

19

Composante climatique de la transformation d'une couverture pédologique et des relations sol-végétation en Guyane

MICHEL GRIMALDI, DANIEL SABATIER, CATHERINE GRIMALDI,
MARIE-FRANÇOISE PREVOST

Introduction

En Amazonie, de nombreux travaux soulignent l'expansion des podzols et des sols hydromorphes, aux dépens des sols ferrallitiques mis en déséquilibre par un changement de facteurs externes (Fritsch *et al.*, 1986 ; Lucas, 1989 ; Veillon, 1990 ; Boulet *et al.*, 1993). Sur le bouclier guyanais, le déséquilibre serait d'origine tectonique (Boulet *et al.*, 1979) : la subsidence des bassins fonctionnels de l'Amazone et de la Berbice entraînerait, par réaction, un léger soulèvement du compartiment guyanais du socle et, en conséquence, un abaissement du niveau de base ; cependant, une augmentation de la pluviosité n'est pas exclue pour expliquer, au moins en partie, le déséquilibre et donc la transformation de la couverture ferrallitique.

L'actualité de la transformation d'une couverture sur socle en Guyane a été vérifiée par l'étude de son fonctionnement hydrogéochimique (Grimaldi *et al.*, 1992, 1994), à la station « Piste de St-Élie » située au nord de la Guyane (5° 30' N, 53° W). L'impact de la transformation sur le peuplement forestier a été étudié dans cette même station (Lescure, Boulet, 1985 ; Sabatier *et al.*, à paraître). Nous nous appuyerons sur les résultats de ces études pour préciser le rôle du régime pluviométrique, d'une part sur la pédogenèse en estimant la vitesse actuelle de la transformation, et d'autre part sur le pédoclimat. Nous essaierons également de déceler l'héritage des changements climatiques récents (échelle séculaire) dans la structure actuelle des populations d'arbres sensibles aux facteurs édaphiques.

Cadre de l'étude

Climat

Les températures moyennes mensuelles varient peu sous le couvert forestier : de 25,2 °C en février à 26,6 °C en septembre. Les précipitations moyennes mensuelles sont comprises entre 58 mm en septembre et 517 mm en mai, mais fluctuent fortement d'une année à l'autre (Figure 1). La pluviosité annuelle sur la station a varié de 2 127 mm à 4 311 mm entre 1978 et 1991 (Sarrailh, 1992). La saison sèche est aussi plus ou moins marquée.

Substrat géologique

La station est située sur la « formation Paramaca », série volcano-sédimentaire, datée du Protérozoïque inférieur (Milési *et al.*, 1995) et constituée de micaschistes très fins, riches en muscovite et quartz, traversés par des filons de pegmatite.

État des connaissances sur la couverture pédologique

L'analyse détaillée et la comparaison d'un grand nombre de toposéquences a permis d'identifier quatre principaux stades de transformation d'une couverture ferrallitique (Boulet *et al.*, 1993 ; Figure 2).

Le stade I correspond à la couverture ferrallitique initiale avec un horizon microagrégé épais (Figure 2, *horizon 1*) sur tout le versant. Le premier processus mis en œuvre est une érosion mécanique et chimique (stades II et III) qui entraîne l'amincissement de l'horizon microagrégé, puis son remplacement par un horizon à structure polyédrique (*horizon 5*), macroporeux

Figure 1
Précipitations mensuelles et annuelles à la station « Piste de St Élie d'après Sarrailh », (1992) et précipitations annuelles à Rochambeau (Météo France), entre 1978 et 1991.

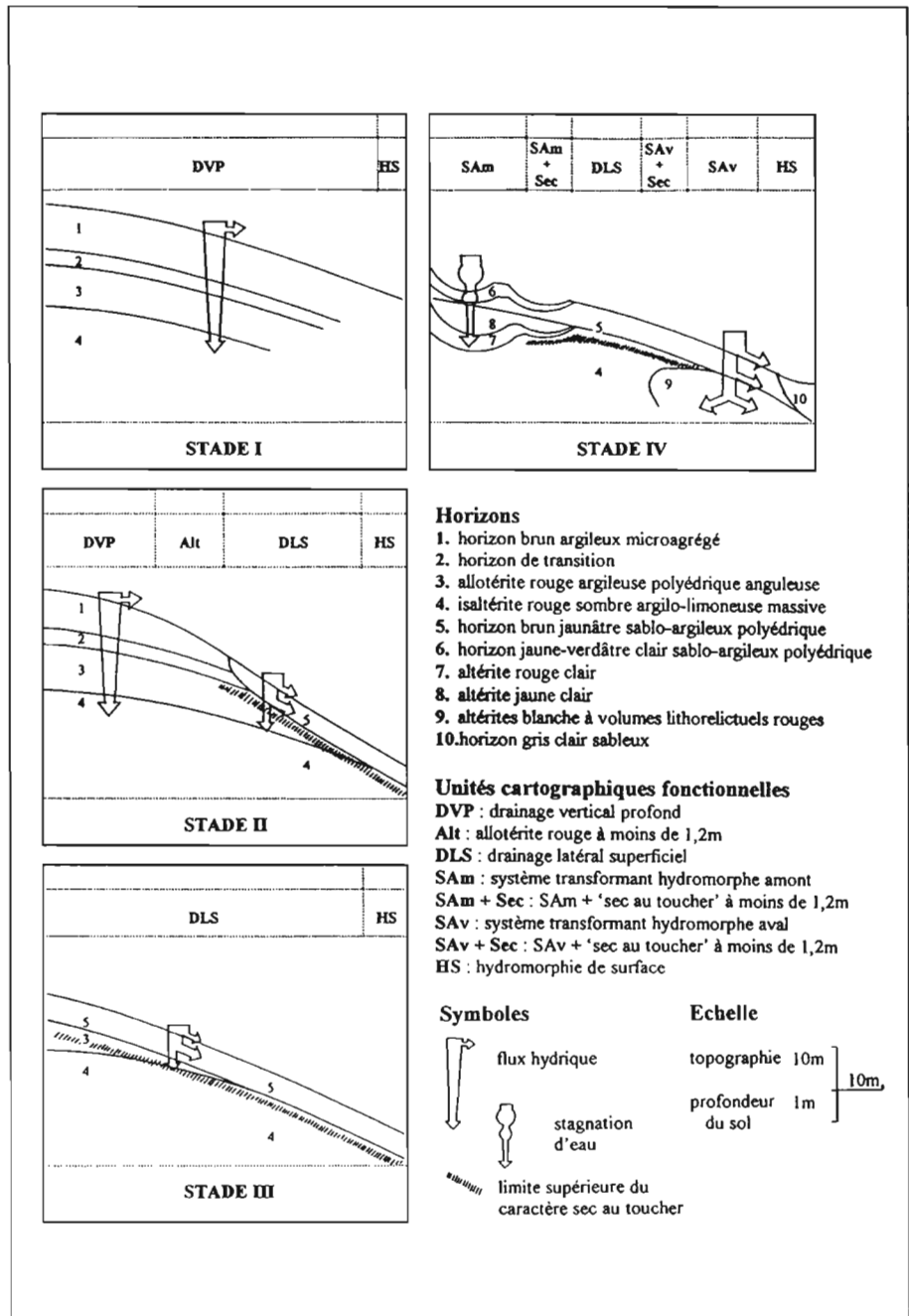
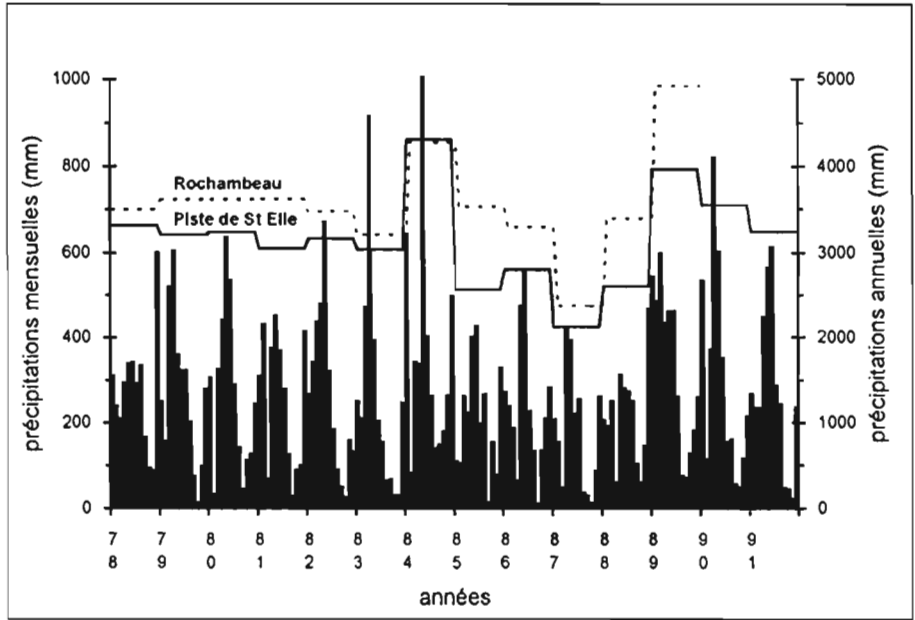


Figure 2
Stades de transformation de la couverture ferallitique d'après Boulet *et al.*, (1993) et unités cartographiques associées.

au sommet, plus compact à la base. Une altérite peu perméable, à structure polyédrique angulaire (*horizon 3*) ou massive (*horizon 4*), apparaît alors à moins de 1 m de profondeur et présente en toute saison un caractère « sec au toucher ».

Ce changement d'organisation de la couverture pédologique a été mis en relation avec un changement de fonctionnement hydrodynamique par Humbel (1978) et Guehl (1984). La filtration de l'eau est ralentie au niveau des altérites peu perméables. Le drainage est vertical et profond (DVP) lorsque l'horizon microagrégé est épais, alors qu'il est latéral et superficiel (DLS) lorsqu'une altérite est proche de la surface. L'amincissement de la couverture ferrallitique résulte essentiellement des exportations minérales, sous forme dissoute ou particulière, dans la nappe à circulation latérale qui se forme, au cours des fortes averses, dans la couche superficielle macroporeuse (Grimaldi *et al.*, 1992).

La circulation latérale de l'eau sur les versants alimentés, à l'aval et en profondeur, une nappe qui s'écoule, pendant plusieurs jours après les averses, par les axes de drainage principaux. A l'amont, lorsque la pente est faible, la saturation en eau du sol se prolonge entre les averses. Après la disparition de l'horizon microagrégé (stade III), la transformation se poursuit donc en conditions d'hydromorphie plus ou moins prolongée, par des modifications minéralogiques et structurales. C'est le stade VI pour lequel Fritsch (1984) a distingué deux systèmes transformant hydromorphes, en milieu confiné à l'amont (SAm) et en milieu ouvert à l'aval (SAv). La saturation en eau transforme le sommet des altérites dont la couleur s'éclaircit ou devient hétérogène (*horizons 7, 8 et 9*), par redistribution puis départ du fer, et kaolinisation des muscovites (Grimaldi *et al.*, 1994). L'horizon supérieur du sol s'appauvrit en fer et en argile (*horizons 6 et 10*). Le système transformant amont est associé à des dépressions fermées de 1 à quelques mètres de diamètre, dont la profondeur peut atteindre 0,7 m.

Méthode

Cartographie pédologique

Les variations spatiales du sol ont été cartographiées sur un dispositif de 19 ha selon la méthode proposée par Boulet *et al.* (1982), à partir de l'étude de plusieurs transects, par sondages à la tarière (20 sondages par hectare en moyenne). La carte pédologique précise l'extension de différents domaines — ou unités cartographiques fonctionnelles (Figure 2) apparaissant aux stades successifs de la transformation de la couverture ferrallitique. En fait, cinq caractères ou ensembles de caractères morphologiques du sol ont été retenus :

- ▷ l'unité cartographique « Alt » se distingue de l'unité des sols ferrallitiques à drainage vertical profond (DVP) par l'apparition de l'altérite, caractérisée par l'abondance des particules de muscovite, à moins de 1,2 m de profondeur ;
- ▷ le caractère « sec au toucher » à moins de 1,2 m de profondeur permet de délimiter les sols à drainage latéral superficiel (DLS) ;
- ▷ l'apparition de l'altérite rouge clair (*horizon 7*) à une

profondeur inférieure à 1,2 m est le début de la manifestation du système transformant amont (SAm). Associé au caractère « sec au toucher », ce caractère délimite l'unité cartographique SAm + Sec ;

- ▷ l'apparition de l'altérite jaune à volumes rouges (*horizon 9*), à une profondeur inférieure à 1,2 m, est le début de manifestation du système transformant aval. Associé au caractère « sec au toucher », ce caractère délimite l'unité cartographique SAv + Sec ;
- ▷ L'hydromorphie de surface (HS), avec plus de 10 % de taches grises et rouges dans l'horizon humifère, est associée aux thalwegs d'une manière relativement indépendante du stade d'évolution de la couverture ferrallitique.

Évolution de la couverture pédologique

Le suivi hydrologique et hydrochimique à l'exutoire de bassins versants pendant plusieurs années (Grimaldi, 1988 ; Roche, 1990 ; Fritsch, 1992) a permis d'estimer les flux de silice et d'aluminium exportés sous forme soluble, pour quantifier les hydrolyses des minéraux présents : le quartz (SiO_2) et la kaolinite ($\text{Si}_2\text{Al}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$). L'érosion sous forme particulière a été également mesurée (Fritsch et Sarrailh, 1986).

Relation entre l'évolution de la couverture pédologique et les facteurs écologiques

Les caractères pédologiques cartographiés sont des indicateurs non seulement du degré de transformation de la couverture ferrallitique, mais aussi de contraintes éda-phiques, hydriques en particulier, susceptibles d'influer sur les caractéristiques du peuplement forestier. Les variations saisonnières et au cours d'événements pluvieux du potentiel de l'eau dans le sol ont été étudiées à partir de cinq stations tensiométriques, représentatives du sol à drainage vertical profond, du sol à drainage latéral superficiel, des systèmes transformant hydromorphes amont et aval (2 stations : bas versant ; thalweg avec hydromorphie de surface).

Étude des relations sol-végétation et de leur évolution à court terme

Un inventaire botanique détaillé de 12 000 arbres de plus de 10 cm de dbh (diamètre à 1,3 m) a été réalisé sur les 19 hectares. L'influence des variables environnementales sur la couverture végétale a été étudiée par la méthode des profils écologiques indicés (Gauthier *et al.*, 1977) et par l'analyse des correspondances du tableau de profils écologiques (Mercier *et al.*, 1992) de 95 espèces (Sabatier *et al.*, à paraître). La variabilité du peuplement est appréhendée en délimitant des sous-parcelles de 0,2 à 0,3 ha (120-200 arbres) dans les différents domaines pédologiques. La fréquence absolue des espèces dans les différentes sous-parcelles est traitée en colonnes supplémentaires, inactives dans l'analyse des correspondances (Bonin et Roux, 1978).

Il est séduisant de tenter d'expliquer les irrégularités des distributions de diamètre des arbres, en référence à

	DVP	ALT	DLS ₁	DLS ₂	SAm	SAm + Sec	SAv	SAv + Sec	HS
<i>Eperua falcata</i> Aublet	100	81	37	80	35	51	104	36	56
CAESAL	0,36	1,36	1,68	1,38	1,62	1,68	1,77	1,41	1,97
	---	++	++	++	++	+++	+++	+	+++
<i>Eschweilera micrantha</i> (O. C. Berg) Miers	270	37	10	43	22	26	27	21	
LECYTH	1,24	0,79	0,58	0,94	1,29	1,08	0,58	1,05	0,04
	+++	•	---	•	•	•	---	•	---
<i>Eschweilera parviflora</i> (Aublet) Miers	371	61	20	20	4	2	20	12	
LECYTH	1,53	1,16	1,03	0,39	0,21	0,07	0,39	0,54	0,04
	+++	•	•	---	---	---	---	--	---
<i>Lecythis idatimon</i> Aublet	249	55	46	81	58	56	99	35	22
LECYTH	0,75	0,76	1,73	1,16	2,23	1,52	1,40	1,14	0,64
	---	-	+++	•	+++	++	+++	•	-
<i>Lecythis persistens</i> Sagot subsp. <i>persistens</i>	164	61	27	62	27	36	73	12	39
LECYTH	0,69	1,18	1,42	1,24	1,45	1,37	1,44	0,55	1,59
	---	•	+	+	+	+	+++	-	++

Tableau 1 Profils écologiques des espèces les plus abondantes (N > 400 individus).

un modèle exponentiel décroissant qui refléterait une certaine régularité des processus de recrutement, de croissance et de mortalité par des événements qui auraient affecté durablement l'un et/ou l'autre de ces processus. En retour, les distributions de diamètre des arbres pourraient, si nous savions les interpréter, être utilisées comme marqueur d'événements anciens. Cependant, ce marqueur peut être fortement bruité s'il y a une forte variabilité interindividuelle des accroissements.

Pour apprécier la dynamique des populations d'arbres par l'analyse des distributions de diamètres, on fait d'abord l'hypothèse (1) d'une bonne corrélation entre taille (diamètre) et âge des arbres, ce qui n'est pas démontré (stagnation de la croissance chez certains individus dits « petits vieux », (Edelin et Loup, com. pers). L'observation d'un hiatus dans la distribution peut alors être d'origine interne (exemple: accélération de la croissance durant une phase du développement) ou externe (exemple: déficit de recrutement lié à des conditions environnementales défavorables).

La comparaison des distributions de diamètres d'une même espèce entre domaines pédologiques, permet théoriquement (hypothèse (1) vraie) d'apprécier sa dynamique d'occupation de l'espace en fonction du sol: un excès de petits diamètres pourrait correspondre à un recrutement et donc à une colonisation de l'espace; un déficit marquerait au contraire un retrait. Cela suppose vérifiées plusieurs autres hypothèses: (2) pas de différence de mortalité des arbres matures entre domaines pédologiques; (3) pas de différence de dynamique de croissance entre domaines pédologiques; (4) pas de dissociation spatiale entre jeunes et vieux individus sans lien avec le sol.

Il faudra de plus un échantillonnage suffisant pour s'affranchir des variations spatiales de la régénération (dont les plus connues sont celles dues au processus sylvigénétique).

Nous étudions donc la proportion petits (supposés jeunes)/gros (supposés vieux) pour cinq espèces d'arbres de strate moyenne ou supérieure dont les effectifs dépassent 400 individus dans notre inventaire: *Eperua falcata*, *Eschweilera parviflora*, *Eschweilera micrantha*, *Lecythis idatimon*, *Lecythis persistens*. La classe 10-20 cm consti-

tuera le groupe supposé jeune. Les calculs de probabilité utilisés sont identiques à ceux des profils indicés. Connaissant la fréquence globale de l'espèce dans chaque classe de diamètre d'une part et dans chaque domaine pédologique d'autre part, on peut calculer pour chacun des domaines pédologiques la fréquence attendue dans ces mêmes classes de diamètres sous l'hypothèse (H_0) d'une distribution aléatoire. L'application du test exact des proportions aux tables de contingences 2 x 2 associées à chacune des fréquences observées permet d'apprécier le degré de significativité des écarts entre fréquence observée et fréquence attendue.

Résultats et discussion

Relations sol-végétation

Le peuplement forestier est très dépendant des facteurs édaphiques et topographiques (Sabatier *et al.*, à paraître). Des liaisons sol-espèce, exclusives et significatives, existent pour chacun des domaines pédologiques considérés. Une forte proportion des espèces représentées par plus de 20 individus (78 %, N = 111) répond significativement ($P < 0,05$) à un ou plusieurs des états de la variable sol. Comme le montrent leurs profils écologiques (Tableau 1), les cinq espèces abondantes, prises en exemple ici, répondent bien à la variable sol. Les deux espèces du genre *Eschweilera*, significativement liées aux sols à drainage vertical profond, ont un comportement opposé à celui des *Lecythis* et d'*Eperua*, associés aux domaines des sols à drainage latéral superficiel et ou hydromorphes. L'ordination des espèces et des variables environnementales par l'analyse des correspondances du tableau de profils écologiques donne deux axes factoriels significatifs (Figure 3). L'axe 1 (47 % de l'inertie) traduit un gradient de drainage associé au processus de transformation par érosion. L'axe 2 (12 % de l'inertie) traduit les conditions d'hydromorphie en milieu ouvert ou confiné selon la position topographique. L'ordination dans ce plan factoriel des sous-parcelles (~ 0,25 ha), d'après la végétation, les regroupe selon trois groupes principaux:

1. sous-parcelles sur des sols à drainage vertical profond épais dont la ségrégation parfaite — malgré des parcelles élémentaires très petites — témoigne d'une

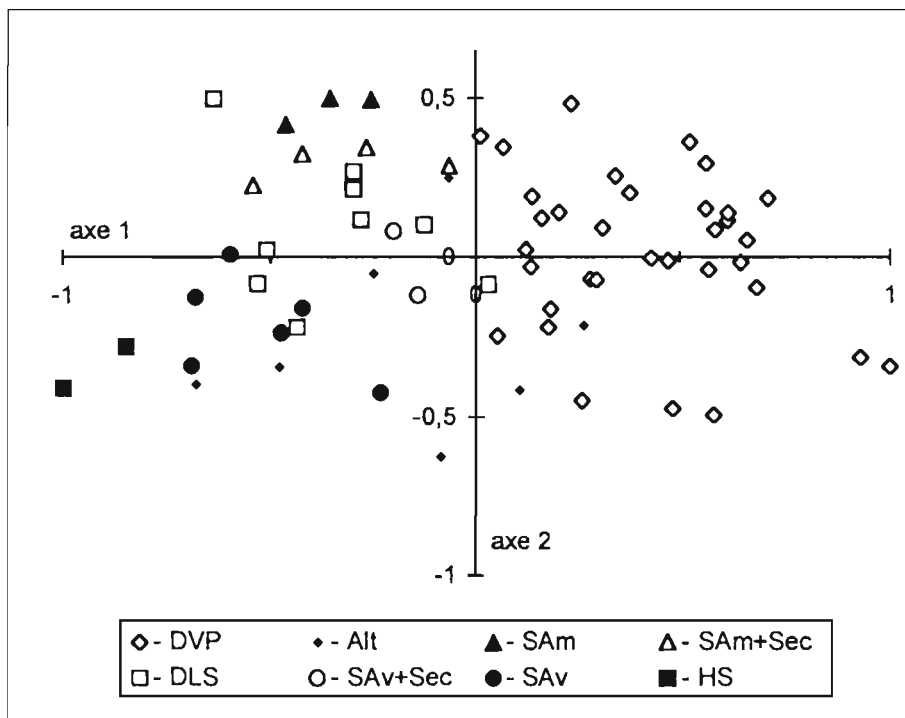


Figure 3
Analyse des correspondances du tableau des profils écologiques : ordination, d'après la végétation (95 espèces d'arbres considérées) des sous-parcelles (~ 0,25 ha) délimitées dans les différents domaines pédologiques.

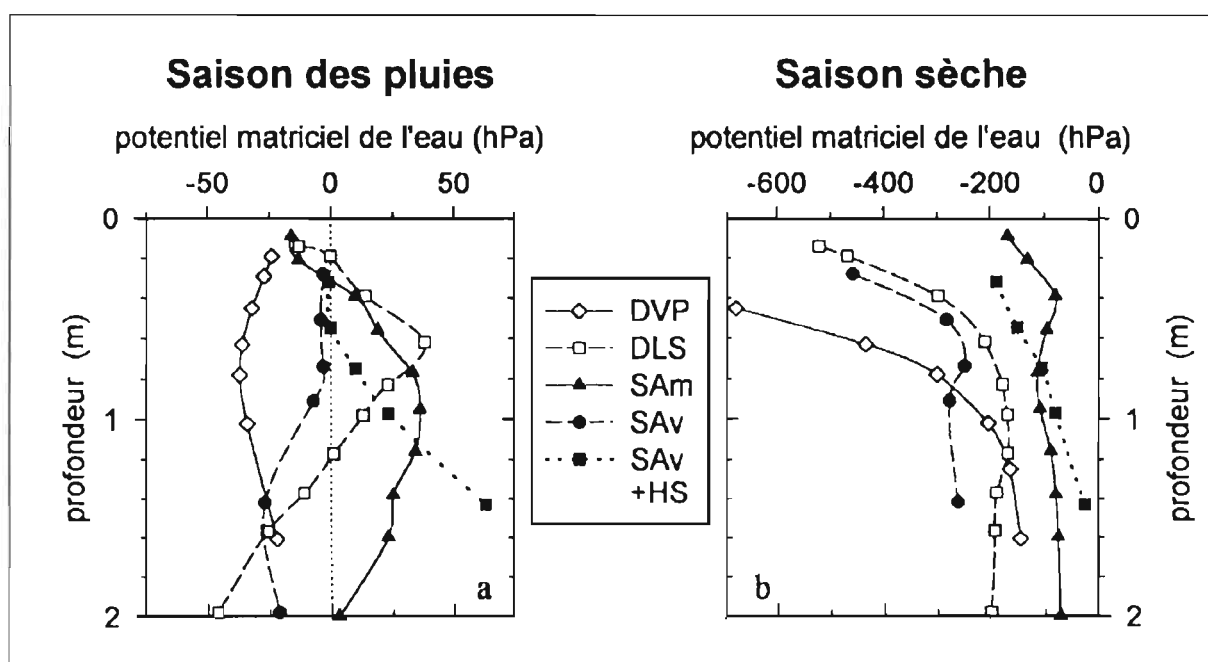


Figure 4 Profils de potentiel matriciel de l'eau de cinq stations représentatives des principaux domaines pédologiques. (a) lendemain d'une averse en saison des pluies. (b) début de saison sèche, après 25 jours très peu pluvieux.

grande stabilité des composantes du peuplement liées au sol;

2. sous-parcelles sur des sols amincis et hydromorphes pour lesquels une nette ségrégation s'opère entre les systèmes transformants amont et aval;
3. sous-parcelles sur des sols hydromorphes dès la surface, en bas de versant.

En définitive, la transformation de la couverture ferrallitique induit des variations latérales importantes de composition floristique et de fréquences spécifiques au sein du peuplement forestier.

Variation spatiale du pédoclimat

Les mesures du potentiel de l'eau dans le sol, à l'aide de tensiomètres, montrent des différences importantes de

dynamique de l'eau entre les domaines pédologiques cartographiés.

La Figure 4a correspond au lendemain d'une averse (25 mm), après une période assez pluvieuse de saison des pluies (330 mm au cours des 10 jours précédents). Les valeurs positives du potentiel matriciel de l'eau témoignent d'une saturation en eau prolongée (>24 heures), à l'exception du sol à drainage vertical profond. La station tensiométrique du système transformant aval (bas de versant) se distingue également, dans une moindre mesure, avec des valeurs de potentiel matriciel de l'eau proches de 0 jusqu'à 0,8 m de profondeur, négatives ensuite. Ceci s'explique par la pente forte au voisinage de la station, qui facilite l'écoulement latéral de l'eau au-dessus de l'altérite. Pour les autres sta-

tions, la saturation débute à 0,2 ou 0,3 m de profondeur et atteint une profondeur maximale variable selon le type de sol: 2 m ou plus pour le système transformant amont et le système transformant aval (thalweg); autour de 1 m pour le sol à drainage latéral superficiel, c'est-à-dire jusqu'à la profondeur d'apparition du caractère « sec au toucher ». L'absence de risque d'asphyxie du système racinaire dans les sols à drainage vertical profond va de pair avec un enracinement profond des arbres (Humbel, 1978). Les autres domaines pédologiques sont soumis à un excès d'eau prolongé en saison des pluies, d'où un risque d'asphyxie des racines, variable selon la durée et la profondeur de la saturation, et qui limite la profondeur d'enracinement.

La Figure 4b correspond à un relevé de saison sèche, après 25 jours pratiquement sans pluie (43 mm de précipitations cumulées). Les cinq situations pédologiques se distinguent aussi par la vitesse de dessèchement du sol. C'est le sol à drainage vertical profond qui se dessèche le plus rapidement, dans la couche comprise entre 0 et 0,6 m. Le stock d'eau utilisable par les plantes est donc rapidement épuisé au sommet de l'horizon microagrégé. Au contraire, après 25 jours sans précipitation, les stations tensiométriques indiquent une humidité encore importante dans les systèmes transformant amont et aval (au niveau du thalweg). Le sol à drainage latéral superficiel et le système transformant aval (bas de versant) ont un comportement intermédiaire. Le développement des jeunes plantules peut donc être compromis, en saison sèche, par un déficit hydrique de la couche superficielle, plus marqué dans les sols à drainage vertical profond.

Rôle des précipitations sur l'évolution de la couverture pédologique

Les conditions climatiques actuelles assurent le développement des processus de transformation (Grimaldi *et al.*, 1992, 1994). Une variation de la pluviosité peut jouer un rôle important dans l'apparition et la vitesse de ces processus.

1. L'horizon microagrégé du sol à drainage vertical profond atteint la saturation pour des averses d'assez forte intensité (≥ 30 mm/h). Cette saturation ne dure que quelques heures après l'averse, mais elle est à l'origine des transformations minéralogiques des oxydes métalliques qui favorisent la déstabilisation des microagrégats.
2. Une augmentation de la pluviosité favorise l'expansion et la pérennité des nappes dans les systèmes hydromorphes amont et aval. Au sommet des unités de modelé, en particulier, la saturation du sol peut durer plusieurs mois en saison des pluies, selon la fréquence des événements pluvieux. L'eau stagne également en surface dans des dépressions fermées où elle se charge en molécules organiques acides et complexantes qui favorisent les hydrolyses minérales.
3. L'érosion particulière et chimique augmente avec l'importance de l'écoulement latéral superficiel. Nous avons cherché à estimer la vitesse de la transformation par érosion. Dans ce but, nous avons cal-

culé les départs de matière à l'exutoire de deux bassins versants correspondant aux stades de transformation II et IV. Pour une pluviosité moyenne annuelle de 3 200 mm :

- au stade II, la lame d'eau écoulée latéralement représente 610 mm dont 480 mm de ruissellement et d'écoulement hypodermique (Roche, 1990). Les concentrations en silice sont comprises entre 30 et $50 \cdot 10^{-6}$ mole/l, celles en aluminium environ deux fois plus faibles (Grimaldi, 1988). La silice exportée correspond alors autant à du quartz qu'à de la kaolinite. Les quantités exportées sous forme dissoute représentent environ 24 kg/ha/an auxquelles s'ajoutent 190 kg/ha/an d'érosion sous forme particulaire (Fritsch et Sarrailh, 1986).
- au stade IV, la lame d'eau écoulée représente 1 410 mm (Roche, 1990). Elle se répartit entre 830 mm d'écoulement latéral superficiel, avec des teneurs en aluminium et silice comparables à celles du stade II, et 580 mm d'écoulement lent de la nappe du système hydromorphe aval. Les quantités de matière exportées du versant représentent 41 kg/ha/an sous forme dissoute et 390 kg/ha/an sous forme particulaire.

Dans les conditions climatiques *actuelles*, et pour une masse volumique sèche moyenne du sol de $1,4 \text{ g/cm}^3$, on estime l'amincissement du sol à $1,5 \cdot 10^{-5}$ m/an au stade II et plus du double au stade IV. L'amincissement de la couverture ferrallitique nécessite donc un temps assez long: 1,5 m en 10^5 ans au stade II, si les conditions du milieu ne changent pas.

Recherche d'indices d'un forçage climatique dans la dynamique des populations d'arbres

Diverses propriétés du milieu, fondamentales pour les végétaux, comme le rapport air/eau, la disponibilité de l'eau, l'excès ou le déficit hydrique, qui découlent du pédoclimat, répondent de manière instantanée aux variations climatiques. Nous formulons l'hypothèse que la réussite des jeunes stades et donc le recrutement des individus dans les petites classes de diamètres dépendent, au moins partiellement, du pédoclimat. Une tentative expérimentale menée par Blain et Kellman (1991) au Mexique dans le but de vérifier l'effet des variations des précipitations sur la germination, la croissance et la survie de trois arbres forestiers fut sans succès. Cependant, l'amplitude des variations simulées fut faible et ne comporta pas de sécheresse extrême. L'observation à la « piste de St-Élie » lors d'épisodes exceptionnellement secs, comme en mars 1987, d'une mortalité importante de plantules et jeunes stades accrédite toutefois cette hypothèse. Dans ce cas, un changement durable des conditions climatiques et notamment des précipitations pourrait entraîner un ajustement spatial des populations végétales aux nouvelles conditions pédoclimatiques. La régénération des espèces se calant alors sur les pédoclimats devenus ou demeurés favorables. On notera l'importance de la répartition saisonnière des précipitations qui pourrait cumuler les effets et s'avérer défavo-

nable ou favorable à certaines espèces aux deux extrémités du gradient de drainage. La tendance interannuelle est également très importante. Compte tenu de la dispersion des accroissements (voir ci-dessous), il ne semble pas certain que des accidents climatiques ponctuels puissent marquer la distribution des diamètres plusieurs décennies plus tard ; au contraire, des changements climatiques durablement défavorables devraient être perceptibles. Dans ce cas, les indentations très nettes des distributions d'*Eperua falcata* ou de *Vouacapoua americana*, (Figure 5) seraient dues à un déficit de recrutement à certaines époques.

La dynamique de croissance des arbres a été étudiée à la « piste de St-Élie » sur 60 arbres de diverses espèces munis de rubans dendrométriques (Puig et Prévost, 1986). En Guyane, Gazel (1983) et Favrichon (1994) donnent des estimations portant sur des populations plus importantes, mais avec une moindre précision des mesures.

Le cas d'*Eperua falcata*

Les études d'accroissement de diamètre font état d'une dispersion importante. Notons les valeurs extrêmes de 3,02 et 0,04 mm, et la moyenne de 1,13 mm observées à la « piste de St-Élie » sur quatre ans (1979-82) et neuf individus (Puig, com. pers.). Bariteau *et al.*, (1990) obtiennent pour des jeunes plants élevés en conditions contrôlées des valeurs moyennes du diamètre des tiges de 5 à 12 mm à l'âge de 20 mois, fortement corrélés à l'intensité d'éclaircissement. Favrichon (1994) fait état

d'une forte augmentation des accroissements moyens (de 1,5 à 4 mm par an) suite à la réalisation de trouées lumineuses artificielles dans les parcelles expérimentales de Paracou.

On peut s'attendre à ce que le recrutement de la classe 10-20 cm ait été influencé par les caractéristiques climatiques de la période où les arbres étaient plantule ou jeune plant, stade généralement le plus sensible aux variations des conditions environnementales, et notamment au stress hydrique ou à l'énergie lumineuse. Cette sensibilité serait particulièrement importante chez *Eperua falcata* pour les individus de moins de 50 cm de hauteur (Forget, 1989; Sop Fonkoua, 1988). Bariteau *et al.* (1990) relie, d'après les recensements de jeunes plants de cette espèce à Paracou, une plus faible mortalité après éclaircies artificielles à une croissance stimulée par l'éclaircissement. Les facteurs climatiques, tels qu'intensité et cumul des averses (Riera, 1983) ou vents d'orage violents, influent fortement sur la fréquence des éclaircies naturelles (chablis) et peuvent donc affecter indirectement la survie des jeunes plants.

L'analyse statistique (Tableau 2) permet de détecter un excès significatif de petits individus (10-20 cm) dans les domaines pédologiques DVP et HS (P respectivement $\leq 0,05$ et $\approx 0,08$) ; dans tous les autres domaines nous trouvons au contraire un déficit, mais celui-ci n'est pas significatif ($P \geq 0,1$). L'interprétation de ce résultat, en terme d'influence du climat sur le recrutement, n'est pas évidente car ce dernier semble avoir été favorisé aux deux extrémités du gradient de drainage. Cela s'accorde

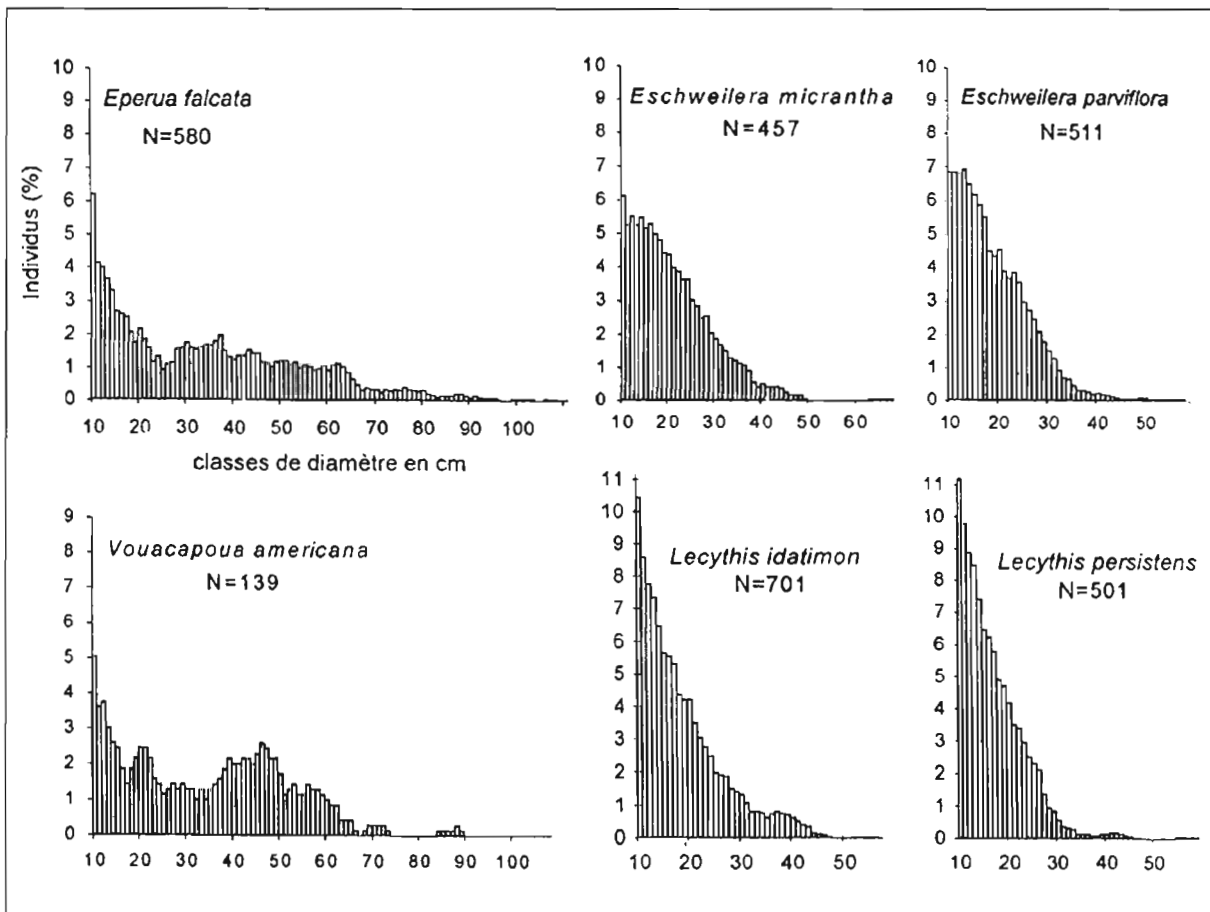


Figure 5 Distributions des diamètres par classes centimétriques après lissage par moyenne mobile sur cinq classes, pour les cinq espèces de forte abondance et *V. americana*, sur l'ensemble du relevé (19 ha).

Domaine Taxon et groupe	DVP	Alt	DLS	SAm	SAv	HS	Total
<i>Eperua falcata</i>							
petits	40	22	37	24	42	24	189
10-20 cm	↗ 1,28 ↘ 0,02	↘ 0,85 ↗ 0,1	↘ 0,98 ↗ 0,18	↘ 0,81 ↘ 0,09	↘ 0,93 ↘ 0,12	↗ 1,27 ↗ 0,08	
20-30 cm	↗ 1,40 ↘ 0,07	↗ 1,01 ↗ 0,14	↗ 1,05 ↘ 0,12	↘ 0,56 ↘ 0,04	↗ 1,01 ↘ 0,12	↘ 0,93 ↘ 0,18	79
gros	43	47	63	55	78	26	312
>30 cm							
<i>Eschweilera micrantha</i>							
petits	133	17	34	31	24	1	240
10-20 cm	↘ 0,94 ↘ 0,06	↘ 0,87 ↗ 0,16	↗ 1,22 ↘ 0,05	↗ 1,23 ↘ 0,05	↘ 0,95 ↘ 0,11	- - - -	
gros	137	20	19	17	24	0	217
>20 cm							
<i>Eschweilera parviflora</i>							
petits	214	43	29	5	23	1	315
10-20 cm	↘ 0,94 ↘ 0,02	↗ 1,14 ↘ 0,08	↗ 1,18 ↘ 0,09	↗ 1,35 ↘ 0,20	↗ 1,17 ↘ 0,11	- - - -	
gros	157	18	11	1	9	0	196
>20 cm							
<i>Lecythis idatimon</i>							
petits	155	33	85	81	84	19	457
10-20 cm	↘ 0,95 ↘ 0,10	↘ 0,92 ↘ 0,14	↗ 1,03 ↘ 0,14	↗ 1,09 ↘ 0,09	↘ 0,96 ↘ 0,12	↗ 1,32 ↘ 0,02	
gros	94	22	42	33	50	3	244
>20 cm							
<i>Lecythis persistens</i>							
petits	120	43	57	46	67	34	367
10-20 cm	↘ 1,00 ↘ 0,17	↘ 0,96 ↘ 0,10	↘ 0,87 ↘ 0,02	↘ 1,00 ↘ 0,12	↗ 1,08 ↘ 0,10	↗ 1,19 ↘ 0,03	
gros	44	18	32	17	18	5	134
>20 cm							

Tableau 2 Étude simplifiée de la distribution des diamètres dans les principaux domaines pédagogiques. Application du test exact aux proportions : petits arbres (supposés jeunes)/gros arbres (supposés vieux), observés dans les différents domaines pédologiques pour les cinq espèces les plus abondantes. Ligne 1 : fréquence absolue ; ligne 2 : tendance, fréquence corrigée (haut) et valeur de P (bas). En gras : valeurs qui s'écartent significativement de celles attendues sous H_0 .

certes aux conclusions de Shultz (1960) qui suggérait que *E. falcata* soit favorisé par des conditions extrêmes (excès ou déficit hydrique) mais correspond mal au profil écologique actuellement observé. La question en suspens, « Quelle est la part de la stagnation des accroissements dans la genèse des distributions observées ? », empêche de conclure.

De la même manière, nous pouvons tester si la distribution de la classe 20-30 cm, dont la fréquence apparaît déficitaire dans la distribution globale (Figure 5) et donc semble être marquée par un événement fort, présente des irrégularités liées au domaine pédologique. Le résultat des tests statistiques (Tableau 2) montre que la tendance est un déficit de petits individus dans les domaines des sols les plus hydromorphes (SAm et HS) et un excès ailleurs (seule la valeur pour SAm est significative). Une interprétation simple pourrait être qu'un épisode pluvieux ancien (séculaire?) a défavorisé l'espèce dans les domaines les plus hydromorphes, mais l'a favorisée ailleurs et notamment sur DVP. Un retour à des conditions clima-

tiques plus sèches pourrait être responsable de la stagnation des accroissements sur DVP (conditions limites) d'où l'excès observé dans la classe 10-20 cm. Le scénario envisagé ici est toutefois très spéculatif.

Distributions des diamètres chez quatre Lecythidaceae

Pour autant que la variable espèce soit prise en considération, les résultats des études d'accroissements apparaissent plutôt homogènes. Les gains moyens annuels en diamètre observés sur un mélange d'espèces sont nettement inférieurs à ceux d'*Eperua falcata* : 0,56 mm calculé sur 24 individus suivis sur quatre ans d'après les données de Puig (com. pers) ; 0,5 mm (forêt intacte) à 1,8 mm (forêt avec éclaircies) d'après Favrichon (1994) ; 0,5-1 mm par an pour *E. corrugata* (probablement *L. idatimon* + *Lecythis persistens*) selon Gazel (1983). Les distributions de diamètre chez les Lecythidaceae devraient par conséquent refléter des événements plus anciens que celles d'*Eperua falcata*.

L'analyse statistique permet de détecter pour les deux *Lecythis* un excès significatif ($P \leq 0,05$) de petits individus dans le domaine des sols hydromorphes (HS) et chez *L. persistens* un déficit significatif pour les sols à drainage latéral superficiel (DLS). Les excès ou déficits enregistrés pour les autres domaines ne sont pas significatifs. Les deux *Eschweilera* montrent des déficits significatifs dans le domaine des sols à drainage profond et *E. micrantha* montre des excès significatifs dans les domaines DLS et SAm. Un schéma d'ensemble assez cohérent se dégage pour ces quatre Lecythidaceae. Ce pourrait être, à l'exception de *L. persistens* sur DVP et SAm, un « glissement » du recrutement vers des pédoclimats qui tamponnent le déficit hydrique et donc l'écho d'une ancienne (séculaire à pluriséculaire) période sèche. Cet hypothétique événement pourrait expliquer l'allure de la distribution globale des *Eschweilera*, nettement tronquée dans les petits diamètres (Figure 5). Ces derniers n'auraient pas compensé leur retrait des sols DVP ; une faible capacité de dissémination et l'occurrence au cours des cycles annuels de saisons propices à l'asphyxie racinaire dans les sols à drainage déficient pourraient en être la cause.

Conclusion

Quelle que soit l'origine de la transformation (variation du niveau de base liée à un soulèvement du socle ou à une variation du niveau de la mer, changement climatique), elle est auto-entretenu par les écoulements latéraux sur les versants. L'érosion qui en résulte s'accroît aux derniers stades de la transformation, mais reste un phénomène assez lent sous forêt dans les conditions climatiques actuelles.

La transformation de la couverture ferrallitique induit des variations latérales importantes de composition floristique et de fréquences spécifiques au sein du peuplement forestier, interprétées en terme de sensibilité au pédoclimat. Les variations latérales de la couverture pédologique concernent en effet particulièrement la structure du sol et son fonctionnement hydrique.

En fonction du régime pluviométrique (durée de la saison sèche, fréquence et importance des averses en saison des pluies), les contraintes édaphiques pour la végétation sont susceptibles d'être atténuées ou accentuées.

Notre tentative d'analyse du marqueur « distribution des diamètres », pour mettre en évidence un changement climatique récent, montre qu'une lecture simple n'est pas envisageable. Les paramètres de ces distributions sont certes peu nombreux (croissance qui implique le recrutement des classes de taille et mortalité), mais les facteurs dont ils dépendent et leurs interactions sont multiples. Une stagnation de la croissance dans les situations défavorables pourrait conduire à des erreurs grossières. De plus, le petit nombre de mesures d'accroissement et la méconnaissance de la relation entre accroissement et mortalité, qui en définitive détermine l'accroissement efficace pour le recrutement, rendent l'interprétation chronologique très délicate. D'autre part, la preuve de l'impact d'un événement global (changement climatique) sur le recrutement d'une

classe de diamètre nécessite une concordance des scénarios dans plusieurs stations d'une même aire géographique.

Une assez bonne cohérence du comportement des Lecythidaceae suggère l'existence d'un épisode sec d'âge pluriséculaire. Il n'est pas possible de retrouver la trace d'un tel événement à partir de la structure de la population d'*Eperua falcata*. L'influence de la répartition saisonnière des précipitations, qui pourrait rendre très complexe la réponse d'une espèce aux modifications durables du pédoclimat, ou la non concordance entre âge et accroissement dans les différents domaines pédologiques, sont des explications possibles.

Références

- Bariteau, M. ; Huc, R. ; Montpied, P. 1990. Évaluation de l'impact de traitements sylvicoles sur la régénération ; illustration à partir du comportement in situ et en conditions contrôlées de deux espèces de Guyane (p. 118-136). *Atelier sur l'aménagement et la conservation de l'écosystème forestier tropical humide*. MAB/UNESCO, MAB/France, IUFRO, FAO. Cayenne.
- Blain, D. ; Kellman, M. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7 ; 69-83.
- Bonin, G. ; Roux, M. 1978. Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude phytécologique de quelques pelouses de l'Apenin lucano-calabrais. *Écol. Plant.*, 13 (2) : 121-138.
- Boulet, R. ; Brugière, J. M. ; Humbel, F.-X. 1979. Relation entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale. Conséquences agronomiques d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. *Sci. Sol*, 1, 3-18.
- Boulet, R. ; Humbel, F.-X. ; Lucas, Y. 1982. Analyse structurale et cartographie en pédologie. II : une méthode d'analyse prenant en compte l'organisation tridimensionnelle des couvertures pédologiques. *Cah. ORSTOM, Sér. Pédol.*, XIX (4), 323-339.
- Boulet, R. ; Lucas, Y. ; Fritsch, E. ; Paquet, H. 1993. Géochimie des paysages : le rôle des couvertures pédologiques. Dans : H. Paquet, et N. Clauer (dir. publ.), *À la mémoire de Georges Millot. Colloque de l'Académie des Sciences et du Cadas*, Paris, p. 55-76.
- Favrillon, V. 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 49 (4), 379-403.
- Forget, P.-M. 1989. La régénération naturelle d'une espèce autochore de la forêt guyanaise : *Eperua falcata* Aublet (Caesalpinaceae). *Biotropica*, 21, 115-125.
- Fritsch, E. ; Boulet, R. ; Bocquier, G. ; Dosso, M. ; Humbel, F.-X. 1986. Les systèmes transformants d'une formation supergène de Guyane française et leurs modes de représentation. *Cah ORSTOM, sér. Pédol.*, XXII (4), 361-395.

- Fritsch, J. M. 1992. Les effets du défrichement de la forêt amazonienne et de la mise en culture sur l'hydrologie de petits bassins versants. Opération ECEREX en Guyane française. Thèse, Univ. Montpellier. Paris, ORSTOM, 392 p.
- Fritsch, J. M. ; Sarrailh, J. M. 1986. Les transports solides dans l'écosystème forestier tropical humide guyanais : effets du défrichement et de l'aménagement des pâturages. *Cah. ORSTOM*, Sér. Pédol., **XXII** (2) : 209-222.
- Gauthier, B. ; Godron, M. ; Hiernaux, P. ; Lepart, J. 1977. Un type complémentaire de profil écologique : le profil écologique « indicé ». *Can. J. Bot.*, **55**, 2859-2865.
- Gazel, M. 1983. *Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane*. Rapport ONF, 302 p.
- Grimaldi, C. 1988. Origine de la composition chimique des eaux superficielles en milieu tropical humide : exemple de deux petits bassins versants sous forêt en Guyane française. *Sci. Géol. Bull.*, **41** (3-4), 247-262.
- Grimaldi, C. ; Fritsch, E. ; Boulet, R. 1994. Composition chimique des eaux de nappe et évolution d'un matériau ferrallitique en présence du système muscovite-kaolinite-quartz. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **319** (II), 1383-1389.
- Grimaldi, C. ; Grimaldi, M. ; Boulet, R. 1992. Étude d'un système de transformation sur schiste en Guyane française. Approches morphologique, géochimique et hydrodynamique. *Organisation et fonctionnement des altérites et des sols. Séminaire ORSTOM*, Bondy 5-9 fév. 1990. Paris, ORSTOM, p. 81-98.
- Humbel, F.-X. 1978. Caractérisation par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement des sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. *Sci. Sol*, **2**, 83-94
- Lescure, J.-P. ; Boulet, R. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*, **17** (2) 155-164.
- Lucas, Y. 1989. Systèmes pédologiques en Amazonie brésilienne. Équilibre. Déséquilibre et transformations. Thèse, Université Sci. Poitiers. 157 p.
- Mercier, P. ; Chessel, D. ; Dolédec, S. 1992. Complete correspondence analysis of an ecological data table: a central ordination method. *Acta oecologica*, **13** (1) ; 25-44.
- Milési, J. P. ; Egal, E. ; Ledru, P. ; Vernhet, Y. ; Thiéblemont, D. ; Cocherie, A. ; Tegyet, M. ; Martel-Jantin, B. ; Lagny, P. 1995. Les minéralisations du nord de la Guyane française dans leur cadre géologique. *Chronique de la Recherche Minière*, **518**, 5-58.
- Puig, H. ; Prévost, M-F. 1986. Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane. *Mémoires du Muséum National d'Hist. Nat.*, Sér. A, **132**, 149-171.
- Riera, B. 1983. Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise (piste de St-Élie). Thèse de 3^e cycle, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 191 p.
- Roche, M. A. 1990. Hydrologie et érosion de l'écosystème forestier guyanais. Dans : J. M. Sarrailh (dir. publ.), *Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais*. INRA, CTFT, p. 47-64.
- Sabatier, D. ; Grimaldi, M. ; Prévost M-F. ; Guillaume, J. ; Godron, M. ; Dosso, M. ; Curmi, P. (à paraître). The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan forest.
- Sarrailh, J. M. 1992. *Pluies à ECEREX*. Kourou (Guyane française), Centre technique forestier tropical, CIRAD.
- Shultz, J. P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern Suriname. The Vegetation of Suriname. *Verhand. Kon. Ned. Akad. Wetensch.* Amsterdam, **2**, 267 p.
- Sop Fonkoua, D. 1988. Contribution à une étude de mortalité des régénérations naturelles en forêt dense guyanaise. Mémoire ESAT 1, CNEARC, ENGREF, INRA, 45 p.
- Veillon, L. 1990. Sols ferrallitiques et podzols en Guyane septentrionale. Relation entre systèmes de transformations pédologiques et évolution historique d'un milieu tropical humide et forestier. Thèse, Univ. Paris VI, 194 p.

Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux

MICHEL SERVANT, SIMONE SERVANT-VILDARY,
ÉDITEURS SCIENTIFIQUES



IRD

UNESCO

MAB

CRS



Les responsables d'édition adressent leurs sincères remerciements à
Christian Levêque, Samy Mankoto, Bernard Riéra et Léo Rona-Beaulieu.

Ouvrage publié avec le soutien de :

Centre national de la recherche scientifique, Programme Environnement,
vie et sociétés, 3, rue Michel-Ange, F-75016 Paris

UNESCO, 7 place de Fontenoy, F-75007 Paris
Programme sur l'Homme et la Biosphère (MAB)
Projet PNUD ZAI/97/001-ERAIFT

Ministère des affaires étrangères
Comité MAB France

IRD (Institut de recherche pour le développement),
313, rue Lafayette, F-75010 Paris

ISBN 92-3-203753-X
Mise en page : Valérie Herman
Impression : Imprimerie Jouve
Photo de couverture : Lac Tabéré, Adamaoua, Cameroun

© UNESCO 2000