

LA TERRE ET LA VIE  
**REVUE D'ÉCOLOGIE**  
APPLIQUÉE A LA PROTECTION DE LA NATURE

ISSN : 0249-7395

TOME XLVI, N° 4, OCTOBRE-DÉCEMBRE 1991

**SOMMAIRE**

ARTICLES

BARTHÈS, B. - Influence des caractères pédologiques sur la répartition spatiale de deux espèces du genre <i>Eperua</i> (Caesalpinaceae) en forêt guyanaise .....	303
GUINET, C. - L'Orque ( <i>Orcinus orca</i> ) autour de l'Archipel Crozet. Comparaison avec d'autres localités .....	321
LODÉ, T., LECHAT, I. & LE JACQUES, D. - Le régime alimentaire de la Genette ( <i>Genetta genetta</i> ) en limite nord-ouest de son aire de répartition .....	339
BRUNO, E. & APOLLONIO, M. - Seasonal variations in the diet of adult male Fallow Deer ( <i>Dama dama</i> ) in a submediterranean coastal area .....	349
FERNANDEZ, C. - Variation clinale du régime alimentaire et de la reproduction chez l'Aigle royal ( <i>Aquila chrysaetos</i> ) sur le versant sud des Pyrénées .....	363
GOUTNER, V. - Food and feeding ecology of Gull-billed Terns ( <i>Gelochelidon nilotica</i> ) in Greece .....	373
LES LIVRES NOUVEAUX .....	385

Co-Rédacteurs

Professeur F. BOURLIERE,  
Société Nationale de Protection  
de la Nature  
57, rue Cuvier, F-75005 Paris

Professeur C. ÉRARD  
Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux)  
Muséum National d'Histoire Naturelle  
55, rue de Buffon, F-75005 Paris

*L'évaluation des manuscrits (1988-91) a été faite par les spécialistes suivants :*

MM. A. BARBAULT, A. BERNARD-LAURENT, J. BLONDEL, A. BROSSET, J. CÉSAR,  
P. CHARLES-DOMINIQUE, J. CLOBERT, A. CRIVELLI, F. DOWSETT-LEMAIRE, R. DUGUY,  
P. DUNCAN, A. GAUTHIER-HION, Y. GILLON, M. HARMELIN-VIVIEN, A. HLADIK,  
P. JOUVENTIN, J. C. LEBRETON, R. LIBOIS, J. C. MENAUT, A. MEYLAN, M. PASCAL, H. PUIG,  
H. SAINT-GIRONS, B. SCHIERRER, C. VALENTIN, F. VUILLEUMIER

Les articles publiés dans *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*  
sont répertoriés dans *Current Contents* et analysés dans :

*Biological Abstracts, Ecological Abstracts, Current Advances in Ecological Sciences,*  
*Animal Behaviour Abstracts et Wildlife Review*

Numéro de Commission Paritaire 59.591

INFLUENCE DES CARACTÈRES PÉDOLOGIQUES  
SUR LA RÉPARTITION SPATIALE DE DEUX ESPÈCES DU GENRE  
*EPERUA* (CAESALPINIACEAE) EN FORÊT GUYANAISE

Bernard BARTHÈS

Centre O.R.S.T.O.M., B.P. 165, F-97300 Cayenne

De nombreux travaux ont été consacrés en Guyane à l'organisation, à la genèse et au fonctionnement des couvertures pédologiques (Boulet, 1978 ; Fritsch, 1984), ainsi qu'à la flore, à la végétation et à l'écologie végétale (Lescure *et al.*, 1990 ; Sabatier & Prévost, 1990).

L'influence des facteurs pédologiques sur la structure et la productivité de la forêt primaire sur socle guyanais est rapportée par plusieurs travaux, qui montrent notamment que l'absence d'hydromorphie et le drainage profond favorisent la présence de gros arbres (Lescure & Boulet, 1985), et que l'hydromorphie détermine un plus grand accroissement diamétral des troncs (Prévost & Puig, 1981).

Pour notre part, nous nous intéresserons, en forêt primaire sur socle, à l'influence des caractères pédologiques et de leurs variations sur la répartition spatiale de deux espèces du genre *Eperua* (Caesalpinaceae) sur le site « Forêt Naturelle » du C.T.F.T. (Centre Technique Forestier Tropical), à Paracou. Après une présentation du site expérimental et des deux espèces étudiées, nous mettrons en évidence, par des analyses multivariées et bi-variées, les relations entre la présence ou absence de ces espèces et les caractères pédologiques suivants : hydromorphie de surface, épaisseur du profil macroporeux et perméable (profil « utile »), épaisseur des horizons riches en éléments grossiers, et taux d'aluminium échangeable dans les horizons superficiels.

1. CADRE GÉOGRAPHIQUE DE L'ÉTUDE (Fig. 1)

Au nord-ouest du continent sud-américain, le massif des Guyanes couvre plus d'un million de km<sup>2</sup> entre Orénoque, Amazone et Océan Atlantique. Bordé au nord d'une plaine côtière sédimentaire plus ou moins étroite, ce bouclier guyanais est essentiellement constitué de roches précambriennes (Choubert, 1979).

Dans le cas de notre site d'étude, à Paracou près de Sinnamary en Guyane Française, ces roches sont de type migmatitique et surtout schisteux à filons de pegmatite (Barruol, 1959). On y observe un modelé de collines en demi-orange, d'altitude généralement inférieure à 50 m.

*Rev. Ecol. (Terre Vie)*, vol. 46, 1991.

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 35 509 ex1

Cote : B

P82 M

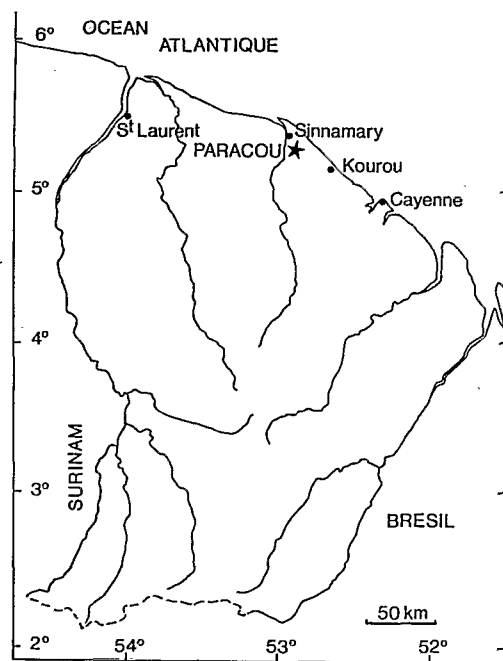


Figure 1. — Localisation du site d'étude.

Le climat est de type équatorial (Boyé *et al.*, 1979). Il est caractérisé par des pluies abondantes, plus de 3 000 mm par an à Paracou, regroupées en deux saisons des pluies de décembre à février et d'avril à août. L'humidité moyenne relative de l'air est importante et peu variable, de 80 à 90 %. La température moyenne est presque constante dans l'année, environ 26 °C, mais on note des écarts diurnes nets, de 6 à 12° suivant les saisons.

Les conditions climatiques favorisent une altération poussée des minéraux primaires des roches-mères et déterminent la formation de sols ferrallitiques (C.P.C.S., 1967). Ceux-ci sont caractérisés par une grande pauvreté chimique, liée à un faible pH, et ce sont principalement les propriétés physico-hydriques, en particulier la nature de l'équilibre air-eau, qui permettent de les différencier (Boulet, 1990).

La forêt dense équatoriale sempervirente de plaine couvre plus de 95 % de la Guyane Française (Sabatier & Prévost, *op. cit.*), et plus globalement, la majeure partie du bouclier guyanais. Elle présente un aspect d'ensemble assez uniforme, et compte plus de 600 espèces arborées.

## 2. OBJET D'ÉTUDE ET MÉTHODE

### 2.1. Le dispositif « Forêt Naturelle » du C.T.F.T. à Paracou

Sur ce site sont menées par le C.T.F.T. et le Département Recherches Forestières de l'I.N.R.A. (Institut National de la Recherche Agronomique) des

études sur l'évolution des peuplements forestiers en fonction de traitements sylvicoles simples.

Le terrain d'expérimentation couvre 108 hectares, représentant 12 parcelles carrées de 9 ha chacune. On distingue sur chaque parcelle les 6,25 ha centraux faisant l'objet de mesures, et une bordure de 25 m de large qui constitue une zone-tampon subissant les traitements éventuels sans faire l'objet de mesures.

Depuis 1984, plus de 45 000 arbres de plus de 10 cm de diamètre sont ainsi identifiés, cartographiés et mesurés annuellement sur les 75 ha « centraux » (6,25 ha × 12). Les premiers traitements sont intervenus fin 1986.

### 2.2. Les sols (Fig. 2)

Le dispositif est implanté principalement sur les collines du socle guyanais antécambrien, qui développent des sols ferrallitiques fortement désaturés, généralement rajeunis.

Dans l'ensemble, ces sols sont argilo-sableux à argileux, montrant à profondeur variable des horizons d'altération plus limoneux, peu perméables et peu humectés, dits « secs au toucher ». Ces horizons ne sont pas secs au sens strict, puisqu'ils développent une porosité fine, parfois gorgée d'eau ; mais cette eau est fortement liée, donc peu disponible pour les racines (Grimaldi & Boulet, 1990), et peu perceptible au toucher. Seuls les horizons sus-jacents, macroporeux et humectés, participent à la réserve hydrique utilisable par les végétaux, et constituent le profil « utile » (Boulet *et al.*, 1979).

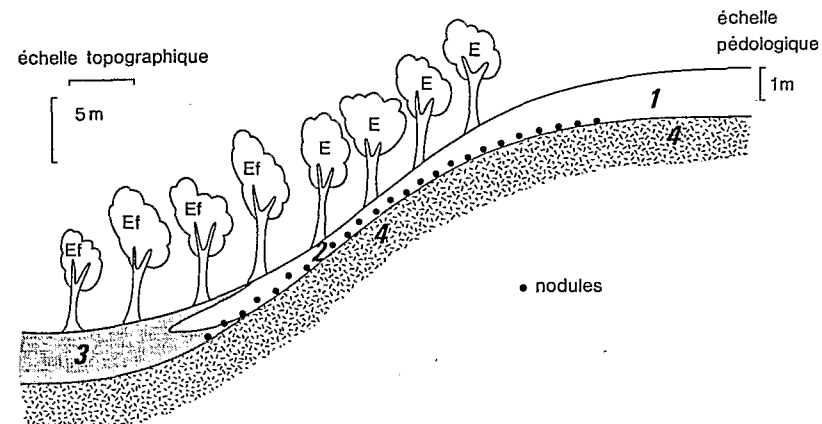


Figure 2. — Coupe pédologique schématique d'un versant sur socle et répartition spatiale des espèces du genre *Eperua*. 1 : Ensemble épais d'horizons bruns en surface puis jaune-brunâtre, argilo-sableux, riches en microagrégats, macroporeux et humectés. 2 : Ensemble mince d'horizons brun-grisâtre en surface puis brun-jaunâtre, argilo-sableux, s'appauvrissant en microagrégats vers l'aval, macroporeux et humectés, parfois riches en concrétions et nodules ferrugineux (cas présenté). 3 : Ensemble épais d'horizons gris et sableux, hydromorphes, à nappe plus ou moins profonde. 4 : Horizons d'altération compacts et « secs au toucher », peu perméables (porosité fine), souvent riches en limons. Ef : *Eperua falcata*. E : *Eperua grandiflora* en présence de nodules ferrugineux (cas présenté), *Eperua falcata* dans le cas contraire.

Lorsque ces horizons supérieurs macroporeux et humectés sont peu épais, cas fréquent sur le site, les réserves hydriques sont limitées, ce qui constitue une contrainte notable dans le contexte guyanais marqué par une saison sèche de plusieurs mois. De plus, la rapide saturation de ces minces horizons supérieurs lors des épisodes pluvieux provoque des situations d'engorgement (hydromorphie) et un drainage latéral (Guehl, 1984).

Quelques crêtes ou versants montrent des profils utiles plus épais, où le drainage vertical est profond et les réserves hydriques importantes.

Près des talwegs, les sols sont plus profonds et sableux, baignés par une nappe temporaire ou permanente, ou fortement marqués par l'engorgement dans les bas-fonds.

Schématiquement, on rencontre les sols les plus épais vers l'amont et vers l'aval, et les sols les plus minces, rajeunis par l'érosion, dans les pentes.

Quatre variables morphologiques ont été prises en compte pour caractériser chacune des observations pédologiques, réalisées à la tarière à main.

— L'hydromorphie de surface (HY) : elle exprime le degré d'engorgement des horizons superficiels lors des épisodes les plus humides, et renseigne sur leur capacité à approvisionner en oxygène les racines.

Cette hydromorphie a été appréciée par la couleur de ces horizons, liée à l'état oxydé ou réduit du fer qu'ils contiennent, donc à la disponibilité en oxygène dans le sol. Cinq classes ont été distinguées, depuis le brun homogène (10YR4/3-4/4 sur la charte Munsell) des milieux sains (HY0) jusqu'au gris homogène (10YR4/1-5/1) des bas-fonds (HY4), en passant par le brun-grisâtre et le gris-brunâtre (10YR4/2-5/2), marqués ou non de taches rousses (environ 5YR4/6). On notera que cette appréciation de l'hydromorphie reste largement qualitative, voire empirique, en l'absence d'estimateur plus précis.

— Epaisseur du profil utile (EP) : elle permet d'apprécier la nature du drainage interne, plus ou moins profond, et au-delà, l'importance des réserves hydriques et l'espace dont disposent les systèmes racinaires pour se développer.

Cette épaisseur est mesurée par la profondeur d'apparition des horizons « secs au toucher ». Cinq classes d'amplitude égale à 20 cm ont été distinguées, depuis les situations où ces horizons apparaissent à moins de 60 cm (EP5) jusqu'à celles où ils apparaissent à plus de 120 cm (EP1), avec une classe supplémentaire correspondant aux bas-fonds pour lesquels le profil est humecté ou humide sur toute son épaisseur (EP0).

— Epaisseur d'éventuels horizons riches en sables grossiers (QZ) : ces horizons plus sableux et plus perméables constituent des voies préférentielles de circulation de l'eau dans le sol. Ils sont situés au-dessus des matériaux d'altération plus limoneux et plus secs, avec lesquels ils s'interpénètrent parfois sur 10 ou 20 cm.

Cinq classes de 20 cm ont été distinguées, depuis les cas où ces horizons ont moins de 20 cm d'épaisseur (QZ0) jusqu'à ceux où ils sont épais de plus de 80 cm (QZ4).

— Epaisseur d'éventuels horizons riches en nodules ou concrétions ferrugineuses (NO) : la relation entre de tels horizons et l'équilibre air-eau dans le sol reste mal connue. Dans le profil, ils sont situés au-dessus des horizons d'altération plus secs, à texture plus limoneuse ou plus argileuse.

Quatre classes de 20 cm ont été distinguées, depuis les cas où ces horizons ont moins de 20 cm d'épaisseur (NO0) jusqu'à ceux où ils sont épais de plus de 60 cm (NO3).

— A ces variables descriptives s'ajoute, sur l'une des parcelles, le taux d'aluminium échangeable dans les horizons superficiels, dosé au laboratoire (AL). On sait en effet que cet élément est susceptible de provoquer des toxicités aux doses élevées (Bonneau & Souchier, 1979). La valeur considérée est la moyenne entre le taux d'Al échangeable à 0-10 cm et celui à 30-40 cm.

Cinq classes de 0,1 meq% d'amplitude ont été distinguées, depuis les cas où ce taux moyen est inférieur à 0,95 meq% (AL0) jusqu'à ceux où il est supérieur à 1,25 meq% (AL4).

### 2.3. L'essence étudiée

L'appellation vernaculaire, Wapa, englobe les différentes espèces du genre *Eperua* (Legumineuse, Caesalpinieaceae), dont deux sont présentes à Paracou : *Eperua falcata*, la plus fréquente, et *Eperua grandiflora*.

L'importance du genre tient surtout à sa grande abondance en forêt primaire, où il représente le quart environ du volume moyen de bois d'œuvre (O.N.F. et C.T.F.T., 1977) ; sa valeur commerciale est faible.

#### 2.3.1. *Eperua falcata* Aublet

Cet arbre de la voûte, qui peut dépasser 30 m de hauteur, constitue des peuplements souvent denses, avec une tendance à la domination exclusive (Schultz, 1960).

Le fort degré d'agrégation de l'espèce est conditionné par les faibles distances de dissémination, celle-ci étant de type autochore par déhiscence explosive et éjection des graines, ainsi que par la faible prédation des graines et des plantules à proximité des pieds porteurs (Forget, 1988). Le mode de répartition de la régénération naturelle est « en agrégats autour des adultes » (Bertrand, 1987).

Par ailleurs, *E. falcata* tolère l'ombre mais la croissance des semis est favorisée par une légère augmentation de l'éclairement, ce qui traduit une adaptation aux petits chablis (Forget, 1989). Cette espèce fructifiant très tôt, elle semble ainsi caractériser des peuplements à renouvellement rapide (Bertrand, *op. cit.*).

#### 2.3.2. *Eperua grandiflora* (Aublet) Benth

Chez cet autre arbre de la voûte, la dissémination est barochore : les graines, de grande taille, tombent à la verticale du houppier. Elles sont peu consommées par les rongeurs et leur richesse en réserves, liée à leur taille, favoriserait la survie des graines parasitées et des plantules défoliées (Forget, *op. cit.*).

Il en résulte une forte agrégation, et une répartition de la régénération naturelle « en plaques » (Bertrand, *op. cit.*).

#### 2.4. Méthode

Pour mettre en évidence des relations entre le sol et la répartition spatiale des peuplements adultes d'*Eperua falcata* et d'*E. grandiflora*, nous avons confronté l'observation en un même lieu de ces peuplements et du sol.

Pour caractériser les peuplements, nous avons utilisé les données d'inventaire du C.T.F.T. concernant tous les arbres de plus de 10 cm de diamètre présents sur les parcelles du dispositif avant traitements. Cet inventaire, qui confond les différentes espèces du genre *Eperua*, a été complété par les inventaires statistiques effectués sur ces mêmes parcelles par l'I.N.R.A. Ceux-ci distinguent les semis d'*E. falcata* et *E. grandiflora* et nous ont permis de distinguer les adultes, compte tenu de la forte agrégation des semis autour des pieds porteurs (cf. 2.3). Le diagnostic a été confirmé par un collaborateur capable d'identifier les deux espèces.

La prospection pédologique, à la tarière à main, a concerné 5 des 12 parcelles du dispositif, sur lesquelles ont été effectués 126 sondages au total.

— Sur deux des parcelles, l'emplacement des relevés a été déterminé en fonction de la répartition spatiale des peuplements, suivant que les espèces considérées étaient présentes ou absentes.

— Sur une troisième parcelle, ce sont les variations d'ordre pédologique qui ont orienté la prospection pédo-floristique, afin d'observer chaque terme de la séquence d'organisation pédologique (sols à drainage profond, sols à drainage superficiels, sols sableux aval). Cette approche ne permet pas toujours de visiter les agrégats de peuplement des plus significatifs.

— Sur les deux dernières parcelles, les relevés pédologiques et floristiques ont été réalisés selon un quadrillage systématique à maille carrée.

Finalement, on dispose pour l'ensemble des cinq parcelles étudiées de données acquises sur la base de ces trois grilles de prospection (floristique ; pédologique ; systématique). Ce sont les résultats issus de la compilation des correspondances peuplement-sol pour les 126 relevés des cinq parcelles, que nous présenterons ici.

### 3. RÉSULTATS

#### 3.1. Analyse multivariée

Une première Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a porté sur les 126 relevés et sur 24 caractères issus du recodage disjonctif de 6 variables (GDI, FAL, HY, EP, QZ, NO). Le recodage disjonctif consiste à décomposer chaque variable en autant de caractères qu'elle compte de modalités, caractères qui prendront les valeurs 0 ou 1 : le caractère HY<sub>i</sub>, par exemple, vaudra 1 lorsque la variable HY vaut *i*, et 0 ailleurs. Les 24 caractères obtenus sont les suivants : GDI0 et GDI1, FAL0 et FAL1, HY0 à HY4, EP0 à EP5, QZ0 à QZ4, NO0 à NO3, tous actifs, c'est-à-dire contribuant à l'établissement des axes factoriels.

Cette analyse rend compte, en valeur cumulée et sur les trois premiers axes, de 32 % de l'inertie du nuage. La projection des 24 caractères sur les plans définis par les axes 1 et 2 d'une part (Fig. 3), 2 et 3 d'autre part (Fig. 4), permet

d'identifier deux ensembles, A et B, subdivisés chacun en trois sous-ensembles. La pertinence de ces regroupements est attestée par une classification ascendante hiérarchique.

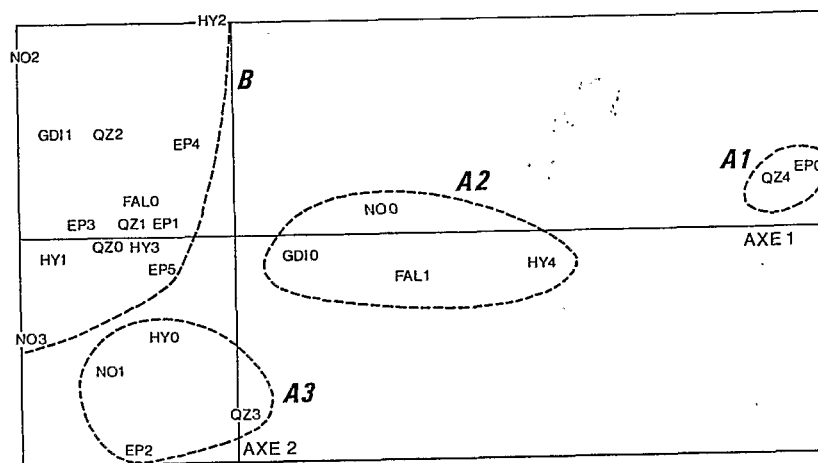


Figure 3. — Analyse factorielle des correspondances sur l'ensemble des relevés (projection sur le plan 1-2).

#### \* Ensemble A :

- sous-ensemble A1 : EP0-QZ4, caractérisant des sols très épais et sableux, rencontrés dans les talwegs ;
  - sous-ensemble A2 : HY4-NO0-GDI0-FAL1, définissant des milieux très hydromorphes, sans nodules, avec *Eperua falcata* mais sans *E. grandiflora* ;
  - sous-ensemble A3 : HY0-EP2-QZ3-NO1, décrivant des sols sains, assez épais, avec quelques nodules et des horizons sableux relativement épais.
- Au total, cet ensemble A réunit présence d'*E. falcata* (FAL1), absence d'*E. grandiflora* (GDI0), hydromorphie forte ou nulle (HY4, HY0), horizons perméables plutôt épais (EP0, EP2), horizons sableux épais (QZ3, QZ4) et horizons nodulaires minces (NO0, NO1).

#### \* Ensemble B :

- sous-ensemble B1 : HY3-EP5, correspondant à des sols très minces à hydromorphie marquée ;
- sous-ensemble B2 : HY2-EP4-QZ1-QZ2-NO2-GDI1, caractérisant des sols d'hydromorphie moyenne, minces, assez riches en sables grossiers et nodules, avec *E. grandiflora* ;
- sous-ensemble B3 : HY1-EP3-QZ0-NO3-FAL0, associant faible hydromorphie, épaisseur moyenne, richesse en nodules, pauvreté en sables grossiers et absence d'*E. falcata*.

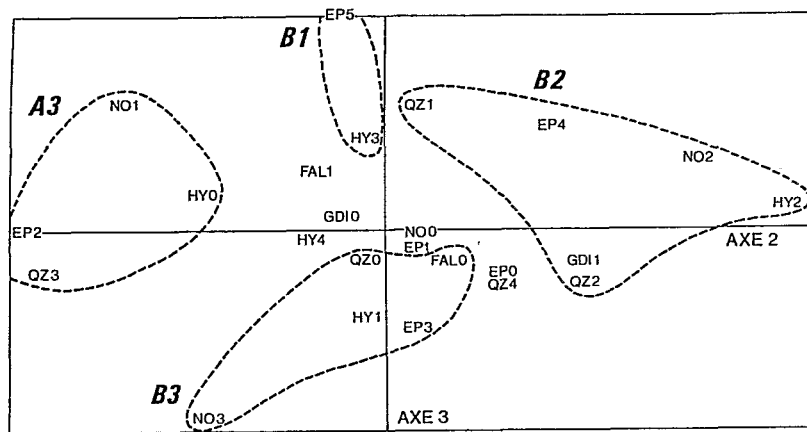


Figure 4. — Analyse factorielle des correspondances sur l'ensemble des relevés (projection sur le plan 2-3).

Au total, l'ensemble B rapproche présence d'*E. grandiflora* (GDI1), absence d'*E. falcata* (FAL0), hydromorphie assez moyenne (HY1, HY2, HY3), horizons perméables peu épais (EP3, EP4, EP5), horizons à sables grossiers peu épais (QZ0, QZ1, QZ2) et horizons nodulaires épais (NO2, NO3).

Cette partition des caractères en ensembles et sous-ensembles permet de dégager quelques relations entre les différentes variables pédologiques :

- hydromorphie et épaisseur du profil utile varient en sens inverse, l'une augmentant lorsque l'autre diminue, mais l'hydromorphie est maximale sur les sols les plus épais de bas de pente ;
- la présence d'horizons sableux notables suppose un profil utile suffisamment épais : bas-fonds engorgés ou plus amont, sols à drainage externe satisfaisant, peu hydromorphes ;
- la présence d'horizons nodulaires s'accompagne d'une hydromorphie modérée ;
- l'épaisseur des horizons nodulaires augmente lorsque celle des horizons à sables grossiers diminue, et inversement.

Les teneurs en aluminium échangeable ont été mesurées sur 36 relevés, et regroupées en 5 classes (de 0 à 4). Une seconde AFC a porté sur ces 36 relevés et sur les 29 caractères issus du recodage disjonctif des 7 variables (GDI, FAL, HY, EP, QZ, NO, AL) ; aux 24 caractères définis ci-dessus s'ajoutent donc ceux relatifs à l'aluminium, de AL0 à AL4.

La projection des caractères sur le plan 1-2 (Fig. 5) permet également d'identifier des ensembles, dont la composition est voisine des ensembles caractérisés précédemment. On notera surtout que l'ensemble A2, comprenant FAL1 et GDI0, se voit augmenté des descripteurs AL3 et AL4. La présence d'*E. falcata* et l'absence d'*E. grandiflora* sont ainsi associées aux fortes teneurs en aluminium

échangeable ; au contraire, l'absence d'*E. falcata* et la présence d'*E. grandiflora* s'accompagnent de teneurs plus faibles.

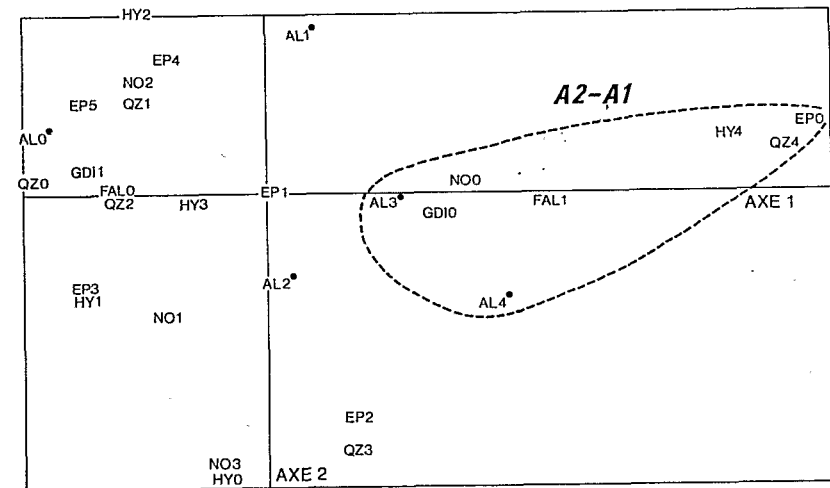


Figure 5. — Analyse factorielle des correspondances sur les relevés avec analyse de l'aluminium échangeable (projection sur le plan 1-2).

Ce type d'analyse oppose donc nettement les deux espèces d'*Eperua* :

- *E. falcata*, associé à une hydromorphie forte ou nulle, aux horizons perméables épais, riches en sables grossiers et pauvres en nodules, à teneurs élevées en aluminium échangeable ;
- *E. grandiflora*, associé à une hydromorphie assez moyenne, avec des horizons perméables minces, plus pauvres en sables grossiers mais riches en nodules, à faibles teneurs en aluminium échangeable.

Ce contraste ne correspond pas exactement aux observations de terrain, puisqu'on a rencontré souvent *E. falcata* sur des sols à profil utile mince, par exemple. On peut penser que la forte opposition révélée par l'AFC tient en partie au codage des variables-peuplement (FAL, GDI) en deux modalités, correspondant à leur présence ou absence, alors que les variables-sol (HY, EP, QZ, NO, AL) comptent 4 à 6 modalités.

Dans ces conditions, il a paru utile de recourir à une analyse de type bi-varié, afin de nuancer les résultats.

### 3.2. Analyse bi-variée

On s'intéresse ici à la répartition spatiale des deux espèces considérées en fonction de chaque variable pédologique prise individuellement. Pour chaque

espèce et chaque classe de variable, on calcule un indice de fréquence corrigée ; celui-ci rapporte la fréquence relative de l'espèce dans cette classe à sa fréquence relative toutes classes confondues (par exemple, *E. falcata* est présent sur 6 des 15 relevés HY0, soit 40 %, et sur 43 des 126 relevés au total, soit 34 % ; l'indice de fréquence corrigée de l'espèce dans la classe HY0 sera égal à 40/34, soit 1,17).

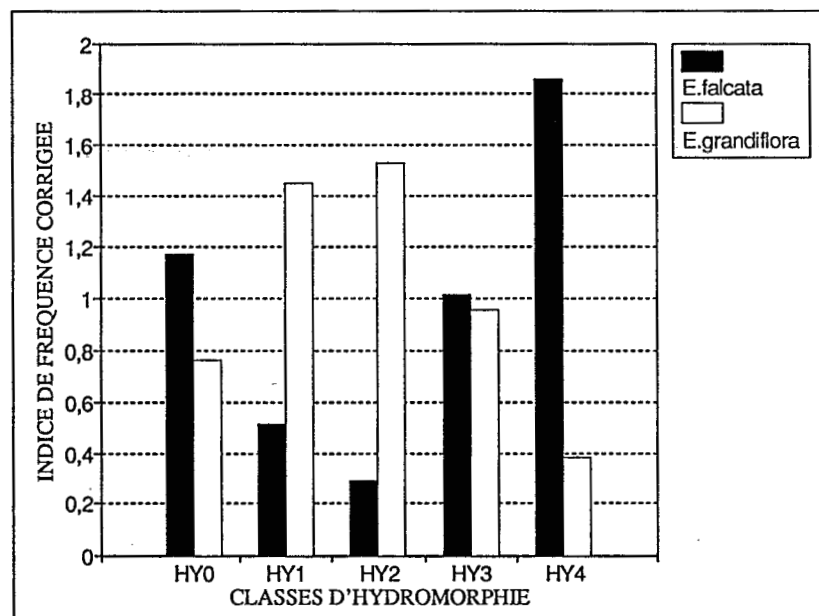


Figure 6. — Influence de l'hydromorphie de surface sur les fréquences en *E. falcata* et *E. grandiflora*.

### 3.2.1. Influence de l'hydromorphie de surface

La figure 6 présente l'histogramme des fréquences corrigées des deux espèces considérées en fonction du degré d'hydromorphie de surface, pour l'ensemble des 126 relevés.

On constate d'abord que les deux espèces ne sont absentes d'aucune classe.

*E. falcata* abonde en situation d'excès d'eau important (HY4), mais reste rare pour les classes d'hydromorphie moyenne (HY2 et HY1).

Au contraire, *E. grandiflora* est rare dans les bas-fonds (HY4), et colonise plutôt les zones d'hydromorphie moyenne (HY2 et HY1).

On remarque qu'il existe, pour ce facteur, une très bonne complémentarité entre les deux espèces : l'une abonde lorsque l'autre est rare, en proportion

inverse. A ce niveau d'analyse, qui fait intervenir la présence ou absence des individus sur les relevés mais ni leur nombre ni leurs dimensions, l'influence de l'hydromorphie sur la répartition spatiale du genre *Eperua* à Paracou est peu perceptible.

### 3.2.2. Influence de l'épaisseur du profil utile (Fig. 7)

*Eperua falcata* est surtout présent dans les classes extrêmes, à savoir les bas-fonds (EP0), où le profil est humecté voire humide sur toute son épaisseur, et les sols minces présentant un profil utile de moins de 60 cm (EP5). Pour le facteur considéré, ces deux classes représentent les situations les plus contraignantes, excès d'eau ou faibles réserves hydriques. A l'opposé, cette espèce n'a pas été rencontrée dans la situation la moins contraignante, correspondant à un profil humecté sur plus de 120 cm (EP1), et reste assez peu fréquente dans les classes moyennes (EP2 et EP3).

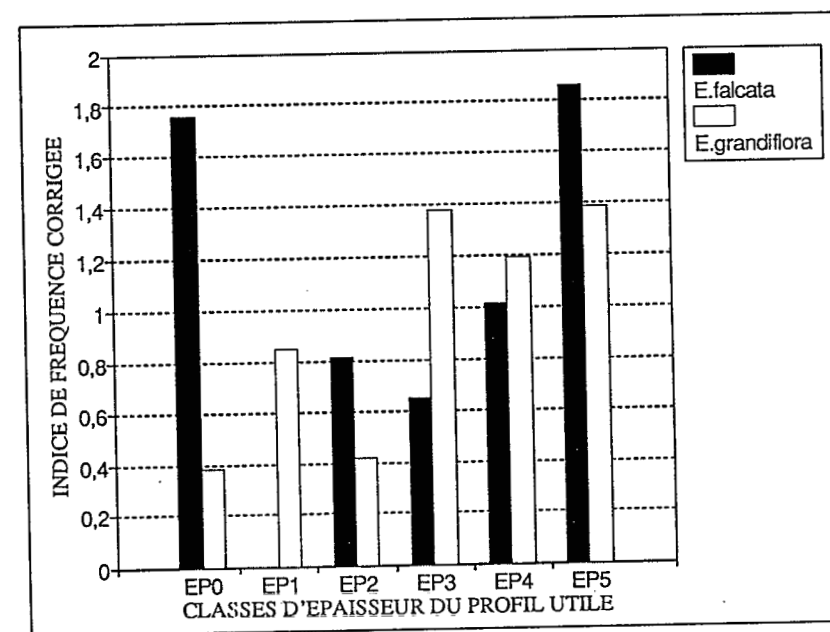


Figure 7. — Influence de l'épaisseur du profil utile sur les fréquences en *E. falcata* et *E. grandiflora*.

*Eperua grandiflora* est présent dans toutes les classes du facteur considéré, mais il est surtout fréquent sur les sols les moins épais (EP3, EP4, EP5), pour lesquels le profil utile, macroporeux et humecté, n'excède pas 100 cm.

La complémentarité ne joue ici que dans certaines classes (EP0, EP3, EP4), les deux espèces étant dans l'ensemble fréquentes sur sols minces (EP5) mais peu représentées sur les sols épais hors bas-fond (EP1, EP2).

### 3.2.3. Influence d'horizons riches en sables grossiers (Fig. 8)

Ce facteur oppose sensiblement *E. falcata*, fréquent surtout lorsque les horizons riches en quartz grossiers ont plus de 60 cm d'épaisseur (QZ3, QZ4), et *E. grandiflora*, mieux représenté lorsque ces horizons sont minces ou absents (QZ0).

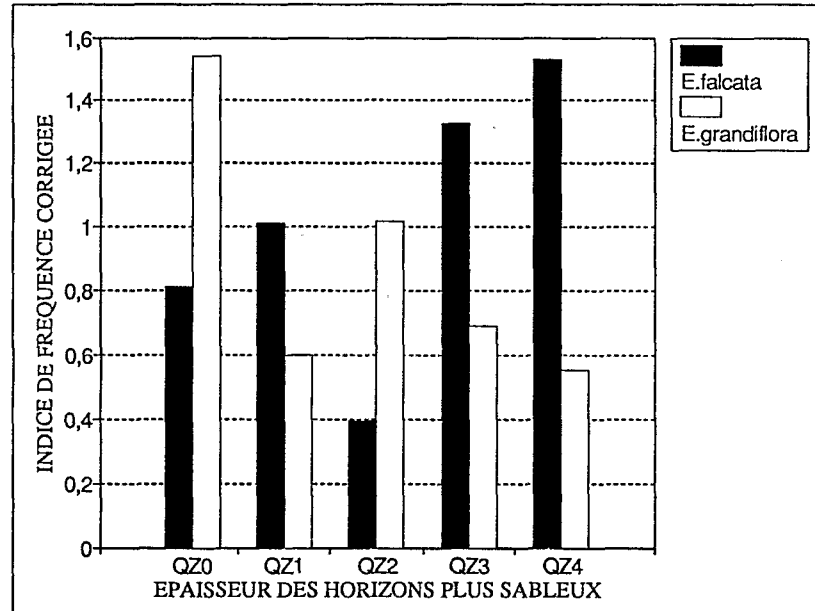


Figure 8. — Influence de l'épaisseur d'horizons riches en quartz grossiers sur les fréquences en *E. falcata* et *E. grandiflora*.

Une certaine complémentarité entre les deux espèces est également perceptible ici, car entre deux classes contiguës, la fréquence de l'une augmente lorsque diminue celle de l'autre.

On note aussi l'absence de classe d'effectif nul.

### 3.2.4. Influence d'horizons riches en concrétions (Fig. 9)

*Eperua grandiflora* colonise plutôt des milieux riches en concrétions ferrugineuses (NO2, NO3), alors que son congénère y est assez peu fréquent. Ces

comportements sont peut-être à mettre en relation avec la sensibilité plus ou moins marquée des deux espèces à la toxicité aluminique (cf. 3.2.5) ; en effet, on peut émettre l'hypothèse que la richesse en concrétions et la redistribution du fer qu'elle suppose s'accompagnent de faibles taux d'aluminium échangeable.

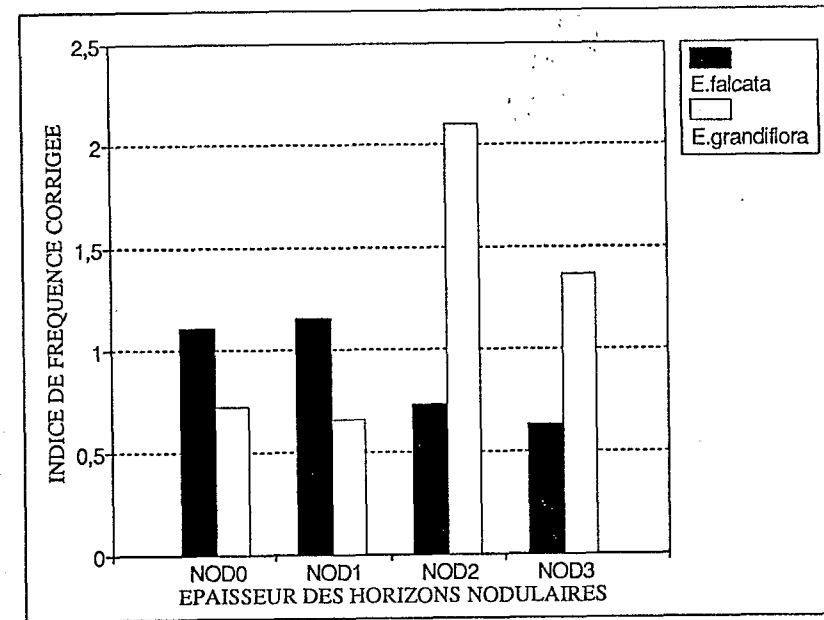


Figure 9. — Influence de l'épaisseur d'horizons riches en concrétions ou nodules ferrugineux sur les fréquences en *E. falcata* et *E. grandiflora*.

Par ailleurs, le phénomène de complémentarité est encore notable pour ce paramètre, ainsi que l'absence de classe d'effectif nul.

### 3.2.5. Influence du taux d'aluminium échangeable (Fig. 10)

Ce facteur a été pris en compte pour 36 relevés, localisés sur une même demi-parcelle (3,125 ha). L'échantillon est donc plus limité. Néanmoins, on note des tendances marquées et une nette complémentarité entre les deux espèces.

*E. grandiflora* se rencontre principalement aux faibles taux (AL0, AL1), et demeure rare (AL3), voire absent (AL4) aux taux élevés. Il montre ainsi une forte sensibilité à la toxicité aluminique.

A l'opposé, *E. falcata* est peu fréquent aux faibles taux (AL0, AL1), et supporte bien les teneurs élevées en aluminium échangeable (AL2, AL3, AL4).

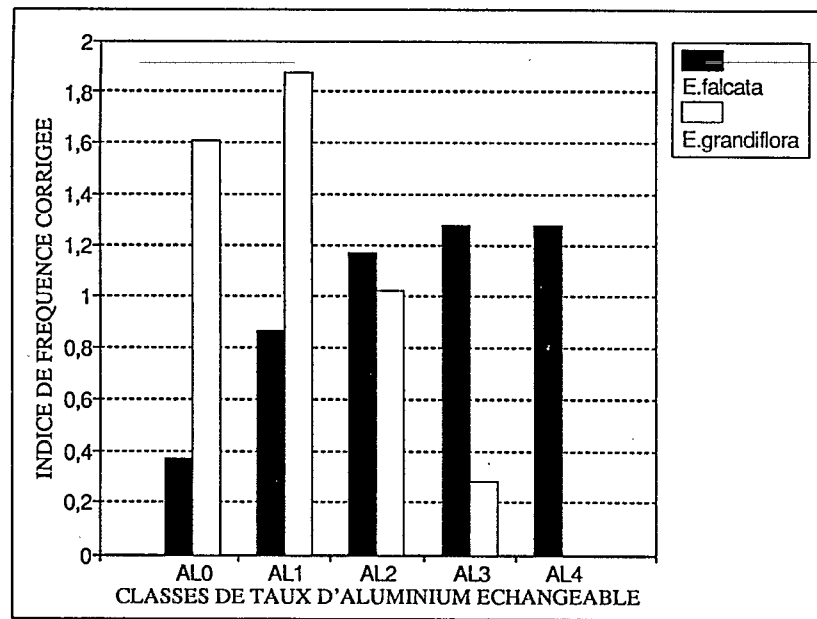


Figure 10. — Influence du taux d'aluminium échangeable sur les fréquences en *E. falcata* et *E. grandiflora*.

### 3.3. Synthèse

*Eperua falcata* colonise principalement des sols à profil utile peu épais ou fortement marqués par l'hydromorphie, à teneur élevée en aluminium échangeable. C'est donc une espèce liée assez étroitement à des milieux présentant des contraintes physico-hydriques et chimiques, auxquelles elle paraît adaptée. Cependant, elle peut éventuellement être rencontrée dans d'autres conditions, comme en témoigne sa présence au sein de toutes les classes des différentes variables, à l'exception notable des sols hors bas-fond à drainage profond (EP1).

*Eperua grandiflora* semble, comme son congénère, adapté aux situations de profil utile mince, quoique à un moindre degré, et montre une plus forte sensibilité à certaines contraintes, excès d'eau et surtout toxicité aluminique. Toutefois, comme dans le cas précédent, au-delà de l'abondance relevée dans certaines situations, l'espèce semble se satisfaire de conditions assez larges, puisqu'on la retrouve dans toutes les classes des différents facteurs, à l'exception également notable des sols les plus riches en aluminium échangeable (AL4).

Par ailleurs, sauf en situation de sol peu épais, les deux espèces présentent des comportements opposés et complémentaires qui assurent au genre une large représentation sur une gamme variée de niches pédo-écologiques.

La présentation des résultats sous forme cartographique (Fig. 11) illustre ces relations entre répartition spatiale des deux peuplements et caractères pédologiques.

## 4. DISCUSSION ET CONCLUSION

Plusieurs auteurs s'intéressant aux relations sol-flore en forêt néotropicale ont abordé les cas d'*Eperua falcata* et *Eperua grandiflora*.

Schultz (1960), au Surinam, constate qu'*E. falcata* colonise des milieux très divers, avec une préférence pour les lieux secs et les zones humides, où il tend à la domination exclusive. Lescure et Boulet (1985), sans distinguer les différentes espèces du genre mais supposant qu'*E. falcata* en est le type majoritaire dans leur inventaire, notent que sur schiste de Guyane Française, *Eperua spp.* est plus fréquent sur sols hydromorphes ou à drainage interne médiocre. Nos observations confirment donc, en la précisant, cette adaptation d'*E. falcata* aux sols à régime hydrique contraignant, et montrent qu'elle est complétée par une tolérance à l'aluminium.

Ces exigences peu marquées semblent s'accompagner d'une croissance modeste. En effet, Prévost et Puig (1981), puis Puig *et al.* (1990) mesurent sur schiste en Guyane un accroissement diamétral annuel moyen d'*Eperua falcata* relativement faible, de l'ordre de 0,4 à 0,5 %.

Par ailleurs, nous avons vu qu'*E. falcata* pouvait être considéré comme une espèce adaptée aux petits chablis (Forget, 1989 ; voir 2.3.1). Une des conditions favorisant les chablis est la faible profondeur d'enracinement, qui peut être conditionnée par la minceur du profil utile (Humbel, 1978) ou la présence d'une nappe peu profonde. Ces caractéristiques étant propices à *E. falcata*, son adaptation aux petits chablis pourrait correspondre au moins en partie à une adaptation aux milieux contrariant un enracinement profond.

La capacité d'*E. falcata* à coloniser des milieux contraignants est solidement établie, de même sa rareté voire son absence en conditions plus favorables. Le premier point est sans doute à mettre en relation avec des particularités physiologiques, qui restent à expliciter. Le second point s'explique peut-être par une insuffisante compétitivité de l'espèce sur les sols les plus fertiles. Une concurrence sévère en situation favorable cantonnerait donc *E. falcata* dans les milieux difficiles, auxquels il est adapté.

Les références bibliographiques concernant *Eperua grandiflora* sont rares. Forget (1986) citant Puig, puis Sabatier et Prévost (*op. cit.*), notent que cette espèce est parfois présente sur les sols à drainage profond, contrairement à *E. falcata*. Ce fait est confirmé par nos observations, même si *E. grandiflora* reste plus fréquent en situation de profil utile peu épais. La sensibilité de l'espèce à l'excès d'eau et surtout à la toxicité aluminique n'avait pas été relevée jusque-là, de même son affinité pour les sols riches en concrétions.

Un autre aspect important concerne le phénomène de relais ou de complémentarité entre les deux espèces pour l'occupation des niches édaphiques. Des exigences et adaptations spécifiques se manifestent au sein du même genre, et lui permettent de coloniser des milieux aux caractéristiques diversifiées.



## SUMMARY

An attempt is made to assess the relationships between soil conditions and the spatial distribution of two sympatric species of rain forest trees belonging to genus *Eperua* (Caesalpiniaceae). The study was carried out at the Paracou study site, French Guiana, on the domed hills of precambrian basement rock, locally schistose or migmatic.

The relationships between the distribution of individuals of both species and soil variables (126 samples) were studied using factor analysis and hierarchical classification.

*Eperua falcata* is mostly found on hydromorphic or shallow vertically drained soils, often with a high exchangeable aluminium content. This tree appears to be well adapted to unfavourable soil conditions, but it can also be found in other situations.

*Eperua grandiflora* is also adapted to shallow soils, but it does not withstand hydromorphic conditions as well as *E. falcata*; it is also very sensitive to the high aluminium content of the soil.

The two *Eperua* species are therefore complementary to one another, except on shallow soils, thus allowing genus *Eperua* to fill different edaphic niches.

## REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier toutes les personnes qui ont permis la réalisation de ce travail, notamment A. Chauvel de l'ORSTOM-Manaus, C. Grimaldi de l'ORSTOM-Cayenne, l'équipe « Forêt Naturelle » du CTFT-Kourou, ainsi que C. Valentin pour ses conseils et encouragements précieux.

## REFERENCES

- BARRUOL, J. (1959). — *Feuille de Kourou et notice explicative. Carte géologique détaillée de la France, Département de la Guyane.* Ministère de l'Industrie et du Commerce, Paris, 17 pp. et carte.
- BERTRAND, C. (1987). — *Contribution de l'impact des traitements sylvicoles sur la régénération naturelle en Guyane.* Mémoire C.N.E.A.R.C., Montpellier.
- BONNEAU, M. & SOUCHIER, B. (1979). — Constituants et propriétés du sol. In Duhaufour, P. & Souchier, B. (eds.), *Pédologie.* Masson, Paris, vol. 2 : 459 pp.
- BOULET, R. (1978). — Existence de systèmes à forte différenciation latérale en milieu ferrallitique guyanais : un nouvel exemple de couverture pédologique en déséquilibre. *Science du Sol*, 2 : 75-82.
- BOULET, R. (1990). — Organisation des couvertures pédologiques des bassins-versants ECEREX. Hypothèses sur leur dynamique. In *Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais, opération ECEREX.* Sarrailh, J.M. (dir.). Collection Ecologie et Aménagement Rural, I.N.R.A., Paris et CTFT, Nogent, pp. 15-45.
- BOULET, R., FRITSCH, E. & HUMBEL, F.X. (1979). — *Les sols des Terres Hautes et de la Plaine Côtière Ancienne en Guyane Française septentrionale : organisation en systèmes et dynamique actuelle de l'eau.* O.R.S.T.O.M., Cayenne, 160 pp.
- BOYÉ, M., CABAUSSSEL, G. & PERROT, Y. (1979). — Climatologie. In *Atlas des Départements Français d'Outre-Mer : 4. La Guyane.* C.N.R.S. et O.R.S.T.O.M., Paris, 36 planches.
- CHOUBERT, B. (1979). — Géologie. In *Atlas des Départements Français d'Outre-Mer : 4. La Guyane.* C.N.R.S. et O.R.S.T.O.M., Paris, 36 planches.
- C.P.C.S. (1967). — *Commission de pédologie et de classification des sols.* Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Grignon, 87 pp.

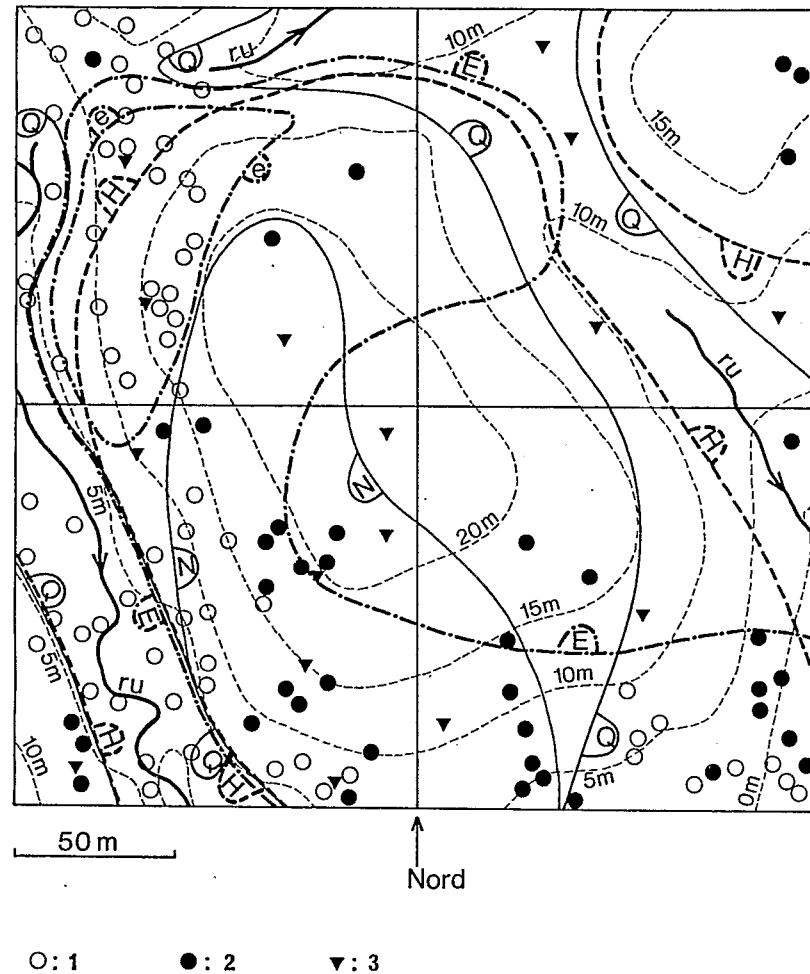


Figure 11. — Cartographie des caractères pédologiques et des peuplements adultes de deux espèces d'*Eperua* sur la parcelle 3 du dispositif « Forêt Naturelle ». 1 : *Eperua falcata* (diamètre > 30 cm) ; 2 : *Eperua grandiflora* (diamètre > 30 cm) (d'après P.M. Forget, 1988) ; 3 : emplacement des sondages à la tarière. ru : cours d'eau.

Les différentes courbes délimitent les caractères pédologiques suivants : c : profil utile épais de plus de 80 cm (du côté du descripteur). e : profil utile épais de plus de 100 cm (du côté du descripteur). h : hydromorphie de surface marquée : HY > 2 (du côté du descripteur). q : présence d'un horizon riche en sables grossiers épais de 40 cm ou plus : QZ > 1 (du côté du descripteur). n : présence d'un horizon riche en nodules ferrugineux épais de 40 cm ou plus : NO > 1 (du côté du descripteur). Note : la référence de niveau est relative, le point le plus bas de la parcelle figurant le zéro.

- FORGET, P.M. (1986). — *Quelques aspects de la régénération naturelle de deux Wapas : Eperua falcata et Eperua grandiflora (Caesalpinaceae)*. O.R.S.T.O.M., Cayenne.
- FORGET, P.M. (1988). — *Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise*. Thèse de Doctorat, Université Paris VI.
- 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. (1984). — *Les transformations d'une couverture ferrallitique en Guyane Française*. Thèse de Doctorat, Université Paris VII, 190 pp.
- GRIMALDI, M. & BOULET, R. (1990). — Intérêt de la caractérisation de l'espace poral dans l'étude du fonctionnement hydrodynamique d'une couverture ferrallitique sur socle en Guyane Française. *Cahiers de l'O.R.S.T.O.M., Série Pédologie*, 25 : 263-275.
- GUEHL, J.M. (1984). — Dynamique de l'eau en forêt tropicale humide guyanaise. *Ann. Sci. For.*, 41 : 195-236.
- HUMBEL, F.X. (1978). — Caractérisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, de sols de Guyane Française à dynamique de l'eau superficielle. *Science du 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 : 155-164.
- LESCURE, J.P., PUIG, H., RIERA, B. & SABATIER, D. (1990). — Une forêt primaire de Guyane Française : données botaniques. In *Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais, opération ECEREX*. Sarrailh, J.M. (dir.). Collection Ecologie et Aménagement Rural, INRA, Paris et CTFT, Nogent, pp. 137-168.
- OFFICE NATIONAL DES FORÊTS ET CENTRE TECHNIQUE FORESTIER TROPICAL (1977). — *Evaluation du potentiel ligneux de deux zones forestières de 20 000 hectares*. O.N.F., Cayenne, et C.T.F.T. Kourou.
- PRÉVOST, M.F. & PUIG, H. (1981). — Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de la forêt primaire et de forêt secondaire. *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> série, 3, section B, *Adansonia*, n° 2 : 147-171.
- PUIG, H., RIERA, B. & LESCURE, J.P. (1990). — Phytomasse et productivité. *Bois et Forêts des Tropiques*, 220 : 25-32.
- SABATIER, D. & PRÉVOST, M.F. (1990). — Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane Française. *Bois et Forêts des Tropiques*, 219 : 31-55.
- SCHULTZ, J.P. (1960). — Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. *Verhand. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk*, Amsterdam, ser. 2, 53 : 267 pp.

## L'ORQUE (*ORCINUS ORCA*) AUTOUR DE L'ARCHIPEL CROZET COMPARAISON AVEC D'AUTRES LOCALITÉS

Christophe GUINET  
Centre d'Etudes Biologiques des Animaux Sauvages,  
Villiers en Bois, F-79360 Beauvoir sur Niort.

L'Orque (*Orcinus orca*) est un prédateur cosmopolite présent dans l'ensemble des océans et mers du monde (Leatherwood et Reeves, 1983), mais l'essentiel des données relatives à la biologie de l'espèce provient des études conduites en Colombie Britannique (Bigg, 1982 ; Bigg *et al.*, 1987 ; Olesiuk et Bigg, sous presse ; Bigg *et al.*, sous presse). Ces études indiquent que l'organisation sociale est de type matriarcal. Par ailleurs, ces travaux ont permis d'identifier deux formes d'orques sympatriques se différenciant par leur morphologie, la taille de leur groupe social, leur régime alimentaire et leur écologie comportementale (Bigg, 1982 ; Bigg *et al.*, 1987 ; Guinet, 1990). L'une, appelée forme « passagère » se nourrit principalement de mammifères marins qu'elle chasse en groupes d'un à cinq individus, l'autre appelée « résidente » est ichtyophage et forme des groupes d'une douzaine d'individus (Bigg *et al.*, 1987). Deux populations se différenciant elles aussi par leur écologie comportementale ont été identifiées en Antarctique (Berzin et Vladimirov, 1983).

L'Orque est le Cétacé le plus fréquemment observé autour de l'archipel subantarctique de Crozet (46° 26' S, 51° 52' E) au Sud-Ouest de l'océan Indien (Fig. 1). Lesquin (1826) naufragé sur l'île de l'Est, fut le premier à rapporter leur présence et à les décrire chassant des éléphants de mer en bordure de plage.

Autour de Crozet les orques consomment une large variété de proies composée d'éléphants de mer (*Mirounga leonina*) (Voisin, 1972 ; Guinet et Jouventin, 1990), de manchots royaux (*Aptenodytes patagonicus*) et gorfous (*Eudyptes* sp.) (Ridoux, 1987 ; Guinet et Jouventin, 1990), de baleines franches (*Eubalaena australis*) et autres Cétacés (Belboech comm. pers. ; Guinet et Jouventin, 1990), et de poissons (Guinet et Jouventin, 1990).

Les objectifs de cette étude furent d'une part d'analyser le cycle annuel de la présence d'orques autour de l'île de la Possession en relation avec l'évolution des disponibilités alimentaires locales, d'apporter des informations relatives à la composition et à la dynamique sociale des groupes d'orques de l'archipel Crozet et, d'autre part, de comparer ces nouvelles données à celles disponibles pour d'autres régions du monde afin de mieux comprendre la sociobiologie de l'espèce.

### MÉTHODES

Cette étude s'est déroulée entre le 25 octobre 1987 et le 10 décembre 1990. Mes observations ont été complétées par celles réalisées par le personnel de la base