de la campagne d'exploitation de 1986-1988, les dégâts d'exploitation ont été localisés (**Figure 6**). Les bas-fonds ont été étudiés par des étudiants ayant participé au module FTH de 2003. En 2002, le CIRAD-forêt a effectué un recensement et un marquage de tous les individus du Bloc Sud ayant un diamètre compris entre 1 et 10 pour 15 espèces dont *Tachigali melinonii*. 894 individus ont été recensés (**Figure 6**).

La méthodologie utilisée pour cette étude s'inspire du travail de Dodet (2003). En considérant un ensemble de critères morphologiques (présence/absence de rejets, de mort d'apex terminale, d'apex desséché, de ramification, la longueur moyenne des 10 derniers nœuds...), cet auteur identifie plusieurs formes architecturales ou ces critères sont associés (**figure 3**) et fait des hypothèses sur leur succession dans le temps selon l'environnement

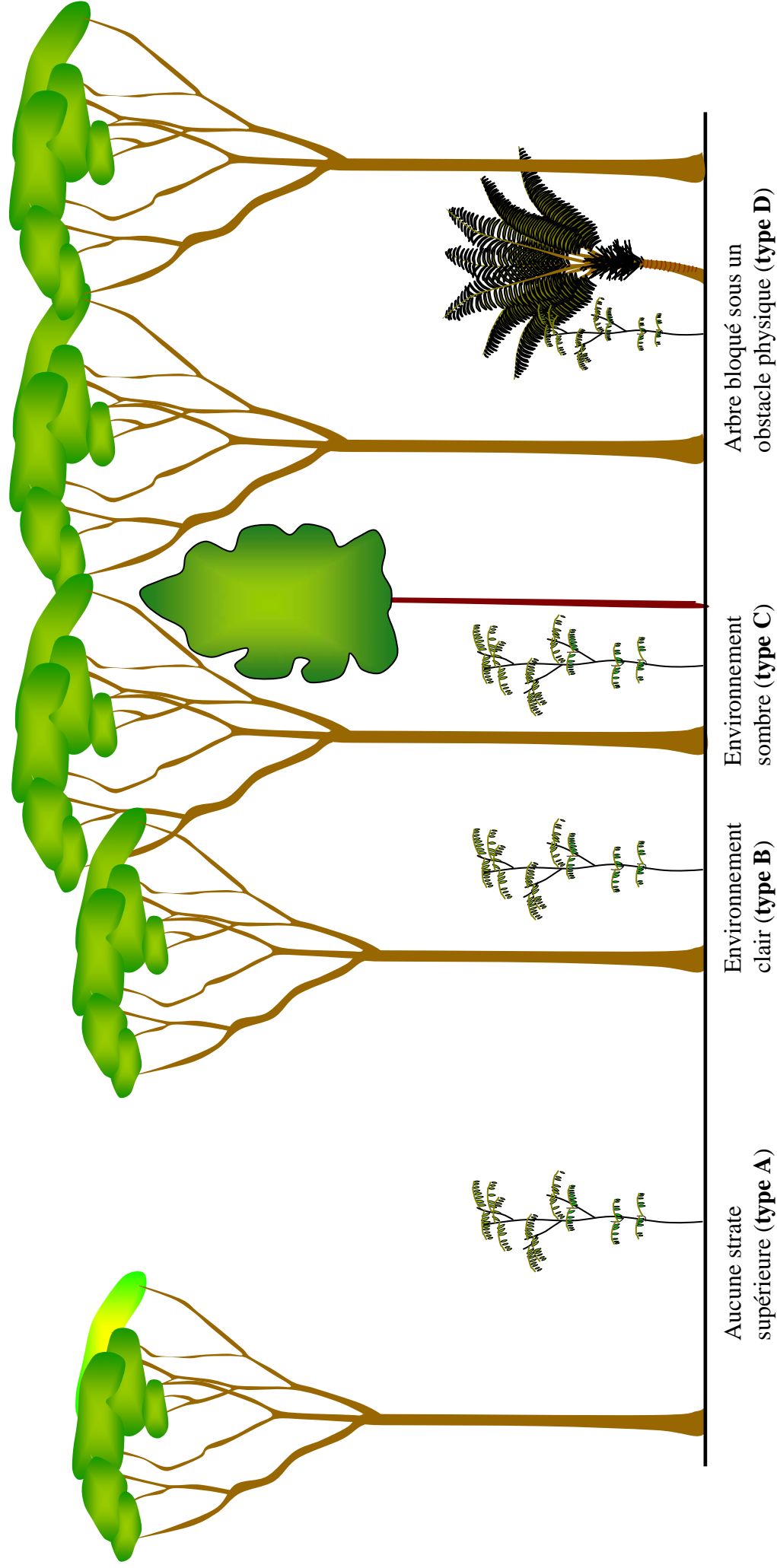


Figure 5. Définition et représentation schématique de l'environnement local ou poussent les individus mesurés

Cependant, cette classification a été établie au fer et a mesure de nos observation et la mesure prise manque peut être d'homogénéité. Nous discuterons de ce point à la fin de ce document et proposerons une nouvelle classification. Nous avons également notés d'autres caractéristiques qui traduisent l'état d'un individu afin de réfléchir à des amélioration du protocole. Les résultats concernant ces remarques n'ont pas été présentés.

La croissance de l'arbre peut être modifiée par un ensemble d'événements exogènes (chablis, chute de branche, liane, maladie...). Les principales formes architecturales qui traduisent un traumatisme sont :

- ✓ *individu courbé* : l'axe forme un arc et l'apex est orienté vers le sol,
- ✓ *individu couché* : l'axe est horizontal et des rejets poussent verticalement,
- ✓ *individu penché* : l'axe forme un angle inférieur à 75 degrés,
- ✓ *individu « étranglé »* : le tronc est entouré par une liane qui limite son développement,
- ✓ *individu cassé* : l'axe principal s'interrompt brutalement.

La formation de rejet caractérise la classe de vigueur à un instant donné. Il nous a semblé intéressant de les caractériser selon les critères suivant : nombre, position sur les axes (d'ordre 1 et 2 de ramification) et âge. Le nombre de rejets nous a permis de différencier des individus de classe A avec 1 rejet anecdotique et de classe B avec plusieurs rejets.

1.2 Méthodologie et outils

Afin de caractériser les stratégies de colonisation de *T. melinonii* l'étude tient compte de la répartition spatiale des individus, de certaines de leurs propriétés et de leur dynamique.

1.2.1 Répartition spatiale

Les informations utilisées pour caractériser la répartition géographique sont issues de la base de données SIG du CIRAD¹.

Trois facteurs majeurs sont sélectionnés: les situations de bas fonds, la présence de dégâts d'exploitation (sites de débardage et d'abattage) et la proximité avec les individus reproducteurs. Pour ce dernier point nous avons émis l'hypothèse que les individus matures avait un dbh supérieur à 20 cm et nous avons pris soin de prendre en compte les individus morts ou exploités ces 20 dernière années. La distance minimale des individus au facteur suivant sera donc étudiée :

- ✓ Le facteur bas-fonds qui distingue deux classes: hors bas-fonds et bas-fonds.
- ✓ La distance par rapport aux dégâts d'exploitation. Trois classes sont établies : dégâts d'exploitation : piste de débardage, piste + site d'exploitation et hors dégâts.
- ✓ La distance des individus juvéniles par rapport aux arbres supposés semenciers.

¹ CIRAD : Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement

Répartition spatiale du *Tachigali melinonii* dans le bloc sud du dispositif de Paracou

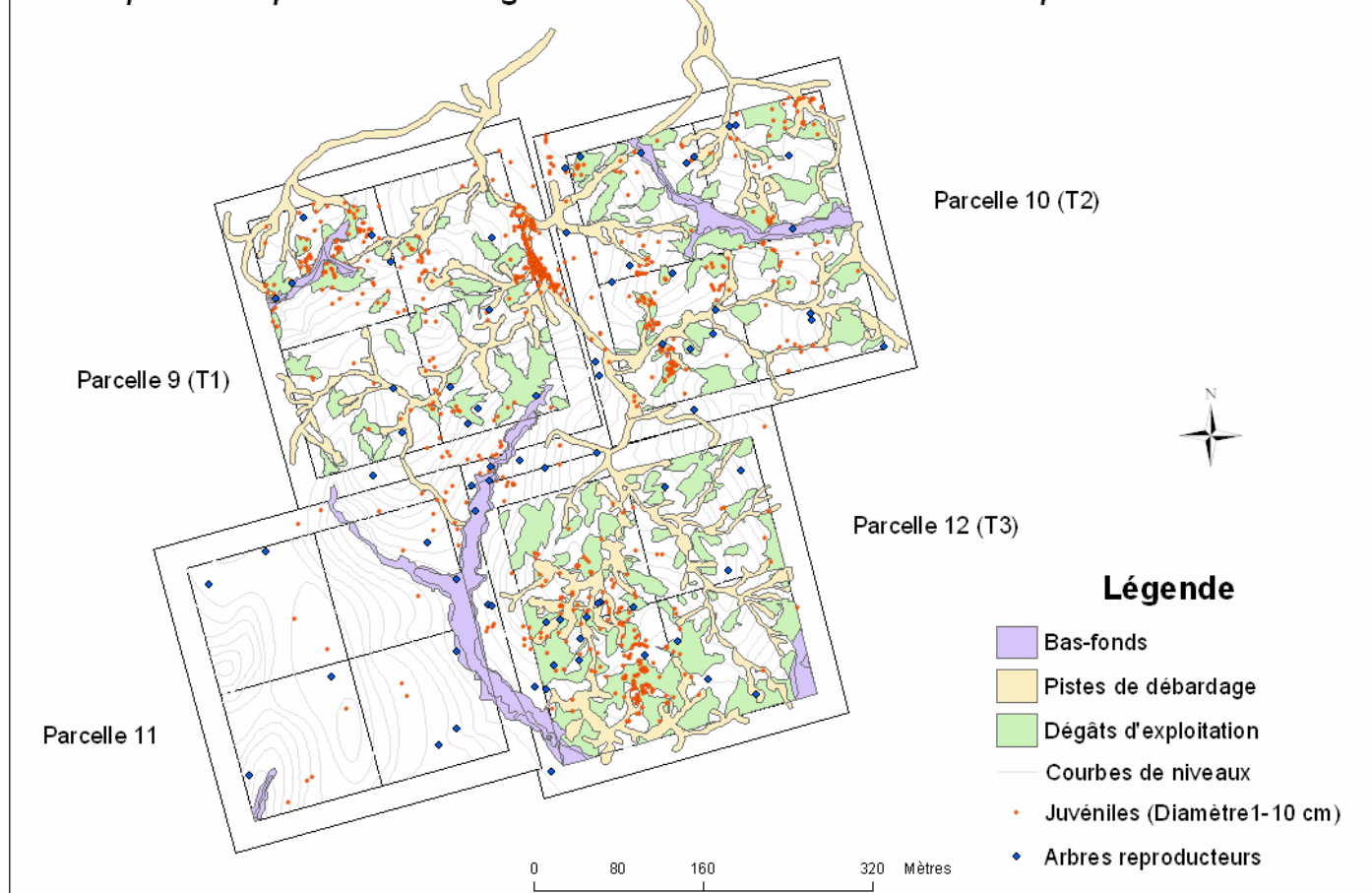


Figure 6 : Carte du bloc sud de Paracou avec localisation spatiale des individus. Les bas-fonds et les dégâts du à l'exploitation sont représentés.

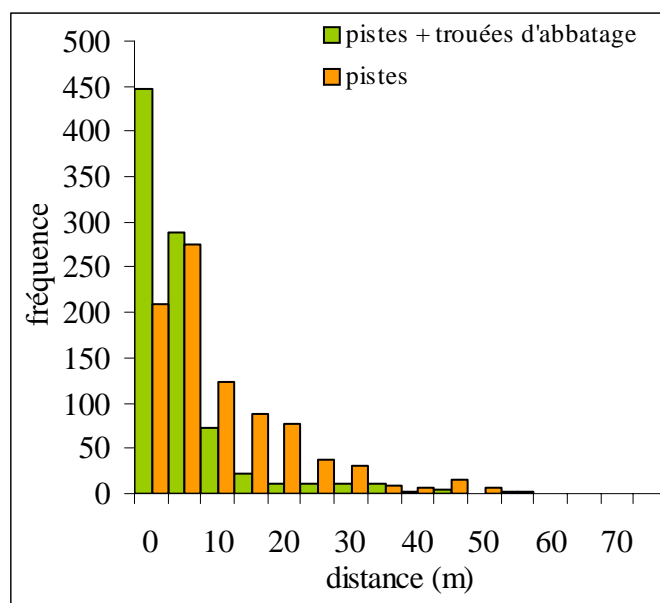


Figure 7 : Distance minimale des individus par rapport aux dégâts engendrés par l'exploitation (en orange : pistes de débardage, en vert : piste de débardage et trouées d'abattage)

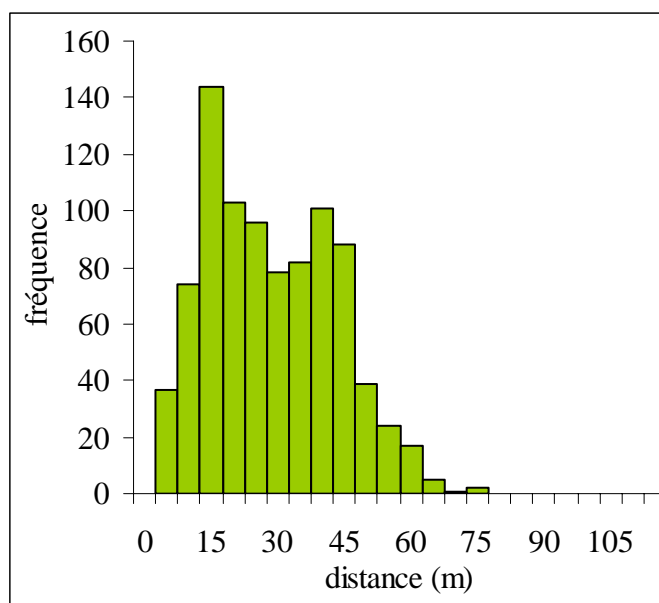


Figure 8 : Distance minimale des individus juvéniles (dbh < 20 cm) par rapport aux individus supposés matures (dbh > 20 cm)

1.2.2 Propriétés de l'arbre

Nous avons établi les fréquences des formes architecturales en fonction des :

- ✓ dimensions des arbres (hauteur et diamètre à 1m30)
- ✓ bas-fonds (en zone de bas-fonds et en zone hors bas-fonds)
- ✓ zones de dégâts (en zone de dégâts (0-2 m) et hors zone de dégâts)
- ✓ environnements locaux (4 classes d'environnement A, B, C, D)

Les mesures de diamètre ont été réalisées à l'aide d'un pied à coulisse et de hauteur avec une perche d'une longueur de 12 mètres.

Les dimensions de l'arbre permettent de calculer l'autoportance afin de caractériser les stratégies de croissance d'un arbre. La croissance est définie selon deux composantes : l'épaisseur et la hauteur. Le calcul se base sur le ratio Hauteur/Diamètre (H/D).

La hauteur critique où l'arbre n'est plus autoportant a été étudiée selon la formule suivante fournie par G. Jaouen et M. Fournier :

$$\text{Hauteur critique : } H_c = 0,792 * (E/\rho)^{1/3} D^{2/3}$$

(E = Module d'élasticité, ρ = densité = masse/volume)

1.2.3 Probabilité de transition d'une classe architecturale à une autre

L'étude de la dynamique s'appuie sur la comparaison des informations recueillies en 2003 et en 2004. Par comparaison avec les données collectées en 2003, les probabilités de transition d'une classe architecturale a été évaluée. De la même manière que nous avons étudié l'influence des facteurs de dimension, de perturbation ou de bas fond sur les fréquences de classes architecturales observées, nous avons étudié l'influence de ces facteurs sur les matrices de transition.

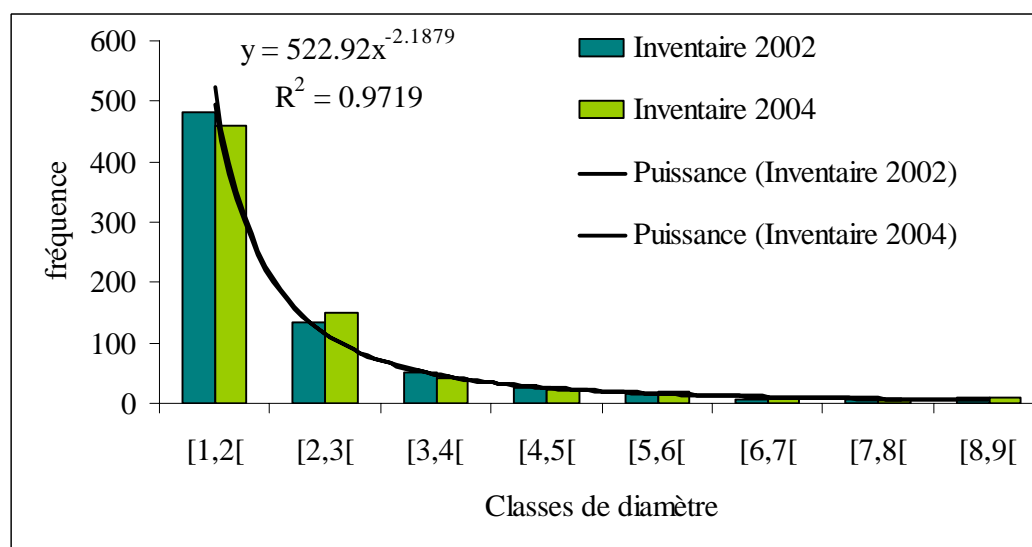


Figure 9. Diamètre des individus étudiés en 2002 et en 2004

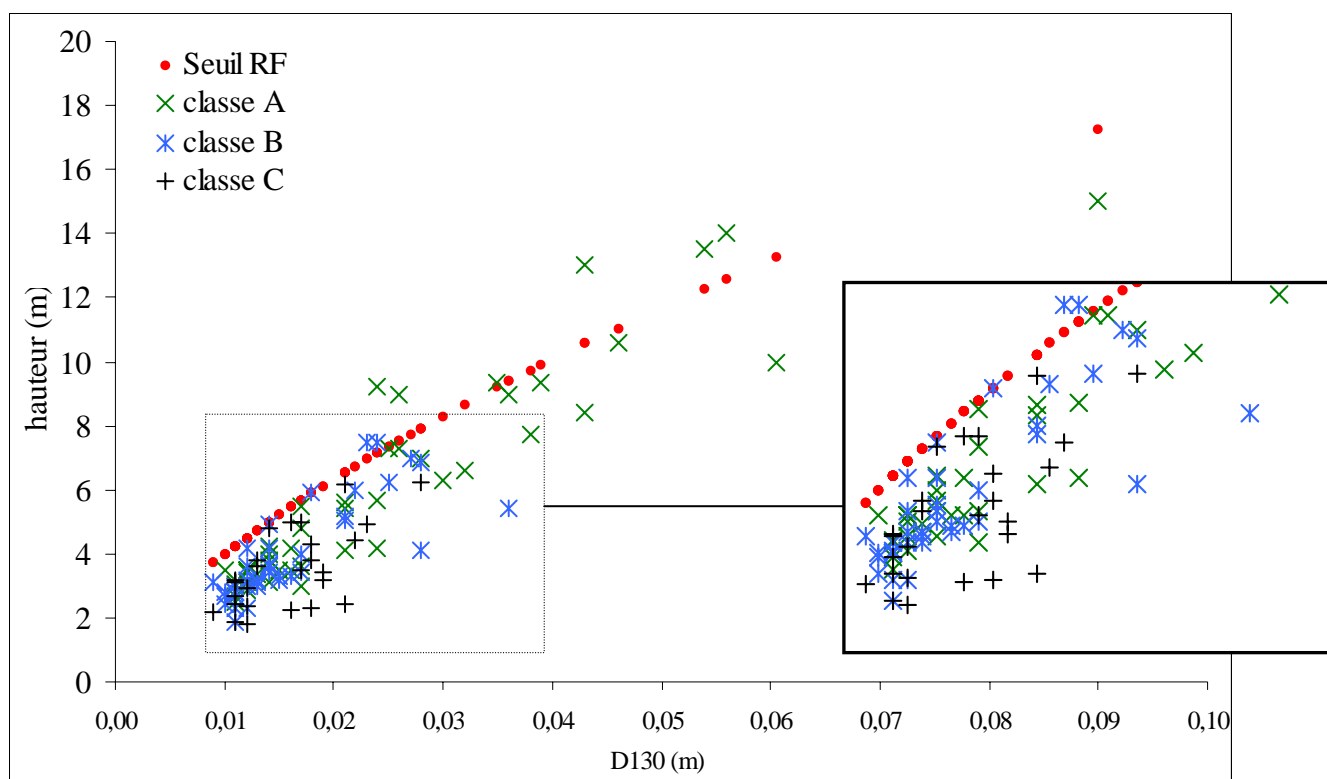


Figure 10. Rapport H/D des individus en fonction de la classe de vigueur

2 Résultats

2.1 Répartition spatiale des individus

2.1.1 Influence des perturbations liées à l'exploitation forestière

68 % des individus sont situés dans les anciennes piste de débardage +/- 10 m. Si l'on ajoute aux pistes les autres dégâts d'abattage (trouées d'exploitation et dégâts secondaires), 90 % des individus sont situés à moins de 10 mètres de ces zones (**Figure 6**).

2.1.2 Influence des bas-fonds

	Nombre d'individus	Surface (m ²)	Densité (indiv/m ²)
Bas-fonds	42	14 799	28,4
Hors bas-fonds	849	287 598	29,52

Tableau 1. Calcul des densités d'individus en fonction du facteur bas-fonds

Les densités en zone de bas-fonds et hors bas-fonds sont semblables (**Tableau 1**). La répartition des individus en zone hors bas-fonds est homogène quelque soit la distance au bas-fond.

2.1.3 Influence de la position des disséminateurs

La répartition des individus juvéniles par rapport aux individus reproducteurs vivant les plus proches révèle un pic de dissémination situé à environ 45 m. Ce pic traduit un biais qui s'explique par la concentration importante d'individus situés sur la piste de débardage de la zone tampon entre les parcelles 9 et 10 (**figure 7**). D'autres zones dégradées par l'activité forestière, situées à proximité d'individus reproducteurs, sont dépourvues d'individus juvéniles. Cependant, lorsque les individus adultes morts sont pris en compte, la répartition des individus juvéniles par rapport aux individus reproducteurs les plus proches est assez homogène (**figure 8**). La distance maximale observée entre un individu juvénile et un individu reproducteur potentiel est de 70 m.

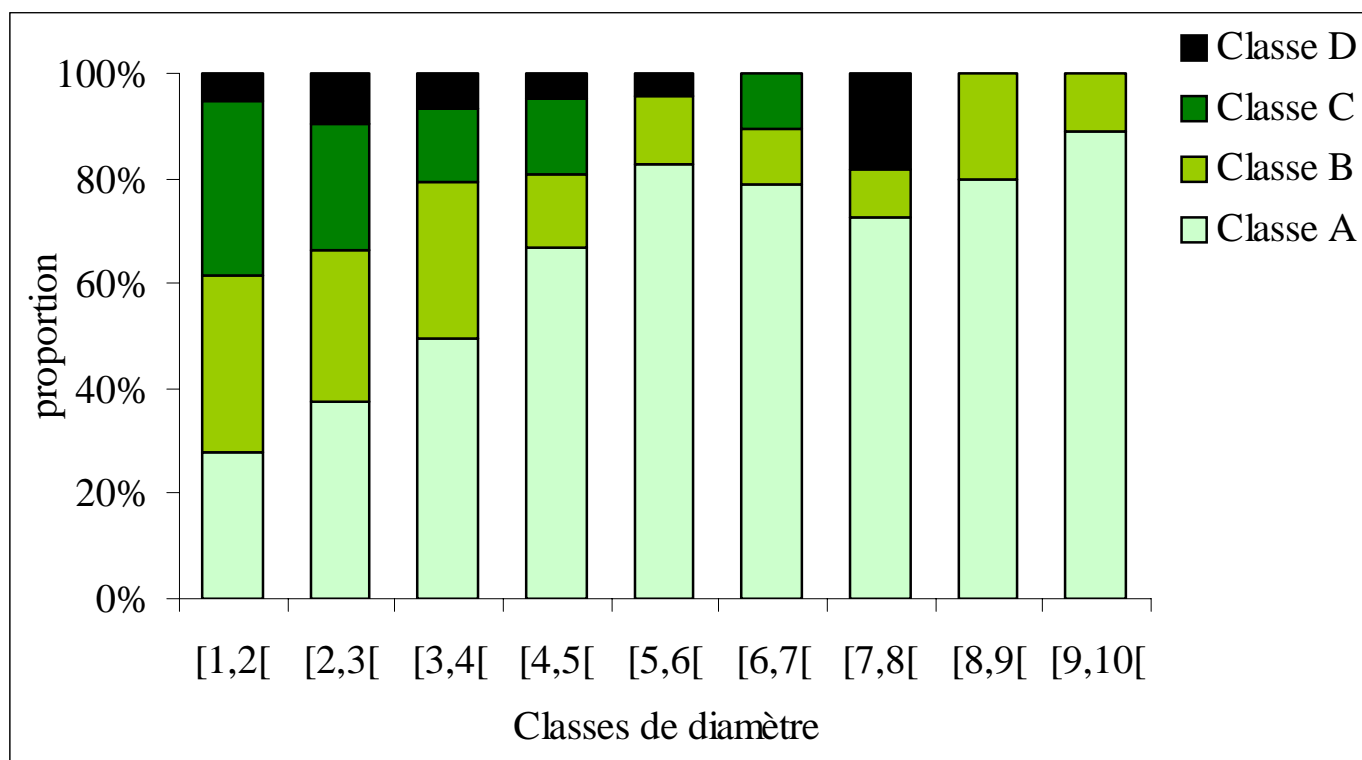


Figure 11. Proportion des classes architecturales observées en 2004 selon le DBH de l'individu

2.2 Analyse des propriétés: diamètre, hauteur et forme architecturale

2.2.1 Dimension des arbres et classes architecturales

La structure des classes de diamètres au cours des 2 suivis de 2002 et 2004 suit une courbe puissance de fonction $f(x)=522.92x^{-2.1879}$ (**Figure 9**). Les effectifs de la classe de diamètre 1- 2 cm diminuent et ceux de la classe 2-3 cm augmentent. Pour les autres classes de diamètre les effectifs sont semblables. Les hauteurs mesurées pour les individus de classe A est généralement importante et le rapport H/D de certains arbres se situe au dessus du seuil d'autoportance de référence² (**figure 10**). Nous constatons qu'il n'y a pas de différence d'autoportance entre les individus de classe B et C. Le coefficient directeur du rapport H/D diminue à partir d'un diamètre d'environ 5 cm.

L'hétérogénéité des formes architecturales diminue avec l'accroissement du diamètre. La classe A est fortement représentée pour des diamètres importants (**Figure 11**).

2.2.2 Les classes architecturale selon l'environnement

En bas fond les classes B et C sont plus représentées au détriment des classes A par rapport aux individus situés hors bas-fond. Les zones de bas-fonds présentent plus d'individus de mauvaise conformation (**Figure 12**).

En zone de dégâts d'exploitation on a une plus grande proportion d'individus mal conformés, de classe C par rapport aux arbres poussant en zone d'exploitation (**Figure 13**).

Les individus vigoureux (classe A) sont majoritairement en milieu ouvert (**Figure 14**). Une faible proportion d'individu est de classe architecturale C. Les individus qui arrivent à se développer pour atteindre un environnement A sont peu nombreux. La proportion d'individus de faible vigueur augmente avec la fermeture du milieu (environnements B, C et D).

2.3 Dynamique de transition des classes de vigueur

2.3.1 Relation entre croissance secondaire et transition de classe de vigueur

Les individus ont été regroupés en 5 classes de diamètre afin de voir s'il existe une relation entre les classes de vigueur et le diamètre. La matrice de transition est semblable pour les classes 1-2 et 2-3 cm. Les classes de diamètre de 3 à 10 cm ont été regroupées car les probabilités de passage pour la classe A sont semblables et car les effectifs des classes B, C et D sont faibles. Ainsi, 2 classes de diamètre ont été constituées : diamètres 1-3 cm et 3-10 cm.

² seuil de référence pour l'espèce *Tachigali*

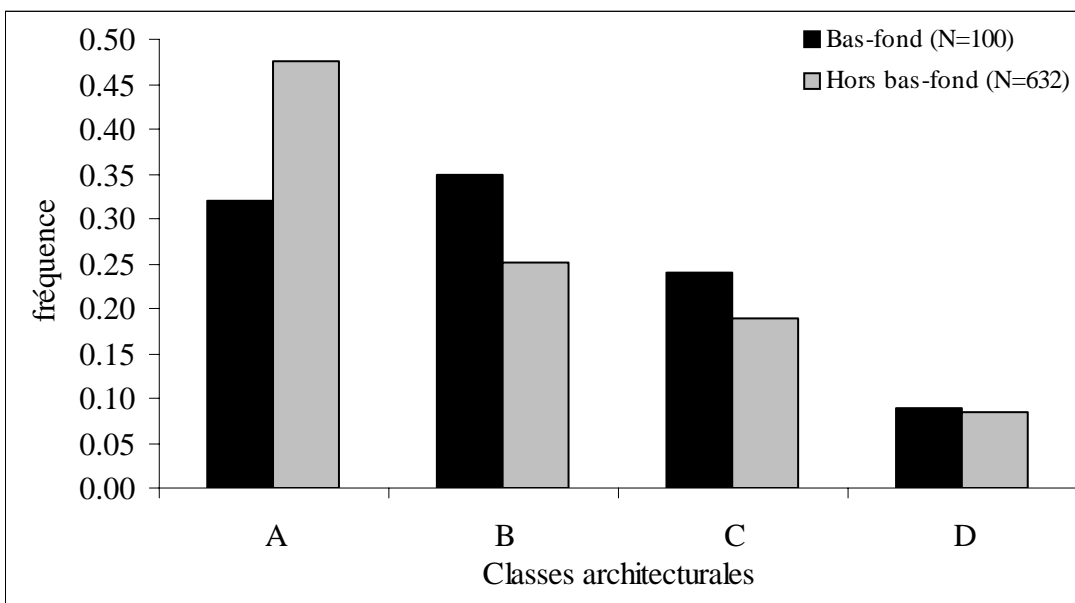


Figure 12. Fréquence des classes architecturales observées en 2004 pour les individus situés en bas-fonds (en noir) et hors bas-fonds (en gris)

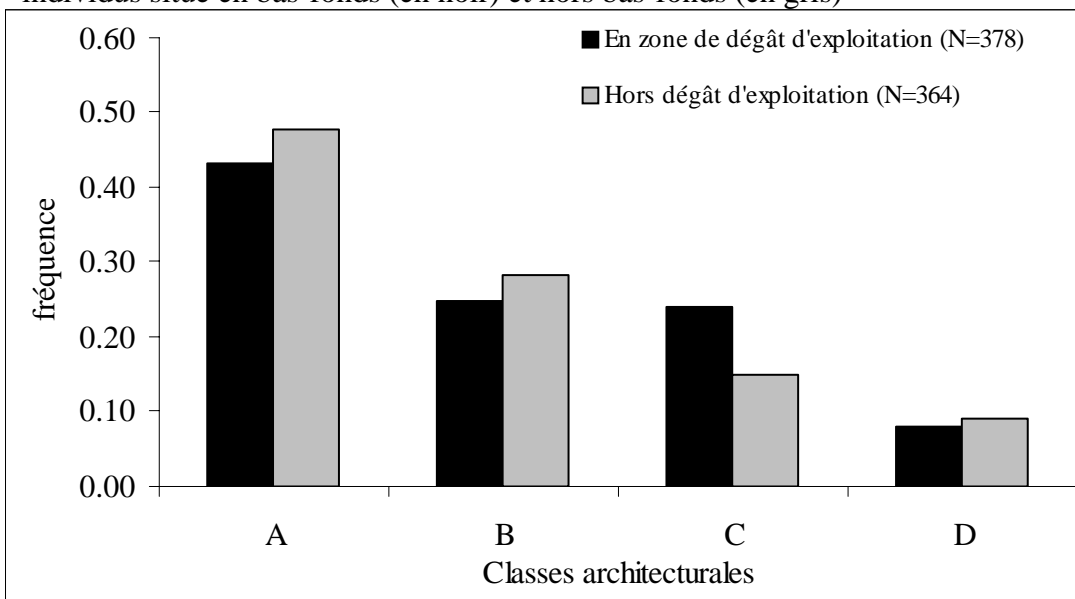


Figure 13. Fréquence des classes architecturales observées en 2004 pour les individus situés en zone dégradée par l'exploitation (en noir) ou non dégradée (en gris)

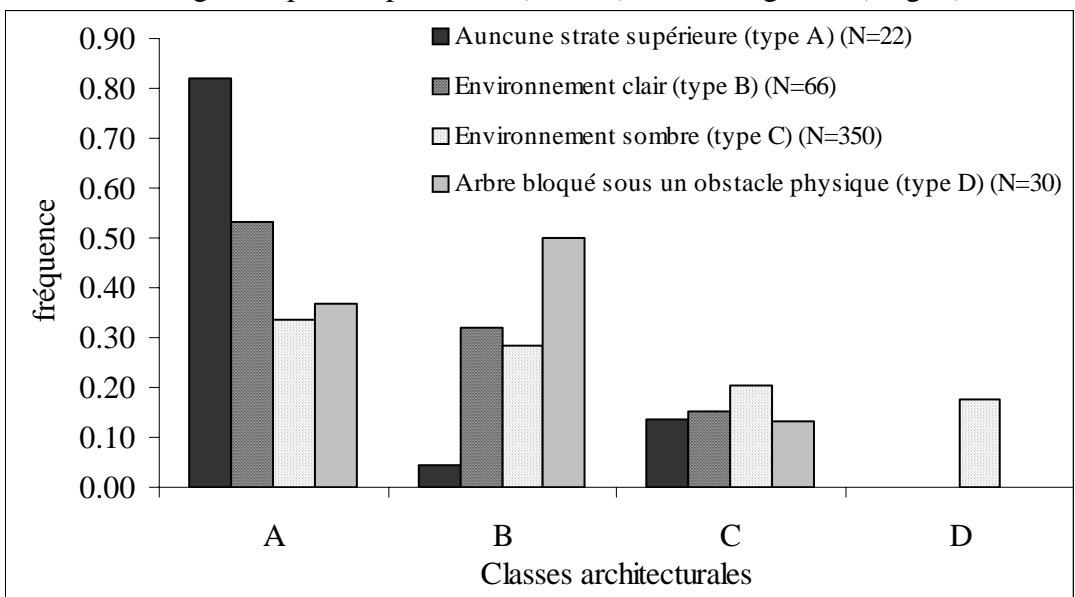


Figure 14. Fréquence des classes architecturales observées en 2004 selon l'environnement local des individus

Les probabilités de passage de la classe A vers les autres états pour les classes de diamètre de 3 à 10 cm sont nettement moins élevées que les arbres ayant un diamètre compris entre 1 et 3 cm.

La première classe, de diamètre faible a une probabilité de passage de la classe A à la classe B forte. Une part non négligeable d'individus de classe B passe à la classe C et de classe C à la classe D. Les probabilités de passage de la classe C à la classe B et de la classe B à la classe A restent faibles.

La plupart des individus dont le diamètre est important sont de classe A et se maintiennent. Les observations montrent que certains individus passent de la classe B à la classe C et de la classe C à l'état B ou D mais l'échantillonnage restreint limite la généralisation de ces remarques à l'ensemble d'une population (**Figure 16**).

Un automate de la classe 1-3 cm représentant les probabilités de transition est établi (**Figure 17**).

2.3.2 Relation entre environnement local et transition de classe de vigueur

√ Selon les bas-fonds

En zone de bas-fonds, une forte proportion d'individus de classe A passe en classe B. Hors des bas-fonds, une proportion plus importante d'individus de classe C passe en classe D (**Figures 15**).

√ Selon les zones de dégâts

En zone non dégradée, de nombreux individus passent de la classe B à la classe C et/puis D. La dynamique de dépérissement des individus est plus importante qu'en zone de dégâts. Le maintien d'un individu d'une classe vigoureuse (classe A) diminue plus en zone hors dégâts (**Figures 15**).

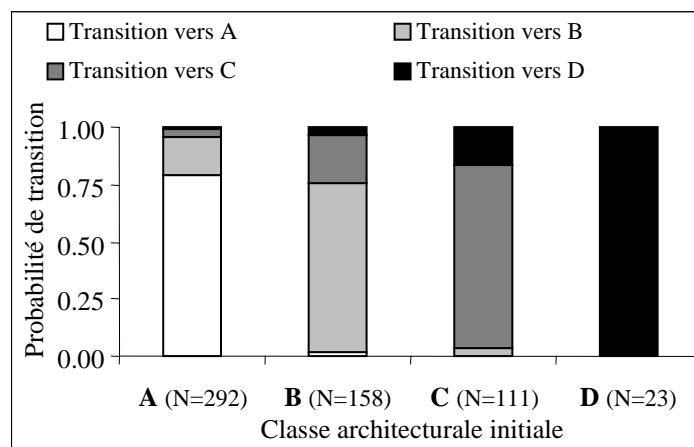
√ Selon les types d'environnement locaux

Le nombre de données est relativement faible pour l'ensemble des classes de vigueur B, C et D, aussi nous ne tiendrons compte que des résultats de la classe A. Quelques tendances ont pu être mises en évidence pour la classe A. La proportion d'individus passant de la classe A à la classe B augmente avec le passage de l'environnement A à l'environnement D (**Figures 15**).

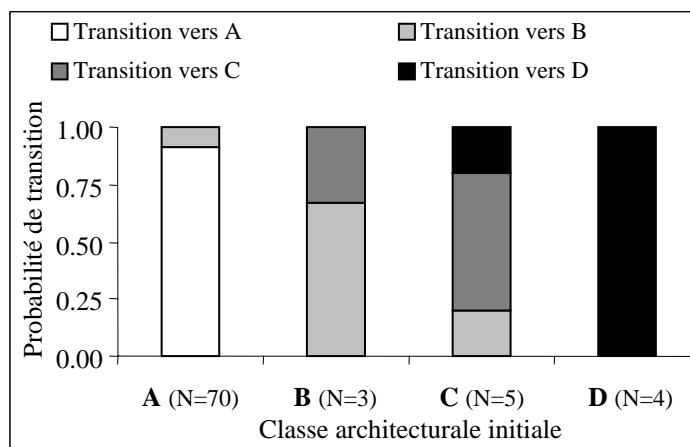
2.4 Modélisation de l'évolution de la forme architecturale

Un processus Markovien est utilisé pour modéliser l'évolution des classes de vigueur au cours du temps. Cette modélisation ne prend en compte que les individus recensés ayant un (à 1 m 30) compris entre 1 et 3 cm. Le renouvellement est négligé (**Figure 17**).

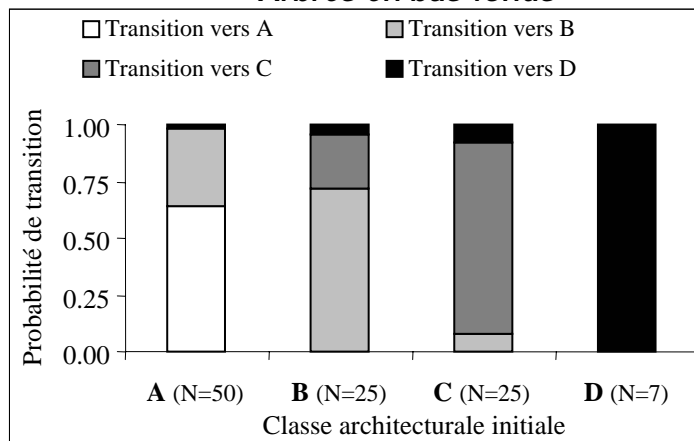
Classe 1-3 cm de diamètre



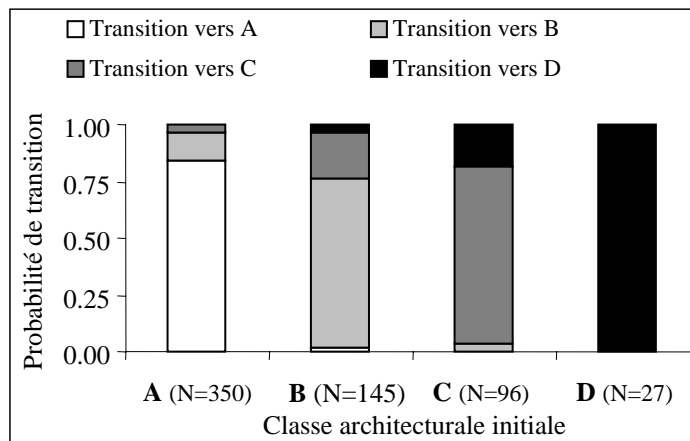
Classe 3-10 cm de diamètre



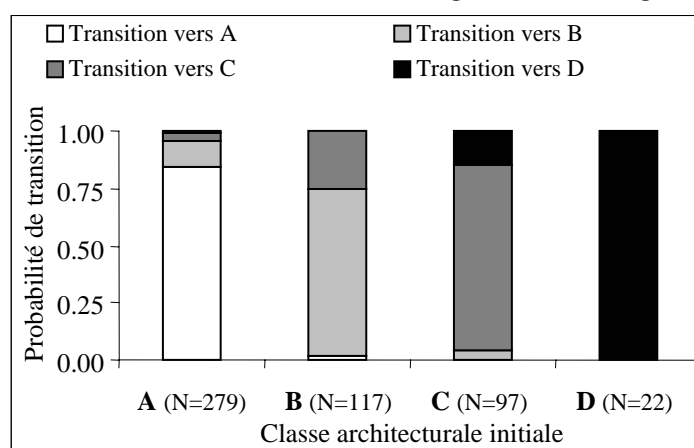
Arbres en bas-fonds



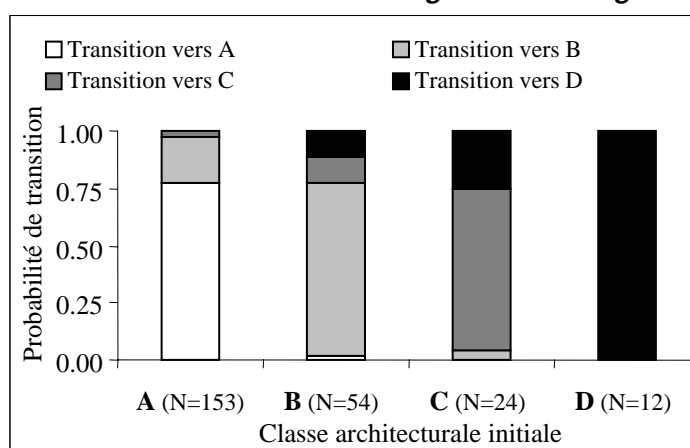
Arbres hors bas-fonds



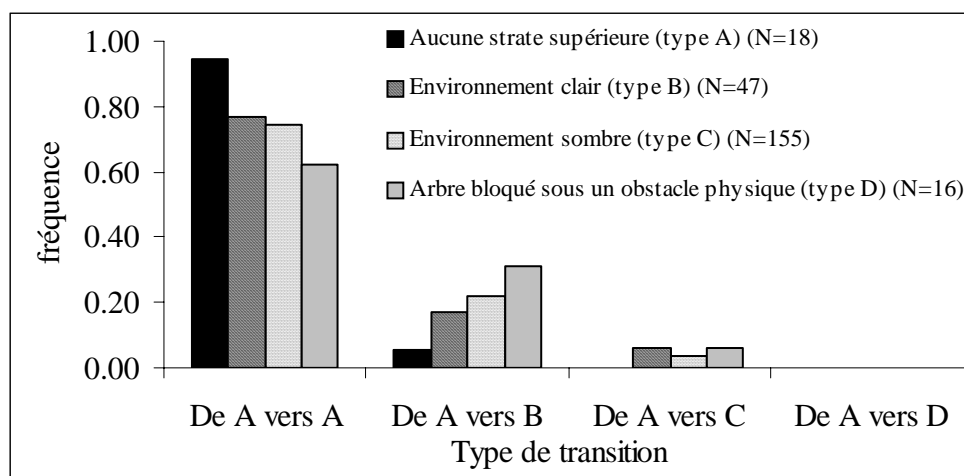
Arbres en zone de dégâts d'abattage



Arbres hors zone de dégâts d'abattage



Selon l'environnement local



Figures 15.
Représentation
des matrices de
transition entre
classes
Architecturales

Les effectifs de la classe A chutent plus rapidement que ceux des autres classes. Ces individus passent progressivement d'une classe à l'autre.

Plus précisément, sur un intervalle d'un an, 79 % des individus de classe A sont restés dans la même classe architecturale tandis que 17 % ont développé des rejets les faisant ainsi passer dans la classe B. Le nombre d'individu passant directement en classe C ou D est très faible. 73 % des individus de classe B sont restés dans la même classe architecturale tandis que chez 21 % d'individus, l'apex s'est desséché ou s'est cassé les faisant ainsi passer dans la classe C. 80 % des individus de classe C sont restés dans la même classe architecturale tandis que 16 % sont morts. Ces probabilités traduisent une progression claire de la forme architecturale A vers la mort avec une très faible probabilité de retour en arrière.

En se basant sur l'hypothèse que les probabilités sont fixes dans le temps et si aucun individu n'est recruté dans les classes de diamètre 1-3 cm, 85 % de la population de *T. melinonii* s'éteindra d'ici 20 ans.

3 Discussion

3.1 Structuration du peuplement

L'étude montre que le facteur bas-fond n'intervient pas dans la répartition de *T. melinonii* en zone forestière exploitée. L'analyse de la répartition des individus juvéniles montre bien l'importance des facteurs distance par rapport aux parents reproducteurs et aux dégâts d'exploitation. La répartition des individus est structurée par la distance par rapport aux reproducteurs et aux dégâts d'exploitation. L'analyse de la répartition spatiale semble montrer que certains individus adultes dont le diamètre est supérieur à 20 cm ne soient pas capables de fructifier. D'autre part, la distance entre les individus juvéniles et les reproducteurs est relativement importante et semble caractériser un mode de dissémination par voie aérienne. Cette stratégie permettrait aux espèces héliophiles de disséminer leurs graines sur de grandes distances afin d'augmenter les chances des graines de parvenir au sein d'une trouée.

Afin de préciser l'effet des disséminateurs, une meilleure connaissance des individus reproducteurs et de la phénologie de *T. melinonii* permettrait de mieux comprendre la structuration. Jusqu'à présent aucune donnée concernant la durée de latence des graines de *T. melinonii* n'a été étudiée. Des tests de descendance par des marqueurs moléculaires pourraient être effectués pour mettre en relation les caractéristiques des reproducteurs avec la répartition spatiale des juvéniles.

L'étude de la répartition des individus montre qu'il n'existe pas de relation entre la classe de vigueur et les perturbations d'exploitation. De plus, les résultats semblent confirmer l'idée que *T. melinonii* est une espèce héliophile dont le développement est favorisé par les ouvertures du milieu. Les résultats obtenus montrent bien qu'en milieu non perturbé, l'obscurité du sous-bois limite le développement de *T. melinonii*.

3.2 Stratégie de croissance de *T. melinonii*

Certains individus présentent un rapport H/D supérieur au seuil de référence. Ces individus sont le plus souvent bien conformés (classe A). Ces individus vigoureux ne sont pas

Classes 1-3 cm

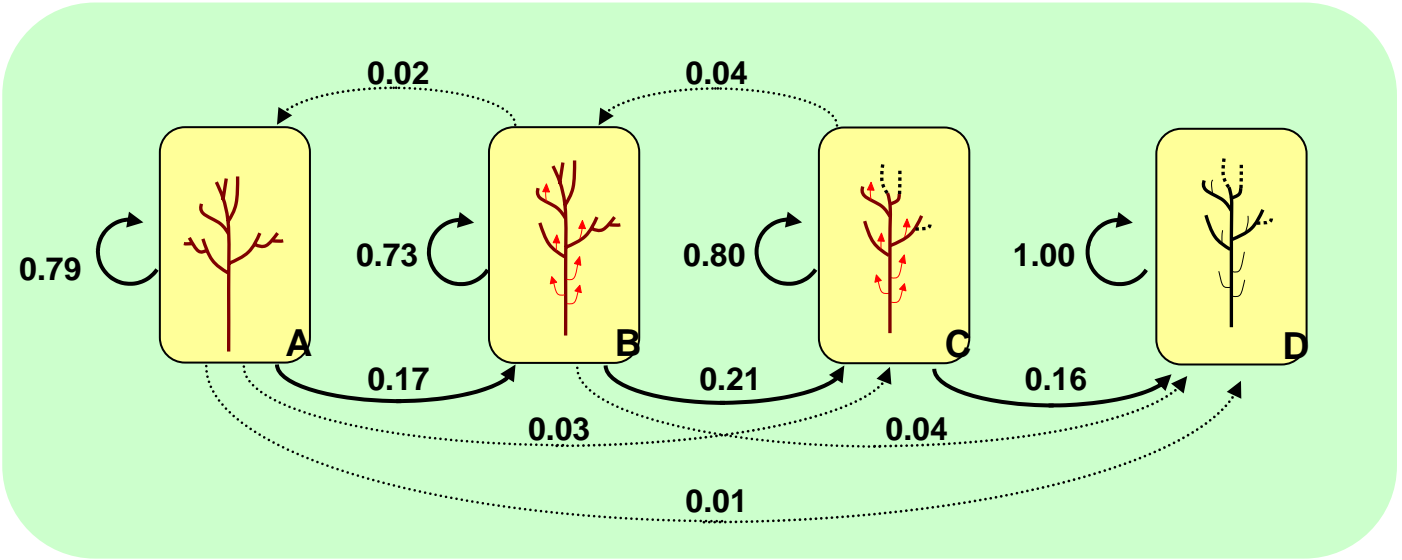


Figure 16. Automate représentant la matrice de transition d’une classe architecturale à une autre pour les individus ayant un diamètre à 1m30 compris entre 1 et 3 cm

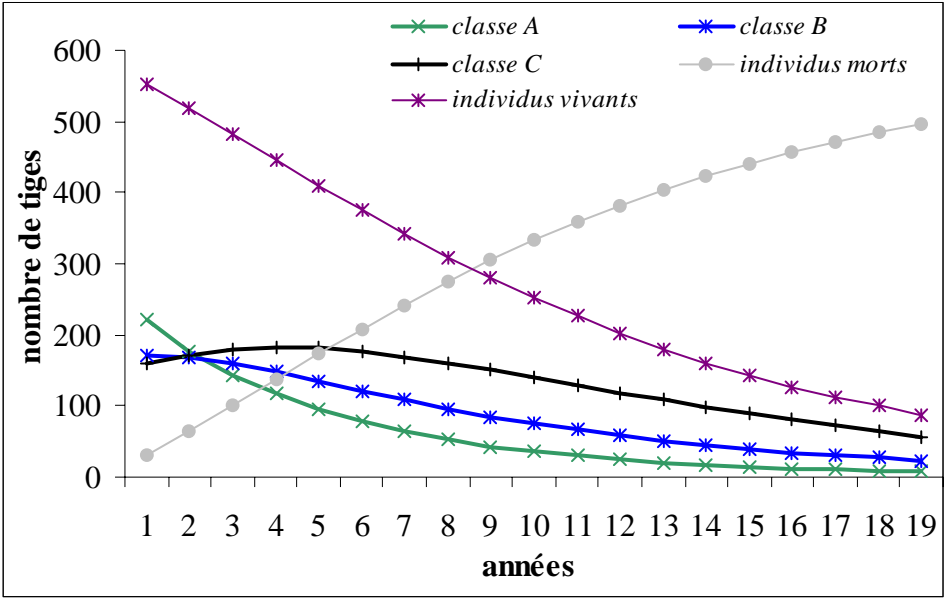


Figure 17. fréquence d’observation théorique des différentes classes architecturales observées au cours du temps selon par simulation de la matrice de transition estimées pour les arbres ayant un diamètre à 1m30 compris entre 1 et 3 cm

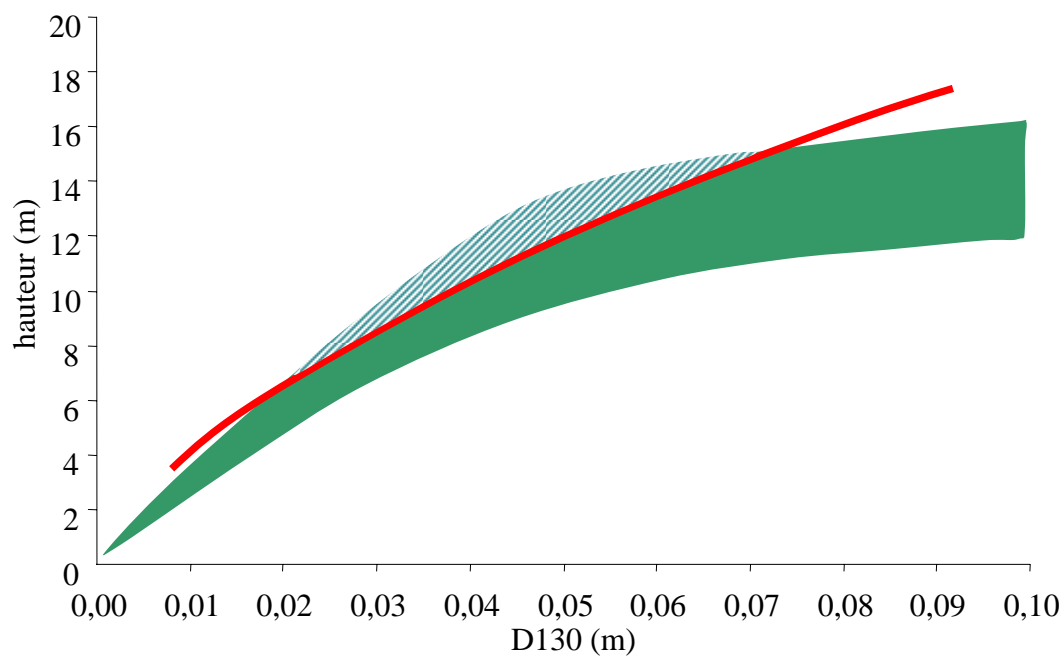


Figure 18. En bleu clair : Représentation théorique de l'évolution du H/D pour les arbres vigoureux (classe architecturale A). A ligne rouge représente la limite au-delà de laquelle les arbres ne sont plus autoportants. La partie hachurée représente la zone où certains individus vigoureux pourraient ne pas être autoportants.



Photo 2. Illustration du port non-autoportant sur un individu de bord de piste (photographie : Yves Caraglio)

autoportants et ont recours à des stratégies lianescentes leur permettant d'atteindre une hauteur importante. Ce type de comportement a déjà été observé sur des arbres de bord de pistes (**Photo 2**).

Les individus investissent dans la croissance secondaire lorsqu'ils atteignent un diamètre supérieur à 5 cm et qu'ils sont des conditions lumineuses favorables. L'hypothèse d'investissement des ressources, en premier lieu dans la croissance primaire sous peine de mourir rapidement, puis dans la croissance secondaire est confirmée. Les résultats concernant les rapports H/D confirment donc les travaux réalisés par Dodet (2003).

Il semblerait que dans des conditions favorables au développement, les individus investissent à la fois dans la croissance secondaire et primaire, et qu'en conditions défavorables, les individus ont tendance à prendre des risques importants (**Figure 18**). Mais l'échantillonnage restreint des hauteurs ne nous permet pas de répondre. Ainsi, il faudrait mettre en relation la stratégie de ces individus avec leur milieu en posant les hypothèses suivantes: les juvéniles prennent plus de risques en zone perturbée et en zone de bas-fonds. Ils adoptent alors un comportement lianescent (**Figure 18**). La description de l'environnement avec le protocole proposé ci-dessous pourrait permettre de tester cette hypothèse. Il serait intéressant d'étudier l'autoportance par rapport aux classes environnementales.

3.3 Influence des paramètres environnementaux sur l'évolution de la vigueur

La fermeture du milieu et l'augmentation de la compétitivité pour la lumière perturbe la croissance de *T. melinonii*. La fermeture du milieu diminue la vigueur et entraîne dans un premier temps la formation de rejets suivie du dessèchement de l'apex qui peut alors aboutir à la mort de l'individu. La formation de rejets se présente essentiellement pour des individus de petite dimension. Les individus situés dans les basses strates sont plus sensibles aux traumatismes et reçoivent moins d'énergie lumineuse. Ils développent également des rejets. Lorsque les individus sont bloqués par un obstacle physique, ils élaborent une stratégie d'évitement et peuvent investir soit dans la formation de rejets qui prennent alors le relais de l'apex principal bloqué soit en poursuivant la croissance de l'apex principal par déviation orientée vers une ouverture.

La situation topographique influence la conformation des individus. Dans les bas-fonds, de nombreux arbres sont peu vigoureux et mal conformés. Il reste à savoir si cette mauvaise conformation est due à un environnement qui ne convient pas aux arbres ou si ces derniers sont soumis à plus de traumatismes dans les bas-fond où la fréquence de chablis/volis est plus élevée. Il en va de même pour les zones exploitées qui sont fragilisées et où la dynamique de chablis/volis peut être plus importante que dans des zones non perturbées.

L'analyse par classe de diamètre montre que pour de faibles diamètres les conditions environnementales sont hétérogènes. Ceci s'explique en partie par le fait que les rejets se forment chez les individus ayant un faible accroissement en épaisseur. Cette hétérogénéité diminue avec l'accroissement du diamètre. Les individus de diamètre important sont dans un environnement favorable à leur croissance (environnement A) et sont vigoureux.

3.4 Dynamique du peuplement

Un individu passant d'une classe A à une classe D peut soit passer par les classes intermédiaires soit passer directement à la classe D. Le passage progressif d'une classe A à D traduit un manque de lumière alors que le passage direct traduit vraisemblablement un traumatisme accidentel et brutal (chute d'une branche, chablis...). L'approche dynamique et les probabilités de transition confirment les hypothèses posées dans le travail de Dodet sur les successions de formes architecturales. Les gourmands et le dessèchement de l'apex sont bien des signes annonciateurs du dépérissement de l'individu. Vraisemblablement, la formation de rejets ne permet pas aux individus de reprendre de la vigueur et de se maintenir vivants. L'établissement de rejets semble traduire une stratégie d'attente pour faire face à des conditions environnementales défavorables. Cependant, il semblerait que cette stratégie soit peu efficace et échoue dans de nombreux cas. En effet, peu d'individus mettent en place des rejets et parviennent à retrouver un état de vigueur favorable à leur développement. L'étude montre que peu d'individus arrivent à mettre en place un nouvel apex et des ramifications traduisant un nouvel état de vigueur (passage de C à B ou de C à A). Ces individus s'affranchissent alors des rejets et continuent leur croissance.

L'interprétation de l'influence de l'environnement sur les dynamiques de passage est difficile. Les individus de type A situés dans un environnement clair ont tendance à rester dans cet état vigoureux alors que dans les autres environnements les probabilités de passer de A vers B sont plus élevées. Cependant aucune différence n'apparaît entre les environnements de type B et C.

Les probabilités de transition ne sont pas fixes au cours de la croissance de la plante. Il apparaît que les arbres dont le diamètre est supérieur à 3 cm se maintiennent au sein du peuplement. Dans un modèle forestier cette classe pourrait servir de classe de recrutement pour les futurs arbres reproducteurs.

D'après un processus Markovien dans lequel le recrutement des jeunes, dont le diamètre est égal à 1 cm, n'est pas pris en compte, il est clair que les individus qui restent un certain nombre d'années dans la classe A changent de classe de diamètre et auront une probabilité de mourir plus faible. Par contre, il apparaît que pour les classes 1-3 cm, la population de *T. melinonii* doit disparaître d'ici une vingtaine d'années. La dynamique d'évolution est donc extrêmement rapide. Il est nécessaire de prendre en compte de nouveaux individus recrutés pour pouvoir l'étudier sur un intervalle de temps plus long. L'évaluation de nouveaux individus pourrait permettre de compenser la disparition d'individus qui dans le cadre de cette étude ne sont pas renouvelés.

3.5 Perspectives

3.5.1 Les limites de l'étude

Des facteurs indispensables à la croissance des arbres comme l'intensité lumineuse, l'alimentation hydrique et minérale, la température n'ont pas pu être pris en compte lors de

cette étude. La prise en compte de ces facteurs nécessite un dispositif conséquent et difficile à établir. L'étude se base donc sur l'hypothèse que les facteurs négligés, interviennent de manière minimale dans les processus étudiés.

La caractérisation des classes architecturales et environnementales se base sur des critères pertinents mais dont l'évaluation peut varier d'une personne à une autre. Il serait nécessaire de tester la reproductibilité de la méthode afin d'estimer la qualité des critères choisis.

L'étude dynamique est réalisée pour un intervalle de 10 mois et l'appréciation des informations obtenues en est affectée. Il s'agit donc de se faire une idée sur l'évolution des arbres plus que d'établir un model à l'échelle du bloc sud.

3.5.2 Proposition d'une nouvelle méthodologie

✓ *Meilleure description de l'environnement local*

Au niveau individuel, nous avons montré qu'il existe une relation entre la vigueur et l'environnement local. Différentes causes sont à l'origine du passage d'une classe de vigueur à une autre. C'est pourquoi nous souhaitons améliorer le protocole de départ en proposant le découpage des 4 classes environnementales initiales A, B, C, D (**Tableau 2**). Ce découpage doit être testé et affiné car l'environnement C regroupe de nombreuses situations (des individus en strate haute et d'autres en strate basse...). Le découpage en 3 strates (haute, moyenne et basse) permettrait de prendre en compte la variabilité de la hauteur de la canopée (notée dans "couvert") et des juvéniles (notée dans "couvert"). Outre une présence/absence de ces strates, la présence de chablis et bords de chablis seraient considérées. Enfin les situations observées sur le terrain : "en dessous", "imbriqué", "à percé", "contourné" et "soutenu", permettraient de décrire la gêne locale ou l'aide apportée. La situation particulière des feuilles de palmier, facteur de gêne important mais aussi de soutien, est notée ("type"). Cette étude devra porter sur des individus de faible diamètre étant donné que c'est au sein de cette catégorie que le nombre de changements de vigueur est le plus important.

strate haute				strate moyenne			strate basse			
bord										
chablis	de	couvert	situation	présence	absence	situation	présence	absence	type	situation
	chablis									

Tableau 2. Proposition de typologie de l'environnement lumineux et mécanique

✓ *Typologie des traumatismes*

La méthodologie proposée à partir des travaux de Dodet permet de caractériser de manière simple et rapide (5 jours de terrain) l'état de vigueur de 894 individus et de l'étendre à l'échelle du peuplement. Néanmoins, dans les classes de vigueur C et D sont mélangés des individus qui dépérissent parce que leur environnement ne leur convient pas et des individus ayant subis un traumatisme. Afin de les différencier, nous proposons dans un premier temps, de décrire à l'aide d'une troisième dimension spatiale, déjà présentée dans la partie protocole

expérimental : « couché », « courbé », « penché », « étranglé » et « cassé » la position dans l'espace des juvéniles ainsi que de noter la présence de traumatisme sur les branches principales, la présence de relais d'une longueur supérieure à 30 cm.

Dans un second temps, les caractéristiques des rejets peuvent être prise en compte pour distinguer les classes de vigueur B et C et l'évolution des classes de vigueur (B vers C vers D ou D vers C vers B). Ces caractéristiques sont les suivantes : le nombre de rejets, leur position (axe principal et secondaire) et l'évaluation de leur âge (récents, anciens).

√ *Utilisation d'un indicateur de croissance*

La relation existante entre la formation de rejets et les faibles niveaux de croissance constitue un indicateur de croissance facilement accessible chez *T. melinonii* (Dodet, 2003). Cette démarche permettrait ainsi de prédire quels individus seront capables d'atteindre la canopée, ceux qui resteront dominés en sous-bois et ceux qui finiront par mourir.

√ *Utilisation d'une méthode ACP*

L'utilisation d'une analyse à composante principale permettrait de réaliser une typologie des individus en ne conservant que les variables significatives parmi : l'environnement local, la forme architecturale, l'autoportance, les traumatismes, la distance par rapport aux zones dégradées.

Finalement, suite à notre étude, il nous semble essentiel de poursuivre le suivi de croissance sur plusieurs années consécutives des individus du Bloc Sud, afin de voir si les probabilités de transition restent stables d'une année à l'autre et de pouvoir établir un lien entre croissance en diamètre, forme des arbres et environnement étant donné que le DBH de tous les individus est dorénavant connu.

Conclusion

Il semblerait que la croissance et la dynamique des populations de *T. melinonii* puissent être caractérisées par un ensemble de critères morphologiques et architecturaux. Cette essence se développe bien dans des zones fortement perturbées et colonise rapidement ces milieux. La connaissance de sa dynamique de croissance et de ses réponses comportementales permettrait d'élaborer un indicateur de régénération du milieu forestier, afin de comprendre comment une zone forestière réagit suite à une perturbation liée à l'activité humaine (exploitation forestière). Ces informations permettraient d'établir des règles de fonctionnement des végétaux et plus particulièrement ceux participants à la régénération d'un espace dégradé.

Table des illustrations

Table des photos

- Photo 1.** Les rejets (= rameaux tardifs, rameaux épïcormiques, gourmands). Ils apparaissent sur des structures âgées et se développent à partir de bourgeons latents qui demeuraient à la périphérie du tronc, juste sous l'écorce (Nicolini, 2003).....**Planche 2**
- Photo 2.** Illustration du port non-autoportant sur un individu de bord de piste (photographie : Yves Caraglio)..... **Planche 11**

Table des tableaux

- Tableau 1.** Densités des arbres en fonction du facteur bas-fonds.....**Page 12**
- Tableau 2.** Proposition de typologie de l'environnement lumineux et mécanique.....**Page 18**

Table des figures

- Figure 1.** Représentation schématique des différentes phases plausibles de la vie d'un arbre en forêt (d'après Hallé, Oldeman & Tomlinson 1978)**Planche 1**
- Figure 2.** Dynamique de croissance de l'Angélique (d'après Nicolini et al. 2003)....**Planche 1**
- Figure 3.** Cercle des corrélation de variables mesurées sur une population de 1128 individus sur les deux premiers axes factoriels de l'ACP (d'après Dodet, 2003)**Planche 3**
- Figure 4.** Classes architecturales choisies pour caractériser les arbres du bloc sud de Paracou.**Planche 3**
- Figure 5.** Définition et représentation schématique de l'environnement local où poussent les individus mesurés.....**Planche 4**
- Figure 6.** Carte du bloc sud de Paracou avec localisation spatiale des individus. Les bas-fonds et les dégâts dus à l'exploitation sont représentés.**Planche 5**
- Figure 7.** Distance minimale des individus par rapport aux dégâts engendrés par l'exploitation **Planche 5**
- Figure 8.** Distance minimale des individus juvéniles (DBH < 20 cm) par rapport aux individus supposés matures (DBH > 20 cm)**Planche 5**
- Figure 9.** Diamètre des individus étudiés en 2002 et en 2004**Planche 6**
- Figure 10.** Rapport H/D des individus en fonction de la classe de vigueur**Planche 6**
- Figure 11.** Proportion des classes architecturales observées en 2004 selon le diamètre à 1,30 m de l'individu**Planche 7**
- Figure 12.** Proportion des classes architecturales observées en 2004 pour les individus situés en bas-fonds (en noir) et hors bas-fonds (en gris)**Planche 8**

- Figure 13.** Proportion des classes architecturales observées en 2004 pour les individus situés en zone dégradée par l'exploitation (en noir) ou non dégradée (en gris)**Planche 8**
- Figure 14.** Proportion des classes architecturales observées en 2004 selon l'environnement local des individus**Planche 8**
- Figure 15.** Représentation des ces matrices de transition entre classes architecturales**Planche 9**
- Figure 16.** Automate représentant la matrice de transition d'une classe architecturale à une autre pour les individus ayant un diamètre à 1m30 compris entre 1 et 3 cm..... **Planche 10**
- Figure 17.** Fréquence d'observation théorique des différentes classes architecturales au cours du temps par simulation de la matrice de transition pour les arbres ayant un diamètre à 1m30 compris entre 1 et 3 cm**Planche 10**
- Figure 18.** Représentation théorique de l'évolution du H/D pour les arbres vigoureux (classe architecturale A).**Planche 11**

Bibliographie

DODET M – Caractérisations morphologiques et physiologiques des stratégies d'attente chez une espèce héliophile de forêt tropical humide : *Tachigali melinonii* (Harms) Zarucchi et Herend. (Caesalpiniaceae), Rapport de DEA – 2003

HEURET P., NICOLINI E., EDELIN C., ROGGY J.-C., 2003. Approche architecturale pour l'étude des arbres de forêt tropicale humide guyanaise. *Revue forestière française* LV, numéro spécial 2003 : 158-178.

NICOLINI E., BARTHELEMY D., HEURET P. Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae), en régénération forestière. *Can. J. Bot.* 78 : 1531-1544, 2000

NICOLINI E., CHANSON B., BONNE F. - Stem growth and epicormic branch formation in understorey Beech Trees (*Fagus sylvatica* L.) – *Annals of botany* **87**: 737-750, 2001

NICOLINI E. & Al - Epicormic branches: a growth indicator for the tropical forest tree, *Dycorynia guianensis* amshoff (Caesalpiniaceae) - *Annals of botany* **92**: 97-105, 2003

CARAGLIO, Y., BARTHELEMY, D., 1997. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires. *dans* "Modélisation de l'architecture des végétaux", I.N.R.A. édition, Paris : 11-87.