

RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE DANS LES ESPACES PROTÉGÉS LITTORAUX : VARIÉTÉ DES PROCESSUS NATURELS OU ANOMALIES MENAÇANT LA PÉRENNITÉ DES ÉCOSYSTÈMES ?

Alain ROUSTEAU¹

SUMMARY

The conservation and restoration of forests need efficient dynamical processes. In some protected coastal areas of Guadeloupe, the density of juvenile trees is so poor that it seems to prevent stand regeneration. Reported analyses lead to the following interpretations. The low juvenile densities does not necessarily point to any dysfunction of forest dynamics. Some stands may episodically recover through a quick development of juvenile trees. Some other stands could regenerate through scarce but continuous recruitment. In this second case, the low juvenile densities could reveal some unknown dynamics. However in some sensitive sites, the low juvenile densities are due to bad edaphic conditions. In some other sites, animal populations (some of them belonging to endangered and thence protected species) could provoke heavy depletion in the juvenile stages. In these two last cases, even if each situation needs specific study, the low juvenile densities probably result in a deficient forest dynamics.

RÉSUMÉ

La conservation et la restauration des forêts dépendent du bon déroulement de la dynamique forestière. Dans certains espaces protégés du littoral guadeloupéen, la densité de juvéniles est si faible qu'elle semble compromettre la régénération des peuplements forestiers actuels. Les analyses réalisées conduisent aux interprétations suivantes. Les basses densités de juvéniles n'indiquent pas nécessairement un dysfonctionnement de la cinétique forestière. Certains peuplements peuvent en effet se régénérer épisodiquement grâce au développement fugace des juvéniles. On peut montrer par ailleurs qu'une basse densité de juvéniles peut promouvoir une régénération suffisante, même à travers un processus de recrutement continu. Dans ce dernier cas, les basses densités de juvéniles révéleraient des modalités cinétiques méconnues. Pourtant, dans plusieurs sites sensibles, il apparaît que la raréfaction des juvéniles répond à une sévérité accrue des contraintes mésologiques (salinité, aridité, etc.). Dans certains milieux, il est possible que des populations animales (éventuellement protégées) agissent négativement sur les juvéniles. Même si les situations observées, complexes et singulières, méritent des études circonstanciées, il est probable que les basses densités de juvéniles révèlent cette fois, un dysfonctionnement patent des biocénoses forestières.

INTRODUCTION

Les aires protégées sont créées pour conserver un patrimoine existant et, dans bien des cas, pour restaurer un patrimoine altéré. Dans leur état initial, avant que l'homme ne les modifie, les phytocénoses antillaises étaient presque toutes forestières. Seuls quelques systèmes marginaux, localisés le long des côtes et sur les crê-

¹ Laboratoire de biologie et de physiologie végétales, Université des Antilles et de la Guyane, BP 592, F-97159, Pointe-à-Pitre. E-mail : Conservatoire-Botanique-Antilles.gpe@univ-ag.fr.

tes des formations montagneuses échappaient à la règle (Stéhlé, 1945 ; Beard, 1949 ; Rousteau, 1996). Il importe donc que les formations boisées des espaces protégés se développent, se régénèrent et qu'au besoin, elles regagnent progressivement leur stature et leur biodiversité.

Habituellement, sous les climats tropicaux pas trop arides, le meilleur garant de la pérennité d'une forêt est l'existence en sous-bois d'un ensemble de juvéniles susceptibles de remplacer les arbres lorsqu'ils meurent (Rollet, 1974). Le présent travail naît d'un constat surprenant : dans plusieurs formations forestières récemment inscrites en aires protégées, les juvéniles ou les plantules établies en sous-bois, sont extrêmement rares.

Le botaniste peut alors s'interroger sur l'avenir de ces phytocénoses tandis que le gestionnaire des espaces protégés cherche à savoir s'il faut intervenir pour en modifier l'évolution. Le présent article vise à établir si les très basses densités de juvéniles suffisent à assurer la régénération des forêts ou si elles la compromettent. Plus généralement, il cherche à préciser dans quelle mesure l'observation des juvéniles en forêt permet de prévoir l'évolution du peuplement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La première étape de ce travail consiste à quantifier la régénération forestière en comparant sur ce point différentes formations. Par extension, on appelle « régénération » l'ensemble des juvéniles appartenant à des espèces d'arbres ; on donne ainsi le même nom au processus et à ses agents (Rollet, 1974). Le terme de juvéniles recouvre à la fois les plantules établies en sous-bois et des plantes plus développées, âgées de quelques années. Le terme de plantule définit la plante autotrophe issue de la germination d'une graine et dont le développement ne dépend que des réserves séminales (Rousteau, 1986 ; Alexandre, 1989).

SITES

Les peuplements littoraux analysés appartiennent à trois formations distinctes : (1) la mangrove incluse dans la Réserve Naturelle du Grand Cul-de-sac Marin, comprenant un faciès littoral (noté MBM), un faciès interne (MI) et un faciès déperissant (MD) ; (2) les formations boisées de l'îlet Fajou (mangrove ou forêt semi-décidue) (F) et (3) la forêt semi-décidue de Petite-Terre incluse dans la Réserve Naturelle des îlets de la Petite-Terre (PT).

Trois autres relevés sont utilisés comme termes de comparaison. Ils appartiennent respectivement à : (1) la forêt ombrophile de Basse-Terre (FDH), incluse dans la zone centrale du Parc National, (2) la forêt semi-décidue de Grande-Terre (FSGT) et (3) la forêt ombrophile de Guyane située au voisinage du camp des Nouragues (GU).

DONNÉES ET TRAITEMENTS

Le présent travail repose sur des inventaires de juvéniles d'espèces arborées. Les opérations de terrain consistent à matérialiser au sol des placettes d'égale surface, d'y déterminer et d'y compter les juvéniles. Dans la présente étude, l'aire des placettes mesure 1 m². Lorsque les placettes d'inventaire étaient plus petites, on a sommé les effectifs de plusieurs placettes contiguës pour obtenir des effectifs par mètre carré.

Les répartitions spatiales sont analysées en comparant les distributions d'effectifs à la série de Poisson. Si les plantes sont réparties au hasard, la probabilité d'observer n individus dans une placette est donnée par le terme approprié d'une série de Poisson : $P(n) = m^n e^{-m} / n!$ où m est estimé par la moyenne des effectifs observés (Kershaw & Looney, 1985). Pour chaque échantillon constitué de u placettes, le nombre de placettes possédant n individus est alors $N(n) = u \cdot P(n)$. La distribution réelle des placettes est comparée à la distribution attendue sous hypothèse d'une répartition spatiale aléatoire des plantes. La conformité des distributions observées et attendues est testée par un χ^2 à $(u - 2)$ degrés de liberté (Kershaw & Looney, 1985). Lorsque le nombre de placettes inventoriées n'a pas permis d'effectuer le test du χ^2 (cas de Petite-Terre, PT), on a calculé les probabilités exactes de Fischer (Scherrer, 1984). Par ailleurs, les distributions conformes à une série de Poisson sont caractérisées par le fait que les variances des effectifs sont égales aux moyennes. Cette propriété est utilisée pour illustrer l'écart des répartitions spatiales réelles aux répartitions spatiales aléatoires.

RÉSULTATS

DENSITÉS

Les juvéniles atteignent des densités moyennes supérieures à 65 individus par mètre carré dans l'inventaire réalisé à 300 m d'altitude en forêt ombrophile de Guadeloupe (FDH). Parfois ces densités moyennes sont presque nulles comme dans des formations sèches ou inondées de mangrove (Fig. 1) : moins de 2 individus/m² en mangrove dépérissante (MD), 0,2 ind./m² dans un sous-bois de mancenillier (*Hippomane mancinella*) à Petite-Terre (PT). Le rapport d'effectifs juvéniles/arbres s'établit à 1000 juvéniles par adulte dans le premier cas et seulement 40 dans le second.

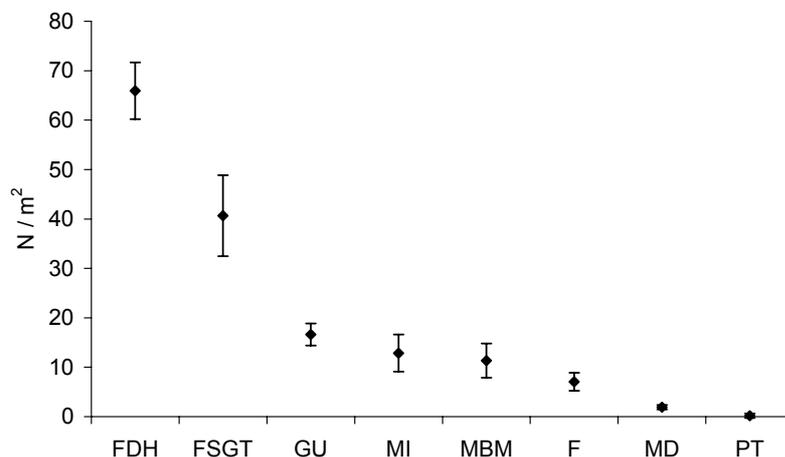


Figure 1. — Densités moyennes de juvéniles et erreurs-types correspondantes dans les différents sites comparés. MBM : mangrove « bord de mer » ; MI : mangrove interne ; MD : mangrove dépérissante ; F : îlet Fajou ; PT : îlets de la Petite-Terre ; FDH : forêt dense humide de Basse-Terre ; FSGT : forêt semi-décidue de Grande-Terre ; GU : Guyane, camp des Nouragues.

Des témoins relatifs à des forêts vigoureuses présentent des densités intermédiaires de juvéniles. En Guyane, dans le dispositif des Nouragues (GU), on a obtenu une moyenne supérieure à 16 ind./m². En Grande-Terre, dans la forêt semi-décidue de Philipsbourg (FSGT), on a compté en moyenne plus de 40 ind./m².

Les mesures relatives à l'îlet Fajou (F) surestiment sensiblement les densités réelles car les vastes étendues dépourvues de plantules n'ont pas été évaluées. Les très basses densités relevées en mangrove déperissante (MD) et en forêt semi-décidue de Petite-Terre (PT) sont significativement différentes des autres (Tab. I).

TABLEAU I

Comparaison des densités moyennes de juvéniles (individus / m²)

	FSGT	MI	MBM	F	MD	PT
FDH	+/-	++	+++	+++	+++	+++
FSGT		+	++	+++	+++	+++
MI			-	-	+++	+++
MBM				-	+	++
F					+	++
MD						++

Test *t* de Student et probabilités P associées : P < 10⁻⁵ (+++), P < 10⁻³ (++), P < 10⁻² (+), P < 10⁻¹ (+/-). Sites : mêmes légendes qu'en Figure 1.

AGRÉGATION

Les rapports variance/moyenne calculés pour les effectifs de juvéniles des différents sites, sont toujours supérieurs à 1 (Fig. 2). Ces valeurs traduisent la répartition habituellement agrégée des plantes en forêt. Les tests réalisés (Tab. II) montrent cependant que les distributions des effectifs réels à Fajou (F), en mangrove déperissante (MD) et à Petite-Terre (PT), ne diffèrent pas significativement d'une distribution de Poisson. Les très basses densités observées dans ces sites sont donc associées à une répartition spatiale aléatoire (ou presque aléatoire) des juvéniles. La corrélation entre les variances et les moyennes des densités de juvéniles montre que l'agrégation des juvéniles s'intensifie régulièrement quand s'accroît leur densité — les points représentatifs des échantillons s'éloignent de la droite variance = moyenne (Fig. 2) et le rapport variance / moyenne augmente à peu près comme la puissance 0,39 de la moyenne.

VARIATIONS TEMPORELLES DES DENSITÉS

Les variations temporelles des densités de juvéniles se manifestent plus particulièrement lorsque le climat est saisonnier. Ainsi les densités élevées de juvéniles en forêt semi-décidue de Grande-Terre, reflètent sans doute l'incidence d'une période climatique favorable à la germination et à l'établissement. Au moment de l'inventaire, les plantules de *Leucaena leucocephala* constituaient 12 % des individus juvéniles alors que ces organismes héliophiles sont habituellement moins fréquents sous couvert.

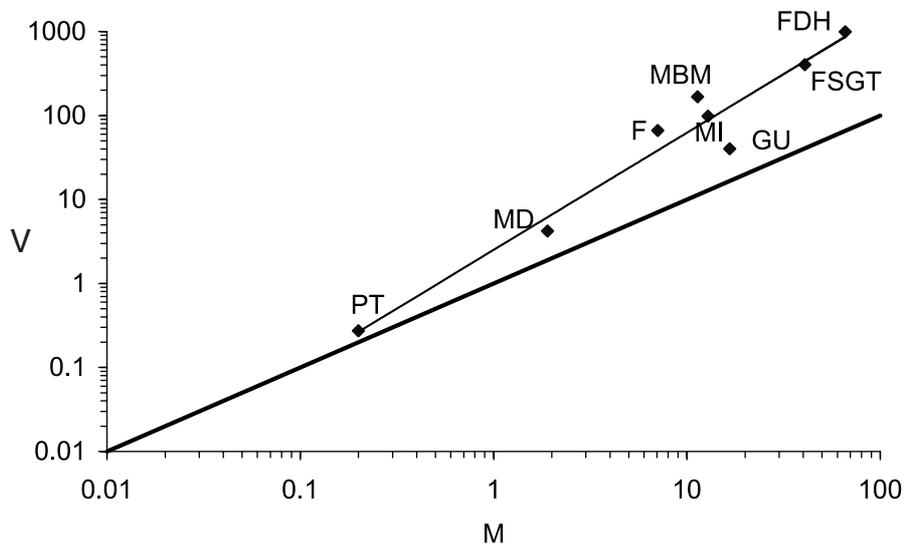


Figure 2. — Relation entre moyenne (M) et variance (V) des densités de juvéniles (individus / m²). La droite V = M figurée en trait épais correspond aux répartitions spatiales aléatoires. La régression (trait fin) obtenue à partir des données répond à l'équation $V = 2,51 \cdot M^{1,3952}$ avec $R^2 = 0,949$. Sites : mêmes légendes qu'en figure 1.

TABLEAU II

Conformité des distributions d'effectifs aux séries de Poisson correspondantes

Sites	ddl	P (χ^2)
MI	3	$2,99 \cdot 10^{-6}$
MBM	1	$5,98 \cdot 10^{-3}$
FDH	3	$3 \cdot 10^{-2}$
PT *		0,227
F	2	0,297
MD	2	0,535

* : test fondé sur le calcul des probabilités exactes. Pour les autres échantillons, des tests du χ^2 ont été effectués. Dans les trois derniers échantillons (PT, F, MD), la répartition des juvéniles ne diffère pas significativement d'une répartition aléatoire ($P > 0,2$). Sites : mêmes légendes qu'en figure 1.

Les peuplements de mangroves, suivis après le passage du cyclone Hugo (1989) ont révélé une autre source de variation temporelle. Les juvéniles de *Rhizophora mangle*, abondants en sous-bois avant le cyclone (12,86 ind./m²), se sont développés rapidement après que la catastrophe eut totalement détruit la strate

arborée (Imbert *et al.*, 1998). Dans les peuplements de mangrove interne (MI), éloignés du rivage marin, ces plantes trop jeunes n'ont pu produire aucun fruit, ni aucune plantule durant cinq années. Ce n'est qu'en 1995 que se sont établies de très rares plantules (0,57 ind./m²). L'exemple met en évidence deux phénomènes différents. D'une part, l'absence de dissémination, avérée dans ces milieux encombrés de débris végétaux, peut provoquer un déficit de juvéniles. D'autre part, les déficits de juvéniles peuvent révéler des dynamiques forestières particulières, reposant sur des régénérations épisodiques.

BIODIVERSITÉ

Les basses densités de juvéniles apparaissent dans des formations très pauvres en espèces : peuplements monospécifiques de mangrove (MBM et MD) ou bois de mancenilliers à Petite-Terre (PT). Il existe aussi des peuplements plurispécifiques affectés par les basses densités de juvéniles à Fajou ou dans certains peuplements non étudiés ici, de Petite-Terre. Comparées aux formations tropicales analogues, ces formations semi-décidues insulaires montrent néanmoins une diversité végétale réduite (Ramade, 2000).

INTERPRÉTATIONS ET DISCUSSION

Il a été noté que les forêts saisonnières, soumises à une saison sèche prononcée, sont caractérisées par une régénération moins profuse que les forêts ombrophiles (Rollet, 1974). Bien que les nombreux inventaires considérés par Rollet ne prennent pas en compte les juvéniles mais seulement des plantes plus développées, il est hautement probable que les juvéniles sont également très rares dans ces forêts saisonnières. L'abondance de la régénération dépend du climat et ce constat s'applique à des forêts non modifiées par l'homme. Les basses densités de juvéniles sont donc compatibles, au moins dans certaines formations, avec une régénération efficace de la forêt.

RECRUTEMENT ÉPISODIQUE

Le suivi du site MI en mangrove interne montre que la régénération du peuplement arboré après le cyclone a épuisé la strate de juvéniles préexistante. La très basse densité actuelle, qui perdure depuis 12 ans, ne représente pourtant qu'un état transitoire. Si un cyclone devait frapper de nouveau le site, sa vocation forestière serait durablement compromise mais, hormis cette éventualité, la strate de juvéniles se restaurera lorsque les arbres en place fructifieront. La rareté des juvéniles peut ainsi révéler l'existence de vagues de recrutement épisodiques qui pourvoient à la restauration des peuplements cyclonés. La dynamique résultante s'apparente à une succession secondaire ré-initiée par des catastrophes récurrentes (Imbert, 2002).

De telles régénérations épisodiques sont exacerbées dans les formations paucispécifiques ou *a fortiori* monospécifiques. En principe, comme l'a proposé Richards (1952), ce même fonctionnement pourrait être transposé à l'échelle d'un houppier ou d'une « eco-unit » (Oldemann, 1990), y compris dans des forêts plurispécifiques. Chaque « eco-unit » devrait alors être périodiquement affectée par de très basses densités de juvéniles mais cette prévision n'a pu être vérifiée dans les forêts étudiées.

RECRUTEMENTS DÉFICIENTS

Dans les sites de mangrove déperissante (MD) analysés, des modifications hydrologiques et des altérations graves du sol conduisent à déstructurer le support d'établissement et à le rendre toxique (Vieillefon, 1977). Certains secteurs de l'îlet Fajou correspondent à une situation analogue. Les dysfonctionnements édaphiques sont variés et souvent complexes mais, dans tous les cas observés, les très basses densités de juvéniles étaient associées à une grave détérioration du couvert arboré (arbres petits, sénescents ou morts, couvert discontinu, etc.). L'état des juvéniles n'a pas un grand intérêt diagnostique puisque le seul examen des arbres suffit à montrer que la phytocénose déperit. Dans ces situations particulières, les très basses densités de juvéniles n'augurent pas d'une amélioration du milieu et elles laissent prévoir que la régression du couvert végétal se poursuivra.

Sur l'îlet Fajou (F) dans certains sites non inondés, les populations animales anéantissent systématiquement les plantes du sous-bois. La litière est rigoureusement absente et le sol forestier est réduit à une surface uniformément boueuse, percée de terriers par endroits. Les diaspores qui éventuellement parviendraient à ces endroits, sont déplacés par les crabes avant même que les graines ne germent.

Sur les îlets de Petite-Terre, la responsabilité des populations animales dans l'effondrement des densités de juvéniles n'est pas aussi facile à établir. En maints endroits, le couvert arboré est déjà très détérioré, il est même absent là où les conditions mésologiques semblent pourtant favorables à la croissance des arbres. La situation du gaïac (*Guaiacum officinale*), espèce protégée dont la dernière population de Guadeloupe subsiste à Petite-Terre et qui n'y montre aucune régénération, est inquiétante mais elle ne constitue pas un cas isolé ; les autres espèces d'arbres, même les plus fréquentes, en sont au même point. L'étude de la répartition spatiale des juvéniles permet de compléter l'analyse.

AGRÉGATION

L'agrégation des juvéniles dépend des modalités de la dissémination (qui détermine l'arrivée des diaspores), de la disponibilité des sites d'établissement (qui déterminent la germination des graines et l'établissement des plantules) et finalement du tempérament des espèces (qui déterminent la survie des juvéniles) (Rousteau, 1990 ; Forget *et al.*, 1999).

Le fait que l'agrégation des juvéniles diminue avec leur densité laisse supposer d'une part que les contraintes qui affectent les juvéniles interviennent après la phase de dissémination (Forget *et al.*, 1999) et d'autre part qu'elles interviennent d'avantage dans les agrégats qu'entre eux. Une telle densité-dépendance suggère un processus de contagion, c'est-à-dire l'incidence de maladies, de parasites ou de prédateurs (Janzen 1970, Forget & Sabatier, 1997). Cette dernière remarque renforce l'hypothèse selon laquelle les très basses densités de juvéniles sont imputables à des populations animales surabondantes. A Petite-Terre, les animaux impliqués pourraient être les bernard-l'hermite par endroits, parfois les crabes, les oiseaux mais surtout les iguanes (*Iguana delicatissima*) dont les densités moyennes peuvent atteindre 1 individu pour 130 m² (Cabanis, 1998 ; AEVA, 2000). La difficulté naît du fait que l'iguane, comme le gaïac, est hautement menacé et d'ailleurs inscrit sur la liste des espèces protégées. Entre autres difficultés, la gestion de la réserve naturelle des îlets de la Petite-Terre reviendrait à concilier les existences apparemment antagonistes de deux espèces hautement menacées.

CONCLUSIONS

Les basses densités de juvéniles indiquent souvent l'existence de contraintes climatiques ou édaphiques intervenant sur l'établissement des plantules ou la survie des juvéniles. Dans les situations micro-insulaires et littorales examinées ici, les basses densités de juvéniles s'accompagnent d'une biodiversité végétale relativement faible.

Ces basses densités peuvent révéler une dynamique forestière discontinue où le recrutement épisodique des juvéniles ou des adultes permet le rétablissement de l'organisation forestière et la pérennisation de la biodiversité.

Quand parfois les contraintes édaphiques sont trop fortes, les basses densités de juvéniles révèlent un dysfonctionnement menaçant simultanément la structure de la forêt et son patrimoine floristique. La forêt régresse.

Il arrive aussi que les basses densités de juvéniles sont imputables à des populations animales surabondantes. Dans certains cas circonscrits, la régénération du peuplement est compromise.

Dans d'autres cas les animaux sont responsables pour partie des basses densités de juvéniles mais il n'est pas établi que ces basses densités affectent la régénération — même si celle-ci est continue.

En effet, pour maintenir un couvert arboré, il faut et il suffit que le taux de recrutement au stade d'arbre compense la mortalité. Un calcul approximatif montre que si les arbres vivent un siècle en moyenne, le recrutement d'un juvénile par m² et par an autorise une mortalité de 999/1000 avant le passage au stade adulte. Il semble alors que quelques juvéniles par m² suffisent à assurer le renouvellement continu de la strate arborée, sans qu'il soit nécessaire d'invoquer l'existence de périodes-recrutements fugaces, imputables aux fluctuations climatiques ou aux perturbations majeures.

Cette dynamique continue à basse densité de juvéniles garantirait la régénération forestière même sous fortes pressions animales mais l'existence d'une telle modalité doit être vérifiée.

RÉFÉRENCES

- A.E.V.A., (2000). — Suivi écologique des Reptiles, Oiseaux et Mammifères aux îles de la Petite-Terre (commune de la Désirade, Guadeloupe). *Rapport A.E.V.A.*, 24: 1-104.
- ALEXANDRE, D.Y. (1989). — *Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. Stratégies écologiques des arbres de la voûte et potentiels floristiques*. ORSTOM, Collection études et thèses.
- BEARD, J.S. (1949). — The natural vegetation of the Windward and Leeward Islands. *Oxford Forestry Mem.*, 21: 1-192.
- CABANIS, L. (1998). — Estimation de la population d'*Iguana delicatissima* aux îles de la Petite-Terre. *Rapport A.E.V.A.*, 19: 1-18.
- FORGET, P.-M., MERCIER, F. & COLLINET, F. (1999). — Spatial pattern of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, 15: 301-313.
- FORGET, P.-M. & SABATIER, D. (1997). — Dynamics of the seedling shadow of a frugivore tree species in French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, 13: 767-773.
- IMBERT, D. (2002). — Impact des ouragans sur la structure et la dynamique forestières dans les mangroves des Antilles. *Bois et Forêts des tropiques*, 273: 69-78.
- IMBERT, D., ROUSTEAU, A. & LABBÉ, P. (1998). — Ouragan et diversité biologique dans les forêts tropicales : l'exemple de la Guadeloupe. *Acta Oecologica*, 19: 251-262.

- KERSHAW, K.A. & LOONEY, J.H.H. (1985). — *Quantitative and dynamic plant ecology*. 3rd edition. Edward Arnold ed.
- OLDEMAN, R.A.A. (1990). — *Forests: elements of sylvology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- RAMADE, F. (2000). — La réserve naturelle de Petite Terre. *Le Courrier de la Nature*, 184: 30-35.
- RICHARDS, P. W. (1952). — *The tropical rain forest. An ecological study*. Cambridge University Press.
- ROLLET, B. (1974). — *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaines*. CTFT, Nogent sur Marne.
- ROUSTEAU, A. (1986). — Les types plantulaires des arbres. *Rev. Cytol. Biol. Végét. - Bot.*, 9: 263-270.
- ROUSTEAU, A. (1990). — *Essai sur le polymorphisme des plantules d'Angiospermes. L'examen particulier des flores antillaises*. Thèse de Doctorat d'État, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- ROUSTEAU, A. (1996). — *Carte écologique de la Guadeloupe*. Office National des Forêts, Parc National de la Guadeloupe, Université des Antilles et de la Guyane.
- SCHERRER, B. (1984). — *Biostatistique*. Morin éd., Québec.
- STÉHLÉ, H. (1945). — Forest types of the Caribbean islands. *Caribbean Forester*, 6: 273-414.
- VIEILLEFON, J. (1977).. — *Les sols des mangroves et des tannes de basse Casamance (Sénégal). Importance du comportement géochimique du soufre dans leur pédogenèse*. Mémoire ORSTOM 83, Paris.