

# La mangrove guyanaise : architecture des jeunes stades et vie avienne

Jean-Paul LESCURE  
Centre ORSTOM, B.P. 165,  
97301 Cayenne, Guyane Française.

## RÉSUMÉ

L'auteur, suivant les travaux d'Oldeman, décrit l'architecture de la mangrove en Guyane française. Il est amené à parler d'abord de la morphogenèse des plantes les plus importantes de cette formation végétale et à en décrire les modèles initiaux. Puis il analyse les différentes formes architecturales qu'il distingue en quelques lieux choisis de cette formation, c'est-à-dire les différentes manières dont ces plantes s'organisent dans l'espace les unes par rapport aux autres. L'auteur interprète ces analyses dans un sens sylvigénétique, puis il décrit rapidement la manière dont la population avienne utilise les différentes architectures végétales décrites.

MOTS-CLÉS : Végétation — Morphogenèse — Arbres — Oiseaux — Mangrove — Guyane française.

## ABSTRACT

Following the work of Oldeman, the author describes the architecture of the mangrove forest in French Guiana. He first discusses the morphogenesis of the most important plants in this formation and describes their architectural models. Then he analyses the architectural types which he distinguishes in this formation, i.e., the different ways in which the plants are spatially organised in relation to one another, in various selected sites. The author explains these analyses sylvigenetically. He finely gives a short description of the way in which the avian population uses the different types of plant architecture described.

KEY WORDS : Vegetation — Morphogenesis — Trees — Birds — Mangrove — French Guiana.

Un survol aérien de la côte entre Cayenne et l'estuaire du Maroni montre que la mangrove occupe presque entièrement la zone littorale, sous la forme d'une bande dont la largeur varie de quelques mètres au niveau de la Savane Sarcelle, à une douzaine de km dans la région de Sinnamary. Cette région littorale est soumise à un climat dont Aubreville (1961) reconnaît l'originalité,

en parlant du sous-climat guyanais, faisant partie du climat général amazonien, et caractérisé par une température moyenne de 26 °C et une pluviosité comprise entre 1,8 et 3 m par an, répartie inégalement au cours de l'année et laissant apparaître deux maxima, l'un relatif en décembre-janvier, l'autre absolu en mai-juin, et un mois éco-sec, novembre.

Cette mangrove est installée sur des sols d'apport marin dont le niveau varie de 0 à 2 m et qui sont sujets à des alternances d'envasement et de dévasement rendant fluctuant le contour de la mangrove. Ces sols, « sans consistance sinon pas du tout » d'après Marius (1969), sont le domaine d'une grande activité biologique provoquée par les crabes, et contiennent souvent des pyrites. Ils ont une « texture très fine, essentiellement argileuse, avec un taux d'argile constant dans le profil (60 %, 70 %) ; le complexe absorbant est essentiellement saturé par le sodium et le magnésium » (Marius 1969).

Toutes les notions sur lesquelles s'appuient cette étude ont été empruntées à Hallé & Oldeman (1970) et à Oldeman (1974 a et b), auxquels nous renvoyons pour les définitions des termes et concepts qui leur sont dus. Au cours de cette étude, nous utiliserons à deux niveaux le concept d'architecture végétale, le premier intéressant la manière dont un individu réalise sa morphogénèse le deuxième concernant l'organisation dans l'espace d'un ensemble d'individus.

Ayant axé notre étude sur les jeunes stades de la mangrove, nous ne parlerons pas de l'architecture du *Rhizophora* sp. ni de celle de la végétation ripicole à *Rhizophora* sp. du fait que l'on ne rencontre cette espèce que dans des formations assez éloignées de la mer.

Nous étudierons d'abord l'architecture des espèces qui vivent dans les jeunes mangroves puis l'architecture de la végétation que l'on observe au niveau des lisières

maritimes et ripicoles ainsi qu'en quelques points de la forêt de Palutéviers. Puis, nous essaierons de dégager des idées concernant la dynamique de cette forêt, d'une part, et les relations qu'entretient avec elle la population avienne que l'on y rencontre.

## 1. ARCHITECTURE DES PRINCIPALES PLANTES VASCULAIRES DES STADES JEUNES DE LA MANGROVE

*Laguncularia racemosa* Gaertn. (*Combretaceae*) fig. 1.1.  
(Palétuvier gris)

L'axe primaire vertical d'un jeune individu présente des entrenœuds d'environ 10 cm de long, sensiblement égaux les uns aux autres. Les feuilles de cet axe sont opposées non décussées, la paire de feuilles d'ordre  $n + 6$  se trouvant dans le même plan que la paire de feuilles d'ordre  $n$ . La phase monocaule, très courte, correspond à l'édification de 7 ou 8 entrenœuds.

Aux aisselles des feuilles se trouvent des axes secondaires inclinés à environ  $60^\circ$  par rapport à l'axe primaire, opposés et de force inégale au niveau d'un même nœud. D'autre part, la ramification du tronc paraît légèrement rythmique; on observe en effet sur le tronc des séries de trois à cinq nœuds dont sont issus des axes secondaires relativement faibles, séries séparées l'une de l'autre par un nœud portant des axes secondaires plus forts.

Malgré une orientation parfois presque horizontale, ces axes secondaires ne présentent pas de différenciation plagiotrope, leurs feuilles n'étant pas disposées dans un plan horizontal.

Des axes tertiaires, se terminant parfois en inflorescence, portent des axes d'ordre 4 qui peuvent être uniquement inflorescentiels ou qui, portant à leur base une paire de feuilles, peuvent former un complexe inflorescentiel et végétatif.

Le modèle architectural ainsi réalisé par *Laguncularia racemosa* peut être assimilé, compte tenu de la ramification discrètement rythmique que présente le tronc, à un intermédiaire entre les modèles d'Attims et de Rauh décrits par Hallé et Oldeman (1970). Il faut noter que d'après Tomlinson (F. Hallé, *comm. pers.*) cet intermédiaire entre modèles d'Attims et de Rauh semble être la forme la plus fréquente rencontrée dans les mangroves du monde entier.

Les arbres de cette espèce peuvent réitérer leur modèle très précocement, alors que l'individu n'a pas encore atteint un mètre de haut. Ces axes réitérés sont souvent horizontaux et confèrent à la plante un

grand pouvoir de couverture du sol. Quant à la floraison, elle est, elle aussi, précoce observable chez des individus de 80 cm ou 1 m de haut. Cette précocité sexuelle semble aller de paire avec la précocité de réitération (fig. 1.1.c.).

*Avicenna nitida* Jacq. (*Verbenaceae*), fig. 1.2. (Palétuvier blanc)

L'axe vertical d'un jeune individu porte des feuilles opposées décussées séparées par des entrenœuds d'environ 10 cm de long, à peu près égaux entre eux tout le long de l'axe. La phase monocaule correspond à l'édification de 7 ou 8 entrenœuds.

Les axes secondaires, inclinés à moins de  $45^\circ$ , sont opposés décussés, égaux l'un à l'autre au niveau d'un même nœud, et ne présentent pas suffisamment de différence entre eux d'un nœud à l'autre pour que l'on puisse parler de ramification rythmique. La ramification est ici diffuse.

Les axes tertiaires présentent une sexualité apicale et latérale. La floraison peut s'observer chez des individus de 2 à 3 m de haut.

Les feuilles des axes secondaires et des axes tertiaires ont tendance à se placer dans un plan horizontal par torsion des pétioles. On note aussi pour ces mêmes feuilles une légère anisophyllie hypotone. Les axes latéraux présentent donc ici une légère différenciation plagiotrope. Le modèle initial d'*Avicenna nitida* serait donc intermédiaire entre le modèle d'Attims et celui de Rauh. décrits par Hallé et Oldeman (1970).

Des réitérations peuvent apparaître chez des jeunes individus d'environ 2,5 ou 3 m de haut. Ces réitérations précoces sont toujours subapicales, liées à la mort de l'apex; elle se redressent très rapidement et croissent verticalement (fig. 1.2.c.).

Notons encore qu'un axe primaire d'*Avicenna nitida*, contrairement à *Laguncularia racemosa*, ne « supporte » pas d'être incliné. Tout axe primaire incliné accidentellement réitère aussitôt une série d'axes parfaitement verticaux.

*Spartina brasiliensis* Raddi (*Poaceae*) (fig. 1.3.)

*Spartina brasiliensis* apparaît comme un ensemble de complexes ramifiés; chacun de ces complexes se compose d'un axe principal (nous n'emploierons pas ici le terme d'axe primaire que seul un stade de jeunesse de la plante pourrait nous révéler) portant des feuilles alternes et présentant une partie souterraine horizontale, où la longueur des feuilles n'excède pas celle d'un entrenœud, et une partie aérienne verticale, formée de sept ou huit entrenœuds, à feuilles beaucoup plus

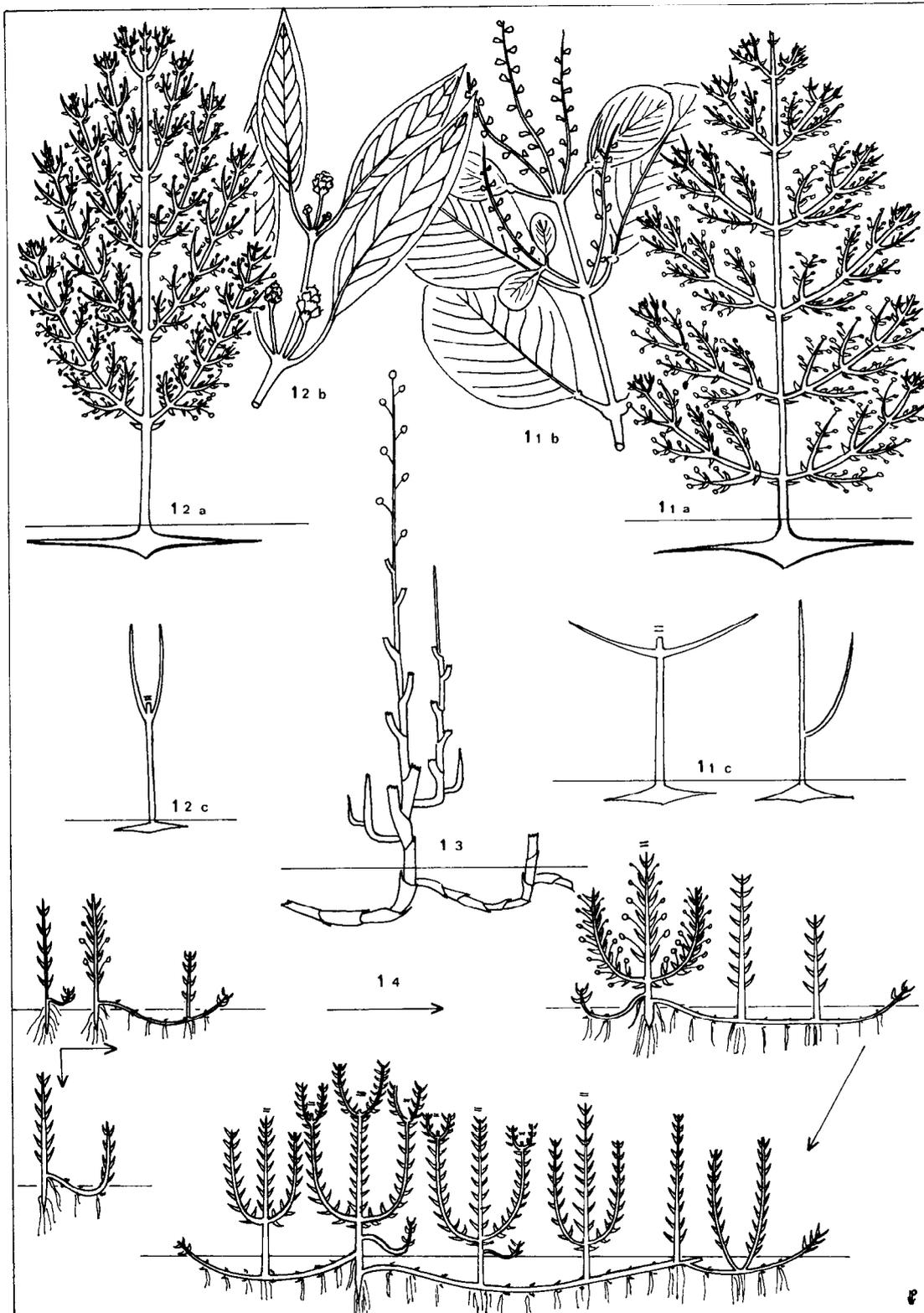


Fig. 1-1 : *Laguncularia racemosa* Gaertn. a : modèle initial; b : rameaux et inflorescences; c : réitérations.  
 1-2 : *Avicennia nitida* Jacq. a : modèle initial; b : rameaux et inflorescences; c : réitérations.  
 1-3 : *Spartina brasiliensis* Raddi : architecture.  
 1-4 : *Crenea maritima* Aubl. : morphogenèse.

longues et se terminant par une longue inflorescence apicale.

Cet axe principal donne naissance à deux types d'axes latéraux :

— Un axe latéral apparaît au niveau où l'axe principal se redresse. Cet axe latéral, d'abord souterrain, se redresse à son tour et s'avère être, en fait, l'axe principal d'un autre complexe ramifié. Cet axe prend toujours naissance au même niveau de la courbure de l'axe principal précédent.

— Au niveau de chacun des deux ou trois nœuds situés au-dessus du point de redressement de l'axe principal, des petits axes latéraux se développent. Ils se composent chacun de six ou sept entrenœuds et semblent toujours rester végétatifs; chacun de ces axes latéraux stériles peut porter au niveau de son premier nœud un petit axe latéral d'ordre supérieur, constitué de deux ou trois entrenœuds et restant lui-même stérile.

On trouve des racines sur l'axe principal depuis son premier nœud jusqu'au plus jeune nœud présentant une ramification.

On peut alors se demander si le modèle initial de *Spartina brasiliensis* consiste en la réalisation d'un seul de ces complexes ramifiés, ce qui impliquerait que les autres en soient des réitérations, ou s'il n'est pas représenté par la totalité des complexes ramifiés liés les uns aux autres, auquel cas, chaque complexe représente une séquence de ramification. Il nous semble que l'apparition, en un site précis et dans une séquence temporelle précise, donc prévisible, d'un nouvel axe principal s'accorde plus à l'idée de ramification séquentielle qu'à celle de réitération. On peut penser d'ailleurs que le processus de réitération, observé et défini (Oldeman, 1974) chez les Dicotylédones, est vraisemblablement lié dans ce groupe à l'activité cambiale, donc à une structure anatomique propre aux dicotylédones, et qu'il n'est pas certain que l'on puisse appliquer, sans plus, cette notion au monocotylédones du fait de leur structure anatomique différente.

Si on considère le devenir de chaque axe principal on remarque que la définition de l'article, par Hallé et Oldeman (1970) peut leur être appliquée du fait que chaque « méristème édificateur parcourt la totalité de la séquence de différenciation propre à l'espèce considérée, depuis son origine jusqu'à la sexualité ». Du fait de la disposition de ces articles les uns par rapport aux autres, *Spartina brasiliensis* réalise un modèle de Tomlinson qui se trouve ici compliqué par la présence d'éléments annexes purement végétatifs, éléments dont l'apparition est peut-être liée au caractère fluctuant du niveau du substrat vaseux de la

plante. On connaît d'autres exemples de processus morphogénétiques liés aux changements de niveau du substrat, intervenant notamment au niveau de pneumatophores (Oldeman, 1971).

*Crenea maritima* Aubl. (Lythraceae) fig. 1. 4.

La partie aérienne d'une jeune pousse de *Crenea maritima* se présente sous la forme d'un axe orthotrope (AI) à entrenœuds variant de deux à trois centimètres, à feuilles opposées, qui peut atteindre une hauteur de 50 cm maximum. Cet axe présente alors une sexualité axillaire qui s'exprime sous la forme de deux ou trois fleurs. La maturation des fleurs commence par le bas, ce qui confère à la plante un petites fleurs isolées ou groupées en inflorescences caractère basitone. Nous n'avons jamais observé de fleur à l'apex de l'axe : la sexualité est donc latérale.

Cet apex, pour des causes qui nous échappent, dégénère en général assez vite, lorsque la plante atteint une trentaine de centimètres de haut, ce qui coïncide avec l'apparition de deux axes latéraux, opposés, issus des bourgeons situés sur l'un des nœuds les plus bas de l'axe principal. Ces axes latéraux (AII) se redressent rapidement, confirmant ainsi leur caractère orthotrope et présentent eux aussi une sexualité latérale. Il arrive que ces deux axes ne soient pas de force équivalente.

Les apex de ces axes II dégénèrent à leur tour. Cette dégénérescence coïncide d'une part avec l'apparition d'axes III opposés, sexués, issus du dernier nœud des AII et d'une paire d'axes II opposés, sexués, issus du dernier nœud de l'axe I d'autre part; quelques petits axes latéraux peuvent apparaître par la suite dans la partie supérieure de l'axe principal. Ce système d'axes représente le terme ultime de la morphogénèse de l'appareil caulinaire aérien. Tous ces axes latéraux présentent une sexualité latérale.

Corrélativement, se poursuit une morphogénèse souterraine de l'appareil caulinaire, qui n'est limitée ni dans le temps, ni dans l'espace.

Sur le jeune axe primaire orthotrope prend naissance, dans la zone du collet, un axe latéral qui s'allonge en rampant. Cet axe porte des petites feuilles opposées, décussées, la longueur des entrenœuds étant de 5 à 6 cm. A chacun des nœuds apparaissent des petites racines. Lorsqu'il a atteint une quinzaine de centimètres de long, cet axe se redresse et donne un axe aérien qui se développe selon la morphogénèse décrite ci-dessus. Au niveau du redressement de l'axe, on observe une augmentation de son diamètre.

Plus fréquemment encore, cet axe latéral ne fait que s'allonger en s'enterrant et en ne gardant qu'une

partie terminale aérienne et feuillée, composée de deux ou trois entrenœuds. Dans ce cas, lorsqu'il atteint une quinzaine de centimètres de long, il commence à émettre latéralement des axes d'ordre supérieur, orthotropes, dressés et aériens qui se développent suivant la morphogenèse décrite plus haut. Lorsque cette ramification s'opère à partir d'un nœud où les deux bourgeons sont opposés dans le plan vertical, seul le bourgeon supérieur donne un axe aérien, si les deux bourgeons se trouvent dans le plan horizontal, ils peuvent donner chacun un axe aérien, ce dernier cas n'étant pas le plus fréquent.

Parfois, l'apex du stolon dégénère et la croissance de l'axe rampant est alors assurée par le bourgeon opposé à celui qui a donné le dernier axe aérien.

Enfin, on observe fréquemment que d'un axe aérien partent plusieurs stolons (de 1 à 4) situés à des niveaux différents et non opposés. Dans ce cas, les plus âgés sont les plus bas; tout se passe comme si la plante réagissait à des niveaux croissants d'invasion en émettant des nouveaux stolons.

Il est impossible de faire entrer l'architecture de *Crenea maritima* dans l'une des catégories définies par Hallé et Oldeman (1970), ce qui ne surprend pas, du fait de son caractère herbacé. Nous pouvons néanmoins tenter d'en résumer et d'en ordonner les caractéristiques.

La morphogenèse de cette plante aboutit à la réalisation de deux systèmes d'axes :

— Un système aérien d'axes orthotropes, à sexualité latérale mais à croissance définie du fait d'une dégénérescence systématique des apex.

— Un système souterrain d'axes orthotropes, essentiellement horizontaux mais présentant une partie apicale capable de donner naissance à un système aérien; la partie rampante ne présente pas de caractères sexuels mais porte des racines. Ces axes, tant qu'ils restent rampants, conservent une croissance illimitée. Le fait que ces axes se ramifient préférentiellement à partir des bourgeons supérieurs des paires situées dans le plan vertical, permet de penser qu'ils tendent à la plagiotropie.

Les systèmes d'axes aériens ne peuvent pas être assimilés à des articles au sens de Hallé et Oldeman (1970), du fait qu'ils ne procèdent pas de l'activité d'un seul méristème. Néanmoins, le caractère constant de leur forme donc de leur morphogenèse, nous pousse à les définir comme étant des systèmes d'axes répétitifs. L'architecture de *Crenea maritima* pourrait alors se définir comme étant constituée de systèmes répétés d'axes orthotropes, reliés les uns aux autres par des axes à croissance indéfinie, horizontaux et tendant à la plagiotropie.

## 2. ARCHITECTURE DE LA MANGROVE A SINNAMARY

### LA VÉGÉTATION LITTORALE DE LA MANGROVE

Le long du littoral occupé par la mangrove, on distingue deux types de structures qui caractérisent l'un la mangrove attaquée par la mer et l'autre la mangrove en voie d'expansion. L'existence de ces deux aspects est liée à la présence d'un courant marin orienté Sud-Est - Nord-Ouest, dont la vitesse peut atteindre quatre nœuds et qui a pour effet de modeler continuellement le littoral. Il l'attaque par endroits, causant alors une régression très rapide, observable d'année en année, pour contribuer en d'autres lieux à une sédimentation non moins rapide qui forme ce que Rossignol (1972) appelle des « mud flats » — terme que l'on pourrait traduire en français par « bancs de vases molles » — sur lesquels la mangrove va s'étendre. De place en place, des bancs semblables se découvrent aux basses mers, la marée ayant ici un rythme bijournalier et un marnage n'excédant pas trois mètres. Ces bancs de vase sont surtout très développés sur les pointes Est des embouchures des grandes rivières (Sinnamary - Iracoubo - Organabo) où ils s'étendent vers le Nord-Ouest. Les lieux d'envasement et de dévasement de la côte changent fréquemment de place, ce qui entraîne une transformation continue du littoral. Selon Boyé (1962) on observerait un cycle undécennal d'avance et de recul du rivage; pour Rossignol (1972) il ne s'agirait pas vraiment d'un cycle, mais de phases alternées d'avance et de recul de la terre dont le bilan total se solderait par un gain de la terre sur la mer.

Toujours est-il que le front littoral de la mangrove se présente sous une forme résultant soit d'une régression soit d'une expansion des bancs de vase.

#### La forme de régression

Vue de la mer, la mangrove se présente alors comme un mur constitué d'*Avicennia nitida* Jacq. pouvant atteindre vingt mètres de haut et bordé à son pied de nombreux troncs blanchis de palétuviers morts. A marée basse, la mer ne découvre pas de banc de vase devant ce mur, mais elle laisse apparaître soit une petite falaise plus ou moins verticale qui témoigne de la forte érosion, soit un banc de vase étroit, en pente assez prononcée et fortement ravinée.

#### La forme intermédiaire

Parfois, devant cette mangrove attaquée, existe un petit banc de vase molle en formation qui est colonisé

par quelques jeunes pieds de *Laguncularia racemosa* Gaertn.

#### La forme d'expansion

La mangrove est alors précédée par un banc de vase molle s'étendant loin au large et au-dessus duquel on ne peut passer que pendant deux ou trois heures à marée haute. Nous distinguons deux formes d'expansion :

#### La forme d'expansion à *Laguncularia racemosa* Gaertn. fig. 2. 1.

On peut l'observer de la rive droite de l'embouchure de la Sinnamary jusqu'au delà de la Crique Jean (crique désigne en guyanais une petite rivière). Les parties les plus hautes du banc de vase molle qui ne sont recouvertes que de quelques décimètres d'eau à marée haute, sont colonisées par des petits groupes de *Laguncularia racemosa* Gaertn. qui forment des petits îlots végétaux. A mesure que l'on se rapproche de la terre, ces îlots se resserrent et finissent par former une population dense de ces Palétuviers gris ne dépassant pas un mètre cinquante de haut. Sous le couvert de ce jeune peuplement, on distingue quelques pieds d'*Avicennia nitida* Jacq. Large d'une centaine de mètres, cette population s'élève progressivement pour culminer aux environs de cinq mètres et rester stable sur une certaine distance au-delà de laquelle apparaît un front de *Laguncularia* en partie défeuillés que domine de quelques décimètres l'ensemble de la population serrée et pure d'*Avicennia nitida* Jacq., haute d'environ sept mètres. La mangrove à Palétuviers blancs commence alors.

#### La forme d'expansion à *Spartina brasiliensis* Raddi fig. 2. 2.

A l'est de l'embouchure de l'Iracoubo, l'espèce pionnière est cette *Poaceae* : *Spartina brasiliensis* Raddi.

Des clones de Spartine forment sur le banc de vase molle des îlots qui deviennent de plus en plus nom-

breux à mesure que l'on se rapproche de la terre et finissent par se rejoindre pour former un tapis graminéen presque continu, parsemé de quelques surfaces d'eau libre. De plus, on constate que si les îlots les plus avancés sont purement graminéens, ils s'enrichissent, en direction de la terre de pieds de *Laguncularia racemosa* Gaertn. dont la densité va croissante, aboutissant à la formation d'une population dense, en dessous de laquelle le tapis de *Spartina brasiliensis* Raddi se raréfie de plus en plus. A partir de cet endroit, on rencontre jusqu'à la mangrove à Palétuviers blancs la même série de végétation qu'à l'Est de l'embouchure de la Sinnamary.

#### La végétation ripicole de la mangrove

Sur la Sinnamary, on peut distinguer différentes sortes de végétation ripicole qui se succèdent d'aval en amont.

#### La végétation ripicole à *Crenea maritima* Aubl. fig. 2. 3.

A l'embouchure du fleuve, juste en amont de la formation littoral à *Laguncularia* et sur quelques centaines de mètres le long du fleuve, on rencontre différentes populations qui se succèdent sur une ligne perpendiculaire à la rivière en partant de celle-ci. La première est une population pure et dense, le *Crenea maritima* Aubl., haute d'une cinquantaine de centimètres et qui s'étend sur deux à trois mètres de large; dans sa partie la plus éloignée de la rivière, cette population abrite de nombreux pieds de *Laguncularia* et d'*Avicennia*.

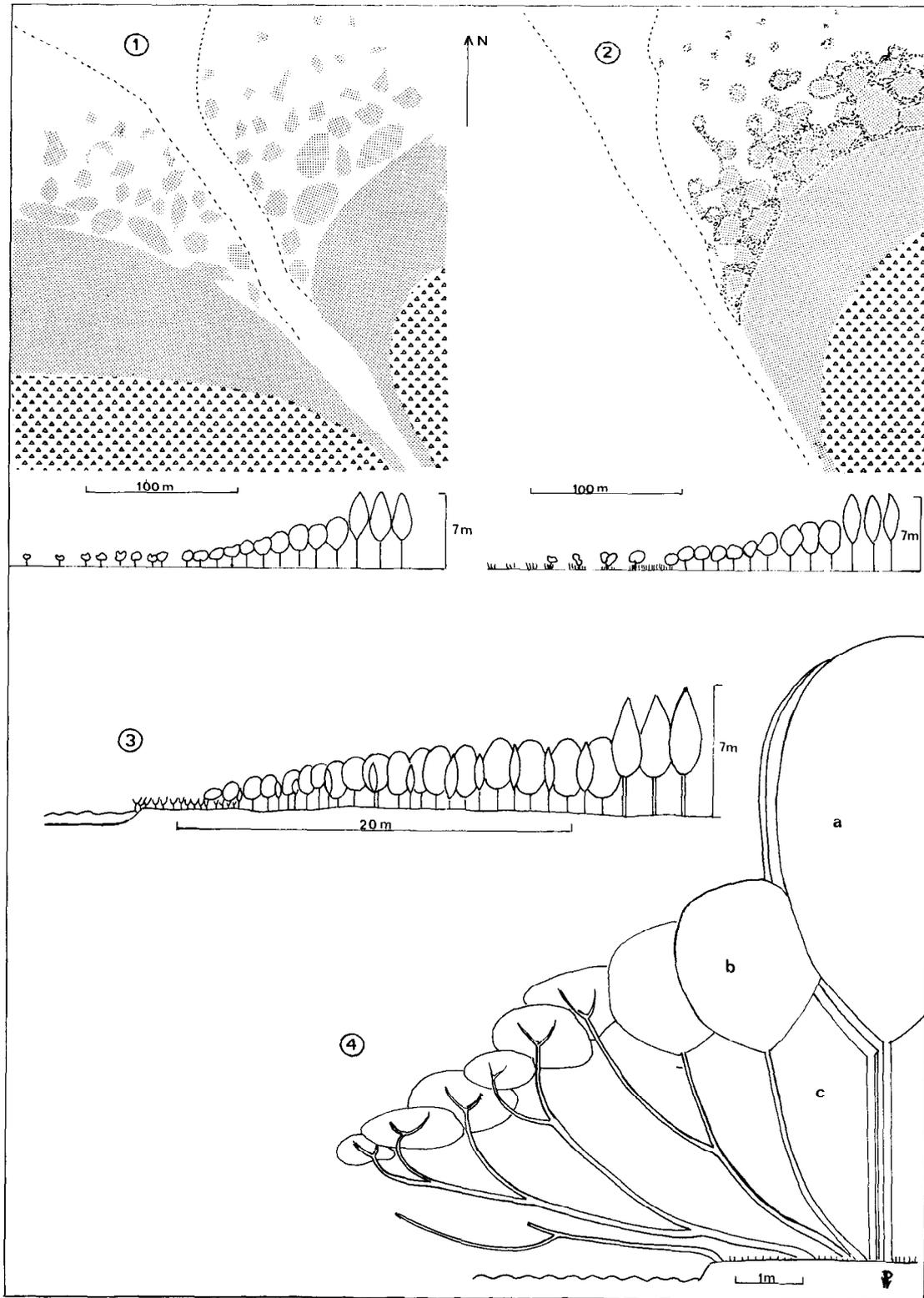
Au-delà de ces deux ou trois mètres, une population de *Laguncularia* remplace celle de *Crenea* qui ne subsiste sous ce couvert que sur une faible distance. Les *Laguncularia* s'étendent sur une dizaine de mètres et leur taille croît à mesure que l'on s'éloigne de la rivière, pour se stabiliser aux environs de quatre mètres de haut et former une sorte de palier. Comme dans la végétation littorale, cette population de Palé-

Fig. 2-1. — Zone pionnière à *Laguncularia racemosa*. Plan et coupe; en pointillés réguliers : *Laguncularia racemosa*, en triangles : *Avicennia nitida*, en blanc : banc de vase submergé à marée haute, entre les lignes pointillées : chenal.

2-2. — Zone pionnière à *Spartina brasiliensis*. Plan et coupe; convention comme en 2-1, en pointillés irréguliers : *Spartina brasiliensis*.

2-3 — Formation ripicole à *Crenea maritima*. A partir du fleuve on distingue la zone à *Crenea maritima*, la zone à *Laguncularia racemosa* mêlés d'*Avicennia nitida*, puis la zone à *Avicennia nitida*.

2-4. — Formation ripicole à *Laguncularia racemosa*. a : forêt d'*Avicennia*; b : formation ripicole de *Laguncularia* réitérés en éventail; c : couloir défeuillé entre A et B.



tuviers gris abrite de jeunes pieds de Palétuviers blancs. Derrière ce palier, s'établit brusquement la population pure d'*Avicennia nitida* Jacq.

*La végétation ripicole à Languncularia racemosa* Gaertn. fig. 2. 4.

Un peu plus en amont et sur une distance de trois kilomètres environ le long de la rivière, la population ripicole est constituée uniquement par une frange de *Languncularia racemosa* Gaertn. qui adopte un comportement en « éventail » semblable à celui décrit, pour d'autres espèces et en d'autres lieux riverains, par Oldeman (1972). Ce comportement aboutit par le jeu de nombreuses réitérations à la formation d'un « front » ripicole convexe, dans le plan vertical, et nettement stratifié, qui ménage entre lui et la population d'*Avicennia nitida* Jacq., située immédiatement derrière, une sorte de couloir barré transversalement par quelques axes défeuillés.

Il semble que ces réitérations prennent toutes naissance sur la face inférieure des axes couchés ou inclinés au niveau où ils se redressent. Chaque réitération se redresse à son tour, pouvant elle-même présenter au niveau de son inflexion une autre réitération.

*Forme à Rhizophora sp.*

Plus en amont encore, le front ripicole s'enrichit en *Rhizophora* sp., ces derniers devenant de plus en plus denses pour rester les seuls arbres présents sur les bords de la rivière, jusqu'à parfois quinze à vingt kilomètres de la côte. Soulignons qu'en Guyane, ces *Rhizophora* n'apparaissent que dans cette situation ripicole.

#### LA FORÊT D'AVICENNIA NITIDA JACQ.

La méthode de travail utilisée est une adaptation à la mangrove de celle décrite par Oldeman (1974 a). Le fait que l'on n'y distingue pas des ensembles structuraux (Oldeman 1974 a) ne pouvant être négligé, nous avons pensé que, contrairement à Oldeman (1974 a) qui éliminait en forêt guyanaise tout individu inférieur à dix mètres, il nous fallait tenir compte de tous les individus présents sur les parcelles à l'exclusion des plantules, ce qui était d'ailleurs facilité par la faible occupation de l'espace dans le sous-bois. D'autre part, en accord avec la méthode préconisée par Oldeman, nos parcelles avaient au moins un côté égal à la hauteur des plus grands arbres qui s'y trouvaient.

Nous avons étudié quatre parcelles choisies en ce sens qu'elles nous semblaient refléter chacune un

stade différent de l'évolution de cette forêt de Palétuviers blancs.

*Parcelle 1* (fig. 3).

Longue de 12 mètres et large de 6 mètres, elle est située à la lisière de la seule aire de nidification des Ibis rouges en Guyane française, à l'Est de l'embouchure de la Sinnamary, à quelques trois cents mètres du littoral, où la végétation est attaquée par la mer depuis peu de temps. Les arbres encore assez petits ne dépassent pas sept mètres.

La population d'*Avicennia nitida* Jacq. est pure si l'on excepte un jeune plant de *Rizophora* sp., et se compose de 42 individus.

L'ensemble du passé est représenté par sept individus petits.

L'ensemble du présent qui, du fait de sa monospécificité ne comporte qu'un seul ensemble structural, est constitué par la grande majorité des individus de la parcelle qui présentent de nombreuses réitérations, même quand ils sont très petits.

L'ensemble des individus exempts de réitérations, considéré comme l'ensemble d'avenir, est représenté par cinq individus qui, loin de se cantonner sous l'ensemble du présent, se répartissent sur toute la hauteur de la population, le plus grand d'entre eux étant l'un des plus grands arbres de la parcelle.

On pourrait se demander s'il n'existe pas une bi-régulation de cette architecture à la suite de l'intervention des oiseaux. Bien que les arbres de cette parcelle portent un peu moins de feuilles que les individus du même âge en dehors de l'aire de nidification, leur architecture est à ce point semblable, qu'il ne nous a pas paru utile d'étudier une parcelle témoin du même âge en dehors de l'aire de nidification. Au voisinage de cette aire, les individus les plus petits sont eux aussi réitérés, ce qui conduit à penser que ce n'est pas l'apport de lumière entraînée par la défoliation due à la présence des oiseaux qui est responsable de cette réitération précoce.

*Parcelle 2* (fig. 4).

Elle est située sur la rive droite de la Sinnamary, à environ 400 mètres de l'embouchure et à 100 mètres du fleuve, et mesure 17 m sur 5 m. La population y est toujours monospécifique et atteint 17 mètres de hauteur. On y rencontre 30 individus dont trois représentent l'ensemble du passé, 7, pourvus de nombreuses réitérations, l'ensemble du présent. Les individus d'avenir sont ici moins hauts que les plus grands individus du présent, ces derniers s'étalant sur toute la dimension verticale.



Fig. 3. — Parcelle n° 1. En traits pleins, les arbres du présent; en pointillé, les arbres l'avenir; en noir, les arbres du passé; en hachure, les nids d'Ibis. Les croix sur le plan indiquent les individus du passé.

Parcelle 3 (fig. 5).

Elle est située près de la rive droite de la Sinnamary, à environ 1 km de l'embouchure et à 100 mètres du fleuve, et mesure 17 m sur 5 m. La population est toujours monospécifique, à l'exception de quelques jeunes pousses d'une liane: *Rhabdadenia biflora* (Jacq.) Müll. (*Apocynaceae*) et d'un petit pied de *Rhizophora* sp.

Sur les 24 palétuviers blancs présents sur la parcelle et dont certains s'élèvent jusqu'à vingt mètres de hauteur, six représentent l'ensemble du passé et cinq autres, réitérés, l'ensemble du présent qui, là encore, se disperse dans toute l'échelle verticale. Treize individus ne présentant pas de réitérations bien nettes sont considérés comme un ensemble d'avenir qui possède ici de nombreux éléments parmi les arbres les plus

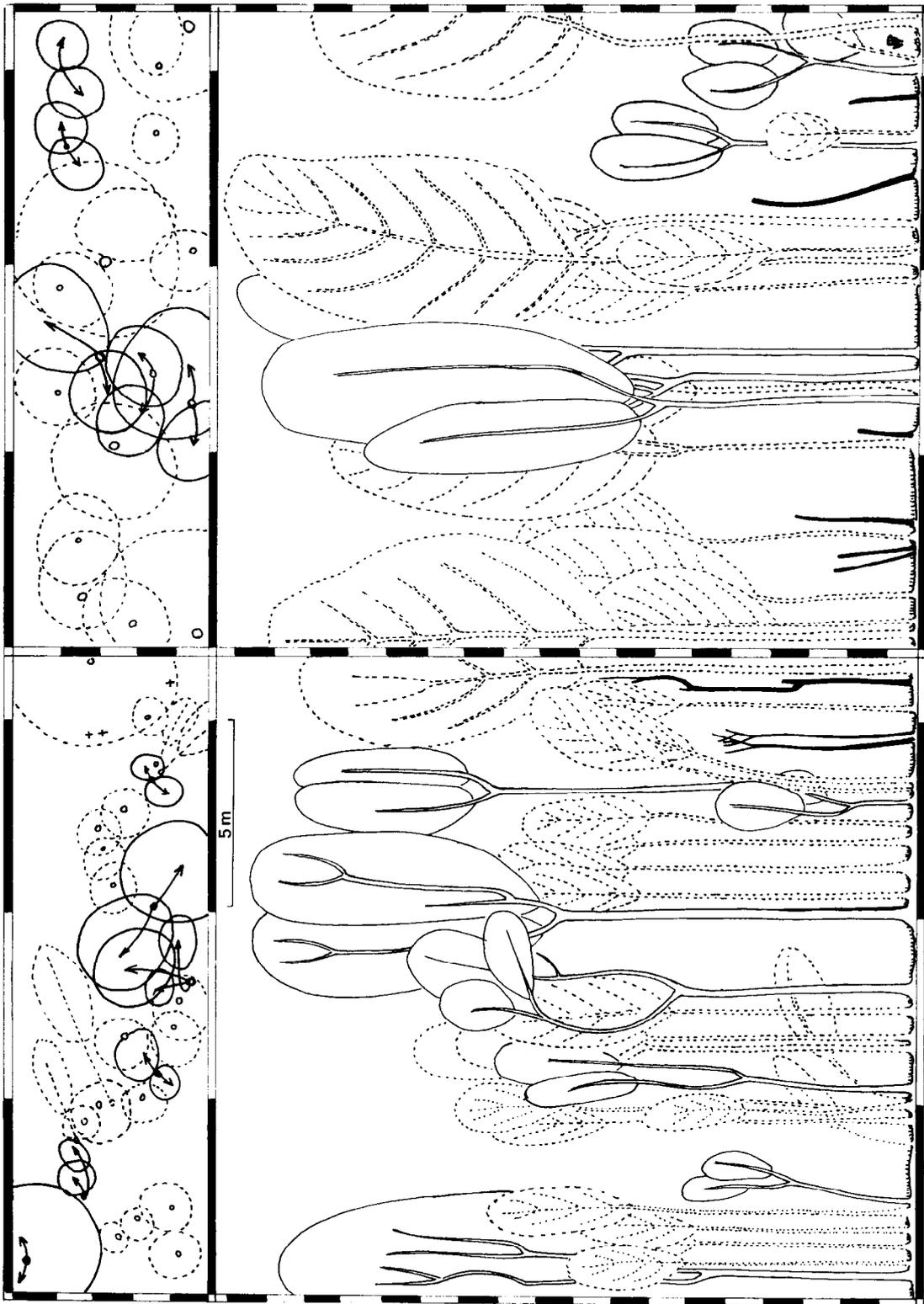


Fig. 4 (à gauche). — Parcelle n° 2. En traits pleins, les arbres du présent; en pointillé, les arbres d'avenir; en noir, les arbres du passé; en hachure, les nids d'Ibis. Les croix sur le plan indiquent les individus du passé

Fig. 5 (à droite). — Parcelle n° 3. Mêmes conventions que pour la fig. 4.

grands, trois d'entre eux dépassant quinze mètres, et quatre autres dix mètres.

Parcelle 4 (fig. 6).

Elle est située sur la rive droite de la Sinnamary, à environ trois kilomètres de son embouchure et à 100 mètres du fleuve et mesure 20 m sur 18 m. La population d'*Avicennia nitida* Jacq. y atteint 25 m de haut et l'on constate en sous-bois la présence de quelques jeunes pieds de *Rhizophora* sp. ainsi que de nombreux jeunes pieds de la liane *Rhabdadenia biflora* (Jacq.) Müll.

Comportant trente cinq individus, la population arborescente de la parcelle est ici beaucoup plus clairsemée que dans les autres sites étudiés. De nombreux individus sont morts sur pieds et d'autres, dont on ne trouve plus que quelques traces à terre, ont dû déjà tomber. Le sous-bois par contre est plus dense, formé essentiellement par un tapis de plantules de Palétuviers blancs, de Palétuviers gris et surtout de *Rhabdadenia biflora* (Jacq.) Müll. ainsi que de trois pieds de *Rhizophora* sp. dont un dépasse deux mètres de haut.

La population arborescente est donc fortement marquée par l'ensemble du passé qui, avec quinze individus représente 40 % de l'ensemble de la population. Neuf individus réitérés qui s'étalent sur toute la dimension verticale sont considérés comme l'ensemble du présent; onze individus dont six figurent parmi les plus grands arbres de la parcelle, ne présentant pas de réitérations, sont considérés comme arbre d'avenir.

HYPOTHÈSES SUR LA GÉNÈSE DE LA MANGROVE

L'analyse des observations présentées ci-dessus nous permet de dégager quelques idées concernant la dynamique floristique et architecturale de la mangrove.

Dans les zones les plus jeunes de la mangrove situées en front de mer ou dans les parties les plus avales des rivières, sur des bancs de vase molle dans les deux cas, c'est à *Laguncularia racemosa* Gaertn. que revient le rôle de colonisateur, la présence des *Spartines* n'étant pas constante.

Sous le couvert très dense de la population de Palétuviers gris, dû à l'édification rapide de complexes réitérés, se développent de nombreuses plantules de Palétuviers blancs qui réalisent leur modèle initial. Puis la population de Palétuviers gris est brusquement remplacée par la population de Palétuviers blancs. Il nous semble fort probable que des phénomènes de biorégulation, faisant intervenir des facteurs édaphiques,



Fig. 6. — Parcelle n° 4. En traits pleins, les arbres du présent; en pointillé, les arbres d'avenir; en noir, les arbres du passé; en hachure, les nids d'Ibis.

jouent un rôle dans cette succession. On peut en effet, penser que les *Laguncularia racemosa* Gaertn., qui n'atteignent pas ici leur taille maximale, peuvent s'établir sur les sols ne répondant pas aux exigences des *Avicennia nitida* Jacq., et que la population qu'ils forment aurait une action telle sur ces sols qu'ils lui deviendraient défavorables tout en avantageant la population des *Avicennia nitida* Jacq. De plus, protégés d'une trop forte lumière pendant la réalisation de leur modèle initial, les Palétuviers blancs débarrassés des Palétuviers gris se trouveraient aptes à rentrer dans une phase d'expansion maximum.

La population de Palétuviers gris avancerait vers la mer au rythme des dépôts de vase molle, suivie dans ce mouvement par la population de Palétuviers blancs dont la distance à la mer resterait constante, fonction de la distance nécessaire à la réalisation des changements édaphiques.

La faible quantité de plantules et l'absence totale de jeunes pieds vigoureux que l'on trouve dans la

forêt monospécifique à *Avicennia* conduit à penser que les individus qui la constituent sont tous contemporains et que leur germination s'est effectuée sous le couvert de la population de *Laguncularia racemosa* Gaertn.

Cette population d'*Avicennia nitida* Jacq. va croître en conservant son caractère monospécifique sauf dans les stades assez âgés où se développent quelques lianes *Rhabdadenia biflora* (Jacq.) Müll. ainsi que quelques petits pieds de *Rhizophora* sp. et de *Laguncularia racemosa* Gaertn., jeunes plantes qui ne semblent pas devoir atteindre un niveau d'expansion tel qu'elles puissent jouer un rôle important dans la structure de la forêt.

En ce qui concerne les arbres non réitérés correspondant à la définition des arbres d'avenir, on peut ici en distinguer deux sortes : ceux qui se trouvent sous la voûte et ceux qui se trouvent dans la voûte. Les premiers pourraient être considérés comme des arbres d'avenir à part entière, bien que contemporains du reste de la population, du fait qu'ils conservent un certain potentiel d'expansion. Les seconds par contre ne cessent d'intriguer par leur présence dans la voûte et leur aspect non réitéré qui provient peut-être du fait qu'ils ont effectué leur morphogenèse dans des « chemins écologiques ». L'observation assez fréquente sur des troncs d'arbres assez jeunes, hauts d'environ dix mètres, de restes d'axes réitérés, morts, formant sur le tronc des excroissances qui sont peu à peu masquées par la croissance cambiale, permet de former l'hypothèse que ces grands arbres représentent en fait des individus ayant déjà réitéré; la perte par élagage de leurs complexes réitérés, masquée par la croissance cambiale, leur confère un aspect d'individu d'avenir. On peut aussi douter de nos connaissances quant à la capacité de réitération de cette espèce et penser qu'il s'agit d'une espèce à réitération facultative, un peu analogue aux nomades biologiques comme le bois canon (*Cecropia* sp. *Moracea*) dont parle Oldeman (1974), qui forme lui aussi de grands peuplements monospécifiques sur des terrains dénudés (grands chablis naturels, abattis de culture itinérante), peuplements dans lesquels les arbres du présent sont le plus souvent dépourvus de réitérations.

Ces deux hypothèses ne s'excluent d'ailleurs pas. Elles conduisent toutes deux à penser qu'il est ici impossible de définir un ensemble d'avenir et un ensemble du présent à l'aide du critère de la réitération. L'étalement dans le plan vertical des arbres réitérés observé dans les quatre parcelles étudiées vient confirmer cette idée, en montrant que les arbres déjà très réitérés n'en conservent pas moins un potentiel de croissance. C'est ici l'idée d'expansion maximale de l'individu qui doit nous permettre de juger de l'état « d'arbre du présent ». Comme le dit Oldeman (1974 a) : « l'en-

semble du présent réunit les arbres ayant atteint par une réitération abondante leur biomasse maximale ». La réitération apparaît donc comme un moyen qu'utilise l'arbre pour aboutir à la réalisation de cette « biomasse maximale », ce qui lui permet de servir généralement de critère morphologique au botaniste qui regarde la forêt. Son apparition, toujours selon Oldeman (1974 a), s'explique par un changement des conditions écologiques qui entourent l'individu : « un apport d'énergie écologique à un système végétal fonctionnant déjà à son maximum d'assimilation, exige une solution pour utiliser cette énergie : le système doit s'agrandir. Chez un arbre conforme au modèle initial et sur lequel tous les méristèmes actifs fonctionnent à leur maximum d'expansion, la production de nouveaux méristèmes selon ce modèle peut être trop lente pour permettre la transformation de la totalité de l'énergie d'assimilation. L'agrandissement ultérieur de l'appareil aérien ou souterrain n'est alors possible qu'en activant des méristèmes de réitération ». La réitération apparaît donc comme un comportement qui répond à un changement du milieu. Ce qui explique que l'on observe des espèces réitérant plus vite en milieu découvert qu'en milieu forestier (*Croton* sp. *Quararibea turbinata*, etc.), citées par Oldeman (1974 a).

La forêt d'*Avicennia nitida* apparaît alors comme un ensemble d'individus contemporains, à réitération facultative, qui passeraient de façon non synchrone, de l'état d'arbres d'avenir à celui d'arbres du présent. Cet état du présent ne pourrait se maintenir bien longtemps et la forêt dégènerait petit à petit comme le montre le grand nombre d'individus du passé observé dans la parcelle 4. Cette forêt n'abritant aucun ensemble d'avenir capable de la remplacer, la sylvigénèse s'arrêterait à ce stade et la population serait peu à peu remplacée par une formation plus ouverte, formée de vieux Palétuviers blancs clairsemés, couverts d'*Araceae* épiphytes, laissant entre eux de vastes espaces colonisés par la fougère *Acrostichum aureum* L. Cette mangrove ne se régénère donc pas sur place, ce qui correspond aux observations de Richards (1952) sur la mangrove de Floride : « The *Avicennia* trees are not rapidly replaced by natural regeneration and as they die the forest becomes more and more open ». Nous pensons que la régénération de cette forêt ne peut s'effectuer qu'en front de mer, lorsque la mer, après avoir détruit la mangrove, permet aux vases de se déposer à nouveau. Il n'y aurait donc pas de cycle sylvigénétique à l'intérieur même de la population d'*Avicennia nitida* Jacq., contrairement à d'autres forêts monospécifiques qui montrent un autoremplacement très poussé, comme les hêtraies nord-américaines (Horn, cité par Oldeman, *comm. pers.*).

La végétation ripicole quant à elle, ne semble pas intervenir dans la dynamique de la forêt de Palétuviers blancs. La position ripicole du Palétuvier gris sur 3 ou 4 m dans la partie la plus aval du fleuve confirme le caractère héliophile et pionnier de la plante qui joue, en l'absence de lianes, un rôle de cicatrisation.

La place de *Crenea maritima* Aubl. semble liée à des exigences écologiques plus strictes; la population qu'elle forme s'installe sur un substrat déjà plus solide que les vases molles, colonisées par les Palétuviers gris et par les Spartines et l'on peut penser que sa présence, si près de la mer, est liée à des exigences en salinité très précises.

Rappelons enfin (par. I) que les *Rhizophora* sp. se cantonnent en position ripicole en amont des *Laguncularia*, où ils sont rapidement associés aux *Montrichardia arborescens* Schott. (*Araceae*).

Soulignons ici l'originalité de la mangrove guyanaise due au rôle qu'y joue *Laguncularia racemosa* Gaertn. Dans la bibliographie dont nous avons eu connaissance, cette plante n'est jamais citée comme pionnière, même dans les mangroves américaines. Néanmoins, on trouve dans Thomb (1967) ainsi que dans Rollet (1974), des schémas où il apparaît que cette plante occupe une place en front de mer. Mais ces auteurs ne soulignent pas le rôle pionnier qu'elle joue dans l'établissement de la mangrove.

### 3. NOTES SUR QUELQUES RELATIONS OBSERVÉES ENTRE LES STRUCTURES ARCHITECTURALES DÉCRITES ET LA POPULATION AVIENNE

Ayant analysé les différentes structures architecturales de cette mangrove, il nous a semblé intéressant de noter l'utilisation que font de ces structures un certain nombre d'oiseaux, parmi les plus communs qui peuplent ces territoires.

On peut distinguer dans ce qui précède plusieurs structures architecturales de la végétation :

#### ZONE SANS VÉGÉTATION

*Surface liquide* : elle constitue le domaine de vol et de chasse des oiseaux de mer.

*Bancs de vase molle découverts à marée basse* : ils constituent :

— un espace de nourriture pour un grand nombre d'oiseaux limicoles parmi lesquels on peut citer : l'Ibis

rouge (*Eudocimus ruber*), la petite Aigrette blanche (*Egretta thula*), le Héron bleu (*Florida coerulea*), le Héron tricolore (*Hydranassa tricolor*).

— une aire de repos pour les oiseaux non limicoles tels que : le Bec en ciseaux (*Rynchops nigra*), plusieurs espèces de Sternes, la Mouette rieuse américaine (*Larus atricilla*).

#### ZONES OCCUPÉES PAR LA VÉGÉTATION

##### Végétation littorale

###### Forme 1 :

Elle est réalisée par les îlots de Spartines et de Palétuviers gris. Les plans d'eau ensérés entre ces îlots servent d'aire de repos et de nourriture à plusieurs espèces de Bécasseaux du genre *Calidris*, à de nombreux becs en ciseaux et à plusieurs espèces de Chevaliers (*Tringa melanoleuca*, *Actitis macularia*); les branches de Palétuviers gris isolés servent de dortoir à des courlis (*Numenius phaeopus*).

###### Forme 2 :

Réalisée par la végétation dense à *Laguncularia racemosa* Gaertn., elle sert de dortoir aux Aigrettes blanches et aux Hérons bleus qui dorment sur les branches périphériques de la végétation.

###### Forme 3 :

Réalisée par le front de la mangrove, attaquée par la mer, elle ne semble pas être utilisée de façon bien précise par la population avienne, sinon comme perchoir de passage.

##### Végétation ripicole

###### Forme 4 :

C'est la structure en « éventail » formée par les répétitions des *Laguncularia racemosa* Gaertn., en situation ripicole. Sur les répétitions basses et défeuillées de cet « éventail », viennent dormir des petites « Hirondelles » (*Tachycineta albiventer*); plus près de la mer, ces mêmes axes sont utilisés dans le même but par les Bécasseaux. Notons que lorsqu'on les dérange, les Hirondelles fuient vers le milieu du fleuve au ras de l'eau.

Les branches intérieures de « l'éventail » sont utilisées comme perchoir par le Grand Ani (*Crotophaga major*) et le Héron bleu. Lorsqu'on les dérange, ils s'enfuient en empruntant le « couloir » ménagé entre les complexes répétitifs de Palétuviers gris de la population de Palétuviers blancs, couloir dont nous avons parlé plus haut (paragr. 2).

A marée basse, sous les réitérations basses de Palétuviers gris, on rencontre de nombreuses Aigrettes blanches endormies sur la vase.

*Forêt de Palétuviers blancs*

Forme 5 :

C'est celle que forme la population d'*Avicennia nitida* Jacq. Quelques Ibis rouges isolés l'utilisent comme aire de nourriture surtout, semble-t-il, pendant la période de ponte. C'est à Sinnamary, la structure la plus jeune que nous ayons étudié (paragr. III, fig. 2), qui est utilisée par les Ibis rouges pour établir une aire de nidification. Ils choisissent une population peu élevée (7 mètres) et les nids s'étagent de trois à sept mètres, dans le cas étudié. Constitués de petites branches de Palétuviers blancs d'une quinzaine de centimètres de long, posées les unes sur les autres, ils se présentent sous la forme de coussinets d'environ trente centimètres de diamètre qui reposent toujours sur une fourche, mais pas nécessairement une fourche issue d'une réitération.

D'autres espèces aviennes viennent nidifier dans la même aire parmi lesquelles nous notons surtout la petite Aigrette blanche, le Héron bleu et le Héron tricolore.

CONCLUSION

La méthode de description de la végétation proposée par Oldeman (1974) et utilisée ici procure au naturaliste un nouvel outil conceptuel qui lui permet de définir, non plus sur des bases statistiques, mais d'après des observations morphogénétiques impliquant une compréhension historique des phénomènes observés, un certain nombre d'espaces occupés selon différents modes par les végétaux; l'analyse de leurs relations spatiales et temporelles permet de créer une image de la genèse d'une population végétale donnée; l'observation directe des relations qu'entretiennent avec eux différents animaux peut servir à définir d'une nouvelle manière les écotopes de diverses espèces animales, selon un procédé qui diffère profondément de la démarche écologique classique, qui consiste en la définition de niches, habitats et écotopes, comme des ensembles multidimensionnels de vecteurs mathématiques (cf. Oldeman, 1974 b).

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. Condamin, zoologiste à l'ORSTOM, pour l'aide qu'il nous a apportée au cours de notre travail et à qui nous devons les renseignements d'ordre zoologique. *Manuscrit reçu au Service des Publications de l'ORSTOM le 6 mars 1978*

BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE (A.), 1961. — Aperçus sur la forêt de la Guyane française, *Bois et forêts des Tropiques* : 80 : 3-12.
- AUBREVILLE (A.), 1961. — Etudes écologiques des principales formations végétales du Brésil. CTFT Nogent/marne, 268 pp.
- BACON (P. R.), 1970. — The ecology of Caroni Swamp Trinidad. Special publication of the central statistical office. *Trinidad* : 68 pp.
- BACON (P. R.), 1974. — Caroni Swamp Wildlife Sanctuary. Trad. CONDAMIN. Rapport *multigr.* ORSTOM Cayenne : 7 pp.
- BALTZER (F.), 1969. — Les formations végétales associées au delta de la Dumbéa (Nouvelle-Calédonie), *Cahiers ORSTOM, sér. Géol.* vol I, n° 1 : 59-84.
- BOYÉ (M.), 1962. — Les palétuviers de la Guyane française. Ressources et problèmes d'exploitation. *Cahiers d'Outre-Mer*, Bordeaux. 15 : 271, 290.
- CLARKE (L. O.), et HANNON (N. S.), 1967. — The mangrove Swamp and Salt marsh Communities of the Sydney district. I, Vegetation, soils, climate. *J. Ecol.* 55 : 753-771.
- DEMAGNY (B.), 1974. — Les mangroves de Guadeloupe. Rapport *multigr.* ONF-DDA, 71 pp. Pointe-à-Pitre (Guadeloupe).
- FRENCH (R. P.), 1966. — The utilization of the mangrove by birds in Trinidad. *Ibis* 108 : 423-424.
- GILL (A. M.) et TOMLINSON (P. B.), 1969. — Studies on the growth of red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). I. Habit and general morphology. *Biotropica* I, (1) : 1-9.
- GILL (A. M.) et TOMLINSON (P. B.), 1971. — Studies on the growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 2. Growth and Differentiation of Aerial Root. *Biotropica* I, (3) : 63-77.
- GILL (A. M.) et TOMLINSON (P. B.), 1971. — Studies on the growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 3. Phenology of the shoot. *Biotropica* 2, (3) : 109-124.
- GILL (A. M.) et TOMLINSON (P. B.), 1977. — Studies on the growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 4. The adult root system. *Biotropica* 9, (3) : 145-155.
- GLEDHILL (D.), 1963. — The ecology of the Aberdeen Creek Mangrove Swamp. *J. Ecol.* 51 : 693-703.
- GRANVILLE (J. J. de), 1976. — Un transect à travers la savane Sarcelle. *Cah. ORSTOM, ser. Biol.*, vol. II, n° 1 : 3-21.
- Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol., vol. XII, n° 4, 1977 : 361-376*

- GUIBAN (S.), 1788. — Traité sur les terres noyées de la Guyane appelées communément terres basses. Imprimerie du Roy. Cayenne, 366 pp.
- HALLÉ (F.) et OLDEMAN (R. A. A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris : 178 p.
- HAVERSCHMIDT (F.), 1968. — Birds of Suriman. Oliver and Boyd, Edinburg and London. 455 p.
- JEANNODA-ROBINSON (V.), 1977. — Contribution à l'étude de l'architecture des herbes. Thèse *multigr.* Université des Sciences et Techniques du Languedoc Montpellier.
- LEVEQUE (A.), 1963. — Mémoire explicatif de la carte des sols des terres basses de Guyane française. *Mém. ORSTOM* n° 3. 88 p.
- Mangroves de Guyane, reconnaissance rapide, CTFT 1972, Nogent/Seine : 61 pp.
- MARIUS (C.), 1969. — Notice explicative n° 37. Carte pédologique. Cayenne au 1/500 000 ORSTOM, 60 p.
- MARIUS (C.) et TURENNE (J. F.), 1968. — Problèmes de classification et de caractérisation des sols formés sur alluvions marines récentes dans la Guyane. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, vol. VI, n° 2 : 151-202.
- NAUROIS (R. de) et ROUX (F.), 1965. — Les mangroves d'Avicennia les plus septentrionales de la côte occidentale d'Afrique. *Bull. IFAN*, XXVIII, A, n° 3 : 843-857.
- OLDEMAN (R. A. A.), 1971. — Un *Eschweilera* (Lecythidaceae) à pneumatophores en Guyane française. *Cah. ORSTOM, sér. Biol.*, n° 15 : 21-27.
- OLDEMAN (R. A. A.), 1973. — L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. *Adansonia* N. S. 12,2 : 253-265.
- OLDEMAN (R. A. A.), 1974 a. — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. ORSTOM* n° 73 : 204 p.
- OLDEMAN (R. A. A.), 1974 b. — Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise *La Terre et la Vie*, 28 : 487-520.
- POOL (D. J.), SNEDAKER (S. C.) et LUCO (A. E.), 1977. — Structure of Mangrove forest in Florida, Puerto rico, Mexico and Costa Rica. *Biotropica* 9 (3) : 195-212.
- RABINOWITZ (D.), 1978. — Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10 (1) : 47-57.
- RICHARDS (P. W.), 1952. — The Tropical Rain Forest Cambridge University Press 450 pp.
- ROLLET (B.), 1974. — Introduction à l'étude des mangroves du Mexique. *Bois et forêt des Tropiques*. 156 : 3-26.
- ROSSIGNOL (M.), 1972. — Etude d'un marais de la Guyane française : le marais Sarcelle. Rapport *multigr.* ORSTOM, 39 p.
- SCHNELL (R.), 1965. — Aperçu préliminaire de la phytogéographie de la Guyane. *Adansonia* N. S. V (3) : 309-355.
- SCHNELL (R.), 1967. — Les groupements halophiles de la zone intercotidale, *Mem. IFAN*. 18 : 197-217.
- THOMB (B. G.), 1967. — Mangrove ecology and deltaic geomorphology : Tabasco, Mexico. *J. Ecol.* 55, 2 : 301-343.

## ADDENDUM

Comme je l'ai signalé dans le texte, la mangrove guyanaise se singularise par une répartition très particulière des espèces; *Laguncularia racemosa* se trouve en situation pionnière en front de mer ainsi qu'en situation ripicole dans les bas estuaires; *Rhizophora sp.* ne se rencontre qu'en situation ripicole dans les hauts estuaires et le long des rivières subissant encore le marnage des marées; enfin *Avicennia nitida* peuple la zone vaseuse plus ou moins haute eu submergée à marée haute qui se trouve délimitée par les deux premières espèces, et qui constitue la plus grande parties de la surface de la mangrove.

Un article récent que l'on doit à D. RABINOWITZ (1978), éclaire en partie les causes de cette distribution. L'auteur analysant les propriétés de flottabilité, de pérennité et de pouvoir de fixation des propagules des différentes espèces de la mangrove, conclut que les petites germinations d'*Avicennia nitida*, ne pouvant se fixer à la faveur d'une seule marée basse, ont besoin d'une période de calme et ne peuvent donc s'établir durablement que sur un substrat suffisamment élevé pour ne pas être inondé aux hautes mers de basses eaux. D'après mes observations, *Laguncularia racemosa* jouerait donc le rôle de pionnier facilitant la sédimentation et permettrait à une surface

de vase de n'être plus atteinte par les eaux pendant les hautes mers de faible amplitude; *A. nitida* pourrait alors venir se fixer aux endroits colonisés par *L. racemosa*.

Par contre, les observations de D. RABINOWITZ sur les plantules de *L. racemosa* ne s'accordent pas du tout avec le comportement pionnier que j'ai décrit puisque l'auteur estime que les propagules de cette espèce présentent, du fait de leurs caractéristiques, les mêmes exigences pour se fixer que celles de *A. nitida*. Le problème du comportement pionnier de *L. racemosa*, que l'auteur n'a d'ailleurs pas observé sur les côtes occidentales et orientales de Panama, reste donc entier.

Quant à l'absence de *Rhizophora sp.* dans l'intérieur même de la mangrove dont le sol est relativement haut, elle pourrait s'expliquer par l'argument de D. GLEDHILL (1963) selon lequel la grande taille des propagules de l'espèce lui interdirait une implantation sur un sol trop faiblement recouvert à marée haute. Il n'en reste pas moins que la relégation de cette espèce dans des zones où l'eau est relativement saumâtre reste exceptionnelle dans les descriptions que l'on rencontre dans la littérature, et inexpliquée.