

# STRUCTURES, FLORES, DYNAMIQUES : RÉPONSES DES FORÊTS PLUVIALES DES PETITES ANTILLES AUX MILIEUX MONTAGNARDS

A. ROUSTEAU

Laboratoire de Biologie végétale, université des Antilles et de la Guyane

**Résumé :** Les modifications de la flore et de la structure forestière le long d'un gradient altitudinal, sont décrites pour le versant au vent des montagnes de Guadeloupe. Trois étages forestiers sont définis. Au-dessus de 400 ou 500 m d'altitude, la densité des peuplements augmente, la surface terrière diminue, la dominance des espèces abondantes s'accroît. L'analyse des distributions de fréquence de la densité permet l'interprétation suivante : en altitude, les conditions environnementales limitent la croissance des arbres ; la faiblesse des surfaces terrières explique qu'en sous-bois, l'éclaircissement permette l'établissement et le recrutement lents d'espèces peu tolérantes ; la régénération progresse sous les semenciers (imprégnation du site, auto-remplacement des espèces) ; à l'échelon local, cette flore dominée par des taxons peu tolérants, tend à se simplifier et à se perpétuer.

**Mots-clés :** Structure forestière, flore, gradient altitudinal, conditions environnementales, régénération, montagne, Guadeloupe.

**Abstract:** The modifications of forest structure and flora along an altitudinal gradient are described on the windward slope of Guadeloupe - a Caribbean island. Three altitudinal forest zones are characterized. When elevation is greater than 400 or 500 m (asl), tree density increases and basal area decreases. The dominance of abundant tree species becomes more pronounced. The frequency distribution of the density agrees with the following interpretation : the upslope edapho-climatic conditions are reducing tree growth ; because of low basal area, the understory light is often sufficient for slow establishment and recruiting of slightly tolerant species ; the regeneration tends to develop under the parent tree (site impregnation, species self-replacement) ; at the local scale, the "heliophilous" dominated flora tends to be conserved and to become simpler.

**Keywords.:** Forest structure, flora, altitudinal gradient, edapho-climatic conditions, regeneration, mountain, Guadeloupe.



## Introduction

Les petites îles telles que la Guadeloupe, offrent une diversité paysagère et climatique sans rapport avec leurs dimensions. Les *Cereus* du littoral ne sont souvent qu'à quelques kilomètres des forêts de brouillard. En ce qui concerne les forêts denses humides, cette contraction géographique des formations (*Massenerhebung*) rend l'effet d'altitude particulièrement spectaculaire.

On ne cherchera pas ici à identifier les facteurs édapho-climatiques responsables de l'effet d'altitude. Ce travail tente seulement, à propos d'une forêt dense humide naturelle, d'expliquer comment les modifications de la flore et de la structure forestière s'articulent entre elles. Ces modifications seront préalablement décrites. On montrera ensuite comment l'intensité de l'activité métabolique, en agissant sur la structure forestière locale et sa cinétique, détermine l'altération de la composition floristique.

## Domaine d'étude

La Guadeloupe est l'un des éléments de l'arc insulaire des Petites Antilles. Elle est formée de deux îles. La Grande-Terre, basse et calcaire ne sera pas évoquée dans ce travail. La Basse-Terre (ou Guadeloupe proprement dite) est une île montagneuse, située par 16° 10' de latitude nord et par 61° 40' de longitude ouest, dont le substrat géologique est essentiellement de nature volcanique (andésite, dacite). Son point culminant, au sud de l'île, est le volcan actif de la Soufrière (1 467 m).

L'étude proposée porte sur le versant oriental de la chaîne volcanique de la Basse-Terre, et ne concerne que les forêts naturelles situées à des altitudes supérieures ou égales à 300 m. Sur ce versant, la pluviométrie annuelle augmente avec l'altitude selon des gradients variables du nord (de 2 400 mm à 3 500 mm entre 300 et 600 m) au sud de l'île (4 800 mm à 10 000 mm entre 300 et 1 000 m). En revanche, l'évapotranspiration annuelle calculée selon la méthode de Thornthwaite (CLEMENT, 1965) décroît avec l'altitude d'une façon partout identique (de 1 200 mm à 1 000 mm entre 300 et 1 000 m). Il importe d'observer que dans le domaine étudié, au-dessus de 300 m d'altitude, le bilan d'eau annuel est toujours largement excédentaire et les bilans mensuels le sont tous eux aussi. Le gradient altitudinal de température est estimé à 0,6 °C pour 100 m (CABAUSSEL, 1982) et la moyenne thermique annuelle au niveau de la mer, sur la côte au vent, est voisine de 24,5 °C.

Au nord du domaine étudié, le substrat volcanique ancien (jusqu'à -10 Ma, ANDREIEV, BOUYASSE et WESTERCAMP, 1987) fournit des sols ferrallitiques fortement désaturés. Au sud, le volcanisme récent (formé de -60 000 ans jusqu'à aujourd'hui) du massif « Madeleine-Soufrière », produit à des altitudes inférieures à 800 m, des sols profonds à allophanes. A plus haute altitude, ces sols fertiles cèdent la place à des sols jeunes d'éboulis mêlés de cendres (COLMET-DAAGE, 1981).

## Méthodes

### L'inventaire

L'inventaire analysé est constitué de 21 parcelles distribuées le long de 4 transects à peu près perpendiculaires à l'axe principal de la chaîne montagneuse et espacés régulièrement du nord (transect 1) au sud (transect 4). Les parcelles sont placées tous les 100 m d'altitude (de 300 à 600 m pour les transects 1, 2 et 3, de 300 à 1 000 m pour le transect 4). Chaque parcelle est constituée de plateaux carrés de 10 m de côté (100 m<sup>2</sup>) alignés parallèlement aux courbes de niveau. On dispose de 18 parcelles de 8 placeaux, d'une parcelle de 4 placeaux, d'une de 9 et d'une de 10. Au total, les 21 parcelles dispersées sur le terrain correspondent à 167 placeaux de 100 m<sup>2</sup> (1,67 ha au total).

Dans chaque placeau, on a identifié et mesuré la circonférence à hauteur de poitrine des arbres de diamètre supérieur à 10 cm (DBH). 1 808 arbres représentant 85 espèces ont ainsi été inventoriés. Les plantes sont nommées conformément à la nomenclature adoptée par la « Flora of the Lesser Antilles » (HOWARD, 1988, 1989). Onze arbres, soit 0,608 % de l'effectif global, sont restés indéterminés. Cet inventaire a été effectué avec B. ROLLET, en 1985 - avant que le cyclone Hugo ne frappe la Guadeloupe.

## Le traitement des données

### ● Groupements floristiques

Les demi-parcelles (de 400 m<sup>2</sup>) ont été soumises à des classifications hiérarchiques ascendantes. Plusieurs essais ont été réalisés et les meilleurs résultats ont été obtenus en utilisant pour critère d'aggrégation le « lien maximum » à partir de distances de BRAY-CURTIS et de WHITTAKER (logiciel Ecodata, BOUCHON, 1992).

Pour juger de la valeur des hiérarchies réalisées, on a considéré leur capacité à regrouper rapidement les deux moitiés d'une même parcelle et à regrouper ensuite les parcelles en ensembles géographiques cohérents. Certaines parcelles de compositions floristiques singulières, isolées des autres par les premières analyses réalisées, ont été provisoirement exclues du traitement. Quatre groupes de parcelles, correspondant à quatre ensembles floristiques ont pu être distingués. La composition floristique de chaque groupe a été quantifiée. Les parcelles évincées initialement ont ensuite été examinées une à une. Elles ont pu alors être rapportées sans difficulté à l'un des quatre groupes identifiés.

### ● Équitabilité

Les calculs ont été réalisés en utilisant le logiciel « Ecodata » (BOUCHON, 1992). Du fait que les peuplements comparés diffèrent entre eux, tant par leur effectif d'arbres que par leur nombre d'espèces respectif, il convient de rapporter l'indice de diversité calculé à la diversité maximale théorique (DAGET, 1976). On utilise en conséquence l'équitabilité de Pielou (mieux nommée « régularité » selon FRONTIER et PICHOD-VIALE, 1990) :

$$R = \frac{H'}{\log_2 S}$$

(H' : indice de Shannon-Weaver ; S : nombre d'espèces)

Par construction, R varie entre 0 (régularité nulle) et 1 (régularité maximale théorique où toutes les espèces seraient représentées par un même nombre d'arbres).

## Résultats

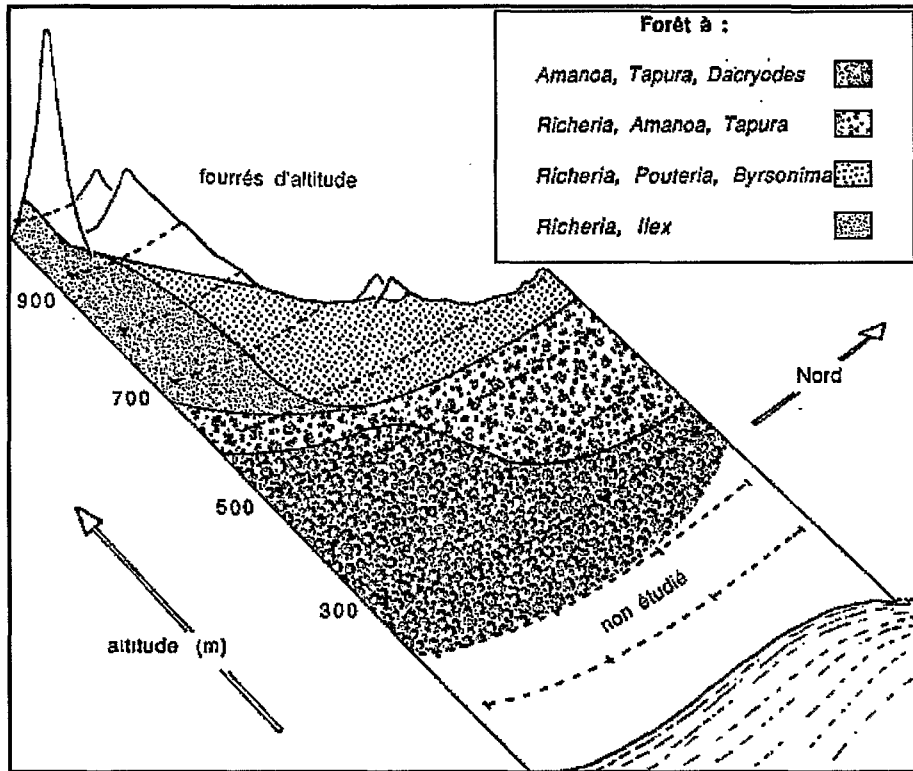
### A. Définition du gradient altitudinal

#### Floristique

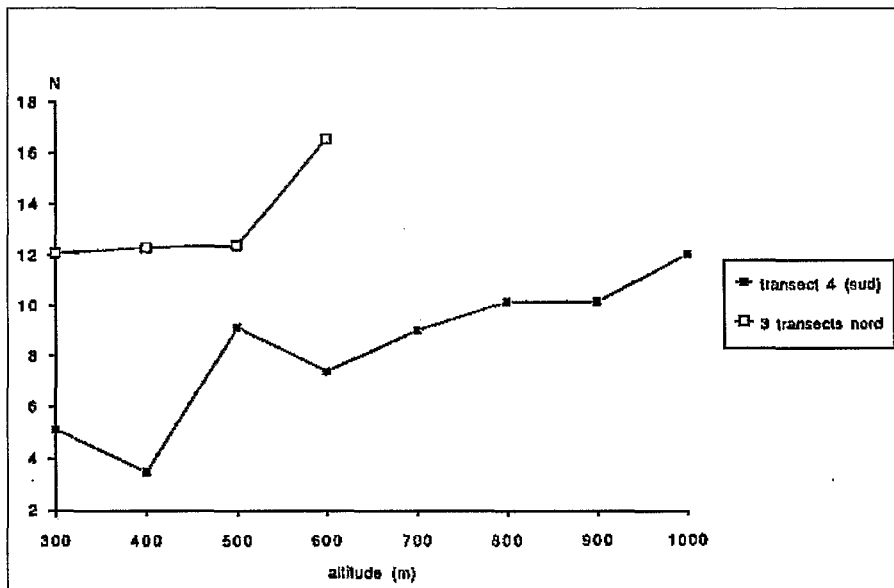
Les parcelles que l'analyse préliminaire a conduit à exclure, se singularisent par l'absence des espèces généralement dominantes. En altitude, *Guarea glabra*, *Cyathea arborea*, *Wercklea tulipiflora* (= *Hibiscus tulipiflorus*) et *Cecropia schreberiana* se substituent parfois, dans une parcelle ou une demi-parcelle, aux codominantes. En basse altitude, dans l'inventaire réalisé, les codominantes habituelles peuvent être remplacées, localement et à titre exceptionnel, par deux ou trois espèces globalement moins abondantes qu'elles : *Calyptanthes forsteri*, *Sterculia caribaea*, *Meliosma herbertii* et *Cecropia schreberiana*. Dans tous ces cas particuliers, la singularité des compositions floristiques s'explique soit par une surabondance localisée d'espèces de lumière (*Cecropia*, *Wercklea*), soit par le comportement grégaire prononcé de certains taxons (*Guarea*, *Calyptanthes*).

L'analyse fait finalement apparaître quatre types forestiers constituant trois étages de végétation (fig.1). Pour les désigner, on ne citera que les plus abondantes des espèces composant la voûte forestière. Les petites espèces telles que *Rudgea citrifolia* et *Cordia reticulata*, souvent très bien représentées, sont répandues dans les trois étages et ne sont en conséquence guère discriminantes dans le domaine étudié ici.

- Une forêt de basse altitude caractérisée par la dominance d'*Amanoa caribaea*, *Tapura latifolia* et *Dacryodes excelsa*. Cette formation s'étend jusqu'à 350 m d'altitude au nord et jusqu'à 550 m au sud.



**Figure 1**  
Étage des types forestiers au vent de la Basse-Terre.



**Figure 2**  
Nombre d'arbres (N) pour 100 m<sup>2</sup>.

- Une forêt d'altitude intermédiaire caractérisée par la codominance de *Richeria grandis*, *Amanoa caribaea* et *Tapura latifolia*. Cette formation est bien représentée au nord de l'île où elle s'étend de 350 à 550 m. Elle n'apparaît au sud, que dans une seule parcelle, à 600 m d'altitude sous forme d'une transition entre l'étage de basse altitude et la forêt de haute altitude. *Richeria* et *Tapura* conservent leur statut mais *Amanoa* est remplacé par *Dacryodes*.
- Une forêt de haute altitude caractérisée par la dominance de *Richeria grandis*. On y distingue deux faciès : un faciès où *Richeria* constitue 30 % des arbres (forêt à *Richeria*, *Pouteria*, *Byrsonima*) et un faciès plus diversifié que l'on ne rencontre qu'au sud de l'île sur les flancs du massif de la Soufrière (forêt à *Richeria*, *Ilex*).

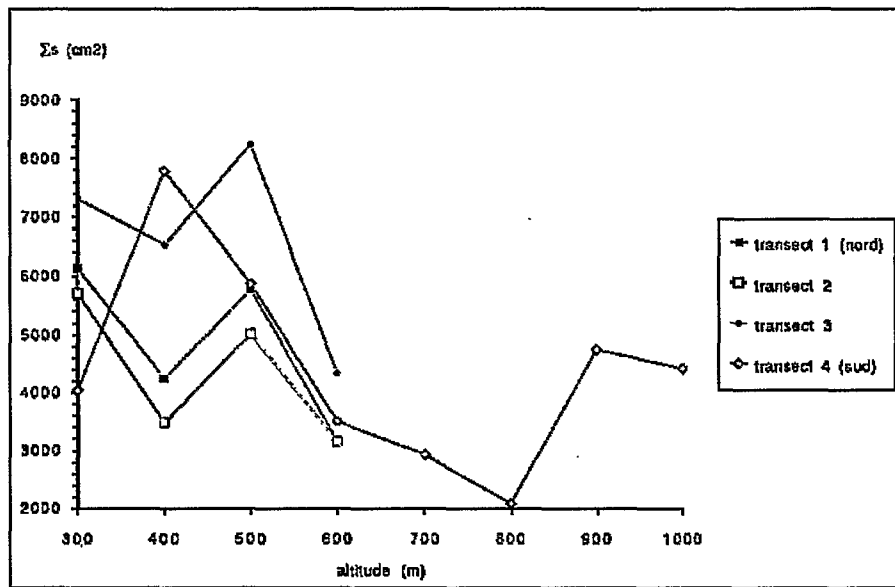
Les listes proposées ci-dessous pour chaque formation distinguée, donnent pour chaque espèce sa fréquence en % du nombre total des arbres relevés. Seules les espèces dont les fréquences sont supérieures à 4 % sont mentionnées.

Forêt à :	<b><i>Amanoa</i></b> <b><i>Tapura</i></b> <b><i>Dacryodes</i></b>	Forêt à :	<b><i>Richeria</i></b> <b><i>Pouteria</i></b> <b><i>Byrsonima</i></b>
<i>Amanoa caribaea</i>	12,40	<i>Richeria grandis</i>	31,47
<i>Rudgea citrifolia</i>	12,24	<i>Rudgea citrifolia</i>	11,89
<i>Tapura latifolia</i>	10,68	<i>Pouteria pallida</i>	10,72
<i>Dacryodes excelsa</i>	10,52	<i>Byrsonima trinitensis</i>	8,86
<i>Cordia reticulata</i>	7,85		
<i>Calyptanthes forsteri</i>	4,24		
<i>Licania ternatensis</i>	4,24		
<i>Prestoea montana</i>	4,24		
Forêt à :	<b><i>Richeria</i></b> <b><i>Amanoa</i></b> <b><i>Tapura</i></b>	Forêt à :	<b><i>Richeria</i></b> <b><i>Ilex</i></b>
<i>Richeria grandis</i>	16,44	<i>Richeria grandis</i>	17,73
<i>Amanoa caribaea</i>	10,19	<i>Guarea glabra</i>	8,03
<i>Rudgea citrifolia</i>	9,95	<i>Ilex sideroxyloides</i>	6,35
<i>Tapura latifolia</i>	9,49	<i>Cyathea arborea</i>	5,69
<i>Cordia reticulata</i>	5,32	<i>Wercklea tulipiflora</i>	5,69
<i>Calyptanthes forsteri</i>	4,63	<i>Inga ingoides</i>	4,35
		<i>Byrsonima trinitensis</i>	4,01
		<i>Cecropia schreberiana</i>	4,01

La circonférence maximale observée de *Cordia reticulata* est inférieure à 80 cm, celle de *Rudgea citrifolia* inférieure à 70 cm. Les abondances respectives de ces petits arbres permettent de les définir dans la forêt à *Amanoa*, comme des espèces du sous-bois relativement tolérantes à la pénombre. Au contraire, dans la forêt à *Richeria*, elles peuvent éventuellement participer à la constitution de la voûte.

Lorsqu'augmente l'altitude, la régularité de la composition floristique des peuplements tend à décroître sur chacun des quatre transects (fig. 2). On note cependant d'importantes différences entre les transects et sur un transect donné, on observe souvent entre deux parcelles voisines, des variations contraires à la tendance générale.

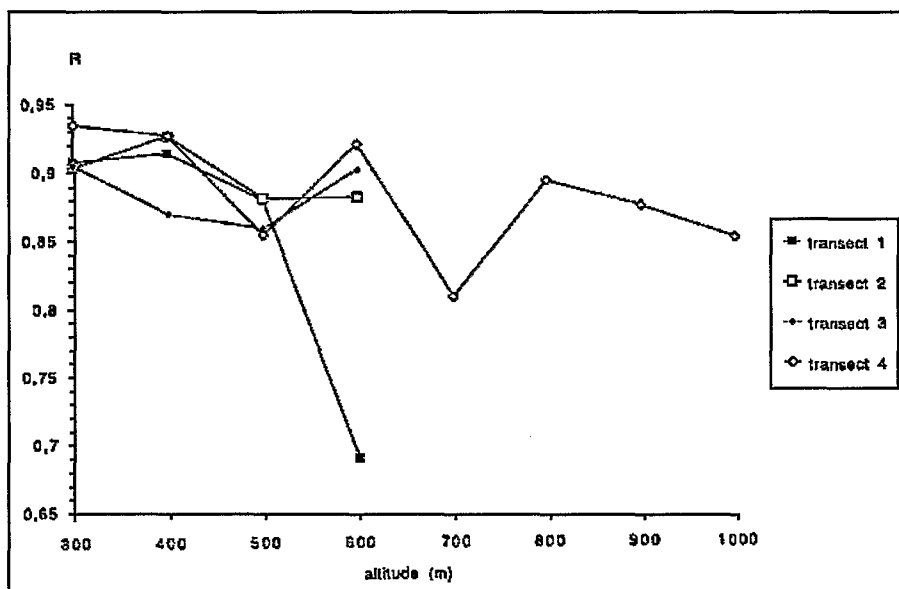
Cette information traduit le fait qu'en altitude, la dominance (en nombre d'arbres) des espèces les plus abondantes s'accroît. C'est d'ailleurs ce que laissent partiellement entrevoir les listes données ci-dessus.



**Figure 3**  
Surfaces terrières pour 100 m<sup>2</sup>.

#### Données structurales

Les données rapportées ici sont des moyennes rapportées à 1 plateau de 100 m<sup>2</sup>. Pour la densité (N) (fig. 3), les 3 transects nord sont très comparables. En revanche, les variations des surfaces terrières (Ss) le long des quatre transects doivent être distinguées (fig. 4).



**Figure 4**  
« Régularité » en fonction de l'altitude.

La densité d'arbres croît pour des altitudes supérieures à 400 ou 500 m. Les surfaces terrières décroissent pour des altitudes supérieures à 500 m sur le transect sud (transect n° 4) et à 400 m sur les autres transects (n° 1, 2 et 3). Ces altitudes correspondent à des seuils.

## B. Floristique et structure

Les données précédentes suggèrent que les modifications floristiques mises en évidence sont liées aux variations observées de la structure forestière.

### « Régularité » et structure

La régularité (ou équitabilité)  $R$  (calculée pour des demi-parcelles de 400 m<sup>2</sup>) est négativement liée à la densité ( $N$ ). La relation illustrée (fig. 5) est statistiquement significative (l'absence de corrélation de rang de Spearman est associée à une probabilité  $p = 0,02$ ).  $R$  répond moins nettement à la valeur de la surface terrière.

Lorsque le nombre d'arbres croît, l'abondance des espèces les mieux représentées augmente au détriment des autres.

En conséquence, la structure d'un peuplement traduit d'une certaine façon l'information floristique contenue dans l'indice  $R$ . Cette information apparaît en outre, plus étroitement liée à certains descripteurs de la structure du peuplement ( $N$ ) qu'à l'altitude.

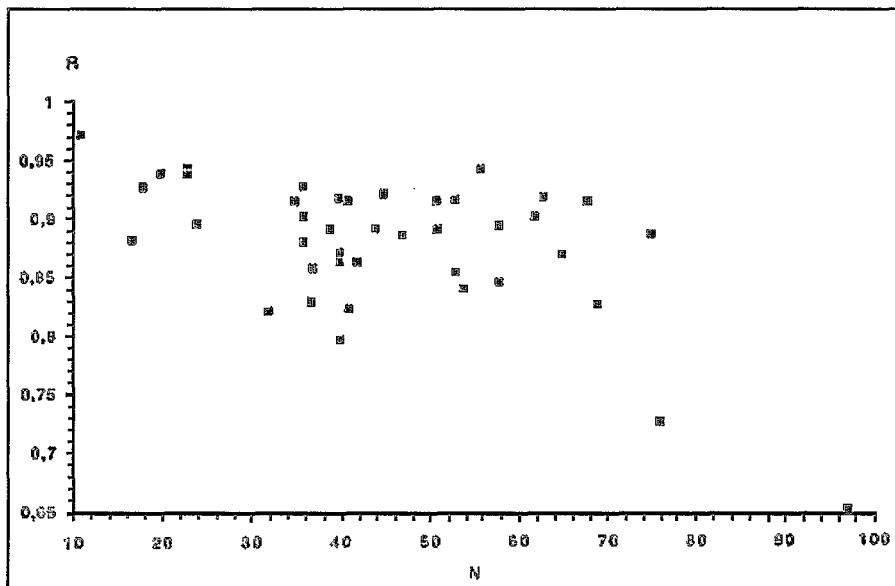


Figure 5

Régularité en fonction de l'effectif ( $N$ ) par demi parcelle (400 m<sup>2</sup>).

### Structures et types forestiers

Les unités floristiques comparées ici présentent des caractères structuraux globaux que l'on peut faire apparaître à travers la distribution de fréquence de la densité ( $N$ ) par placeau de 100 m<sup>2</sup>. Cette présentation apporte évidemment plus d'informations que la seule considération des moyennes. On a exclu de l'analyse, certaines parcelles dont les caractères structuraux étaient manifestement étrangers à ceux de l'ensemble de l'échantillon. L'étude suivante porte donc sur 44 placeaux de 100 m<sup>2</sup> de forêt à *Richeria* et 42 placeaux de forêt à *Amanoa*.

Un modèle théorique, calculé et aimablement communiqué par C. PONTIKIS (cf. annexe), a pu être ajusté à la distribution réelle. A partir de cette distribution (de mode connu), l'ajustement se fait en modifiant la valeur d'un seul paramètre libre «  $a$  ». Pour un mode donné, l'exposant «  $a$  » (négatif), mesure d'abord l'étalement de la distribution : plus il diminue, plus la distribution se resserre autour de son mode. Il intervient ensuite dans l'expression de la vitesse d'évolution de l'effectif  $N$  (cf. annexe) : plus il diminue, plus cette vitesse diminue rapidement en fonction de la variable et plus cette vitesse est grande pour de faibles valeurs de la variable. Cette « vitesse » est le bilan net de deux processus antagonistes : le recrutement et la mortalité. Compte tenu de ce qu'on appelle



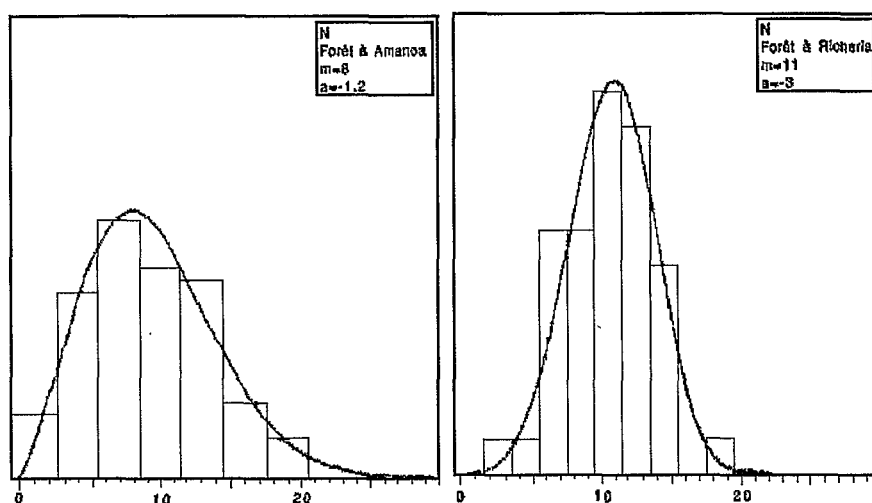


Figure 6

Ajustements de la fonction choisie aux distributions d'effectifs ( $N/100 \text{ m}^2$ ) ( $m$  : mode de la distribution ;  $a$  : exposant du modèle).

« recrutement » le franchissement du diamètre conventionnel de 10 cm, on observera que ce recrutement est essentiellement une mesure de la croissance des petits arbres.

Les ajustements réalisés (fig. 6) conduisent alors aux interprétations suivantes. Pour de petites valeurs de l'effectif ( $N < 5$ ), lorsque le recrutement l'emporte sur la mortalité, la densité d'arbres s'oppose moins au recrutement dans la forêt à *Richeria* que dans la forêt à *Amanoa*. La forte accumulation de parcelles à proximité du mode ( $N = 11$ ) révèle dans la forêt à *Richeria*, un phénomène de saturation qu'on n'observe pas dans les peuplements à *Amanoa*. La probabilité qu'une parcelle donnée atteigne de hautes densités d'arbres ( $N = 20$ ) est ainsi plus faible en forêt d'altitude - alors que la densité moyenne y est plus élevée. Une mortalité supérieure (peu vraisemblable d'après nos suivis actuels) ou une croissance très faible en sous-bois s'y oppose.

Les croissances faibles de la forêt d'altitude à *Richeria* ont pour conséquences essentielles de permettre au recrutement (nécessairement lent) de se prolonger durablement - même sous des peuplements déjà fournis ( $N < 11$ ).

## Discussion

La forêt dense étudiée, située au-dessus de 300 m d'altitude sur le versant au vent de la Basse-Terre, présente les densités et les surfaces terrières élevées qui caractérisent certaines forêts de montagne tropicale (ROLLET, 1978). La présence de taxons orophiles (*Guarea*, *Ilex*, *Clusia*, *Podocarpus*, *Cyathea*... ; cf. SCHNELL, 1971) parfois abondants même à 300 m (Lauraceae, *Miconia*...) renforce cette parenté.

Le versant analysé ici possède une richesse floristique relativement limitée et de ce fait, présente une certaine unité (STEHLE, 1935 ; PORTECOP, 1980). On peut cependant y distinguer plusieurs groupements.

L'étagement des formations végétales tel que le laissent apparaître les inventaires et les analyses rapportés plus haut, correspond à peu près aux résultats de BEARD (1949) en Dominique, l'île voisine de la Guadeloupe. Les compositions floristiques sont elles-mêmes assez comparables. On a pu néanmoins discerner en Guadeloupe, une forêt à *Richeria*, *Amanoa*, *Tapura*, qui semble devoir prendre place dans ce que BEARD nomme « Lower Montane Rain Forest ».

Si cet étagement procède par une suite de substitutions affectant le cortège des espèces les plus abondantes, il apparaît une césure prononcée vers 550 m (ou 650 m au sud de l'île). Là, la fré-

quence de *Richeria grandis* augmente d'une façon caractéristique. Cette césure se manifestant sur les quatre transects, ne semble imputable ni au bilan hydrique, ni aux facteurs édaphiques (facteurs variant fortement d'un transect à l'autre). En revanche, une moyenne thermique annuelle de l'ordre de 21 ou 22 °C pourrait en rendre compte. De telles césures floristiques imputées à la température semblent exister ailleurs (500 m, à la Réunion, selon DUPOUEY et CADET, 1986 ; 1 200 m, 18 °C au Mont Kinabalu, à Bornéo, selon KITAYAMA, 1992).

Dans le secteur étudié, l'augmentation de la densité et la diminution de la surface terrière interviennent simultanément, vers 400 m au sud de l'île ou 500 m ailleurs. Ces tendances altitudinales, habituelles, ne sont pourtant pas partout corrélatives (GRUBB *et al.*, 1963 ; KITAYAMA, 1992).

L'altitude seuil à partir de laquelle varient la densité et la surface terrière, est inférieure de 150 m environ à la limite inférieure de la forêt à *Richeria*. Or une bonne partie des taxons édificateurs de cette formation (*Richeria grandis*, *Byrsonima trinitiesis*, *Ilex sideroxyloides* et *Inga ingoides*, notamment) ne sont aux altitudes inférieures que des arbres de seconde grandeur, habituellement peu abondants et tolérant peu l'ombre. La forêt d'altitude emprunte donc une fraction importante de sa flore arborée à la strate moyenne et au contingent héliophile des forêts à *Amanoa*. Une telle composition peut en partie expliquer les faibles surfaces terrières enregistrées.

Mieux que l'altitude, la densité des peuplements explique la baisse de l'indice de régularité et par suite, l'accentuation de la dominance (évaluée ici en nombre d'arbres). C'est précisément lorsque la densité augmente et que la surface terrière diminue, que ces espèces pourtant peu tolérantes, se régénèrent abondamment au point de limiter l'effectif des éléments accompagnateurs et d'atteindre un statut accentué de dominantes.

Les forêts antillaises intègrent nécessairement, tant à travers leurs structures qu'à travers leurs compositions floristiques, l'action dévastatrice et récurrente des cyclones. Les pulsations sylvigénétiques imprimées par de tels événements, expliquent sans doute certaines caractéristiques générales des peuplements étudiés ici. L'effet d'altitude observé en Guadeloupe n'est cependant pas fondamentalement différent de ce qu'on observe ailleurs. On doit noter que les dégâts provoqués par les ouragans sont extrêmement variés dans leur intensité et dans leur nature ; ils ne peuvent être considérés homogènes que sur de très petites surfaces. La dispersion géographique des parcelles étudiées ici permet d'atténuer l'incidence d'éventuelles particularités locales, qu'elles soient ou non liées aux cyclones. Tel qu'il est analysé dans ce travail, l'effet d'altitude - ou du moins ses composantes les plus remarquables - s'expriment indépendamment des modes variés que peut revêtir la dynamique forestière locale. L'effet d'altitude ne traduit essentiellement - selon nous - que le ralentissement de la croissance.

On peut comprendre en effet, le long du gradient altitudinal étudié, les modifications structurales et floristiques, intimement liées entre elles, comme une réponse synthétique à la diminution sévère du potentiel écologique. Quelles que soient les contraintes environnementales responsables (hydriques, thermiques, édaphiques...), elles se traduisent par un ralentissement des processus biologiques : les plantes poussent moins vite (MURPHY, 1975 ; GRUBB, 1977 ; GOLLEY, 1979). L'espace disponible se sature moins rapidement ; les surfaces foliaires, qui peuvent être considérées comme grossièrement proportionnelles à la surface terrière (SHINOZAKI *et al.*, 1964 ; LESQUIRE *et al.*, 1983) interceptent moins l'éclairement (GRUBB et WHITMORE, 1967). Le recrutement des jeunes arbres, quoique très lent, se prolonge sans qu'en soient exclues les espèces héliophiles. La profusion des herbacées, des fougères, des épiphytes à la base des troncs, témoignent sans doute de ces conditions d'éclairement peu limitantes. Lorsqu'un arbre meurt, l'ouverture, liée à ses dimensions, reste modérée. L'abondante régénération lentement constituée, autorise un recrutement lent mais non différé. Ce mécanisme presque continu, favorise l'auto-remplacement. C'est simplement sous un *Richeria* que les graines de *Richeria* tombent le plus fréquemment et, du fait que les contraintes biotiques demeurent peu sélectives, cette « imprégnation » du site (ROUSTEAU, 1990) réduit la possibilité qu'une autre espèce s'y installe. Cet effet d'imprégnation entretient, voire explique, l'accentuation de la dominance dans les forêts d'altitude (évaluée par la baisse de l'indice de régularité R).

A basse altitude, dans les forêts vigoureuses, les contraintes qui s'opposent au recrutement des arbres sont pour une certaine part, le fait des grands arbres en place. Pour une autre part elles doi-

vent être imputées à d'autres types de plantes : les héliophiles herbacées ou lianescentes à l'occasion de grandes ouvertures, mais aussi les petits arbres (*Rudgea citrifolia*, *Cordia reticulata*) ou des arbustes (*Psychotria*) qui s'établissent dans les sous-bois longtemps non perturbés.

En somme, lorsque s'accroissent les contraintes mésologiques, les contraintes biotiques s'atténuent. Les modalités de la régénération deviennent plus favorables aux espèces héliophiles et augmentent la probabilité d'auto-remplacement. Elles tendent à conserver et à simplifier la composition floristique locale.

Ces diverses modifications, parce qu'elles ne résultent que du seul ralentissement de la cinétique des peuplements végétaux, doivent se retrouver à chaque fois que les conditions mésologiques se font plus contraignantes (refroidissement, sécheresse, salinité...). Dans le domaine étudié ici, il n'est pas nécessaire d'avoir recours à la spécialisation des taxons pour expliquer la composition floristique des peuplements d'altitude - du moins en ce qui concerne les arbres les plus abondants.

**Remerciements** Nous tenons à remercier C. BOUCHON (laboratoire de Biologie animale, univ. Antilles-Guyane) de nous avoir conseillé dans le domaine de l'analyse des données ; C. ΠΟΝΤΙΚΙΣ (laboratoire de Physique atmosphérique, univ. Antilles-Guyane) pour ses suggestions et la modélisation des distributions de fréquence. Nos remerciements vont aussi à J. JEANNETE (Office national des forêts) pour l'aide apportée à la réalisation du travail de terrain. L'Office national des forêts et le Parc national de la Guadeloupe ont contribué financièrement à la réalisation de ces travaux.



## BIBLIOGRAPHIE

- ANDRIEV P., BOUYSSÉ P. et WESTERCAMP D. - 1987 - Géologie de l'arc insulaire des Petites Antilles et évolution dynamique de l'Est caraïbe. Thèse d'Etat Univ. Bordeaux.
- BEARD J. S. - 1949 - The natural vegetation of the windward & leeward islands. Clarendon Press Oxford.
- BOUCHON C. - 1992 - Logiciel ECODATA. Université des Antilles et de la Guyane, Pointe-à-Pitre.
- CABAUSSEL G. - 1982 - Climatologie. In « La Guadeloupe », Atlas des DOM. CNRS.
- CLEMENT R. - 1965 - Essai de classification des différents climats de la Guadeloupe. Météorologie nationale.
- COLMET-DAAGE F. - 1981 - Pédologie. In « La Guadeloupe », Atlas des DOM. CNRS.
- DAGET J. - 1976 - Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris.
- DUPOUEY J. L. & CADET T. - 1986 - Subdivisions de la forêt de bois de couleur à l'île de la Réunion. *Annales des Sciences Forestières*, 43 (1) : 103-114.
- FRONTIER S. et PICHOD-VIALE D. - 1991 - Ecosystèmes : structure, fonctionnement et évolution. Masson, Paris.
- GOLLEY F. B. - 1979 - Production primaire brute et nette, paramètres de croissance. In Ecosystèmes forestiers tropicaux. UNESCO, Paris.
- GRUBB P. J. - 1977 - Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8 : 83-107.
- GRUBB P. J., LLOYD J. R., PENNINGTON T. D. & WHITMORE T. C. - 1963 - A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I The forest structure, physiognomy and floristics. *Journal of Ecology*, 51 : 567-601.
- GRUBB P. J. & WHITMORE T. C. - 1967 - A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. III The light reach in the ground vegetation. *Journal of Ecology*, 55 : 37-57.
- HOWARD R. A. - 1988-1989 - Flora of the Lesser Antilles. Dicotyledoneae (vol. 4, 5 & 6). Arnold arboretum, Harvard University.
- KITAYAMA K. - 1992 - An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio*, 102 : 149-171.
- LESCURE J.P., PUIG H., RIERA B., LECLERC D., BEEKMAN A. & BENETEAU A. - 1983 - La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Oecologica / Oecologia Generalis*, 4 (3) : 237-251.
- MURPHY P. G. - 1975 - Net primary productivity in tropical terrestrial ecosystems. In H. LEITH and R. WHITTAKER (Eds.), Primary Productivity of the Biosphere. Springer-Verlag, Berlin.
- ORTECOP J. - 1980 - Végétation. In « La Guadeloupe », Atlas des DOM, CNRS.
- ROLLET B. - 1978 - Organisation des écosystèmes forestiers tropicaux. In Ecosystèmes forestiers tropicaux. UNESCO, Paris.
- ROUSTEAU A. - 1990 - Essai sur le polymorphisme des plantules d'Angiosperme. Thèse d'Etat Univ. P. et M. Curie.
- SCHNELL R. - 1971 - Introduction à la Phytogéographie des pays tropicaux. Vol. II. Gauthier-Villars, Paris.
- SHINOZAKI K., YODA K., HOZUMI K. & KIRA T. - 1964 - A quantitative analysis of plant form - The pipe model theory. II Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology*, 14 (4) : 133-139.
- STEHLE H. - 1935 - Essai d'écologie et de géographie botanique. Flore de la Guadeloupe et dépendances, 1. Basse-Terre.



## ANNEXE

### Modèle de distribution

(dû à C. ΠΟΝΤΙΚΙΣ, laboratoire de Physique atmosphérique, université des Antilles et de la Guyane)

t étant le temps, N(t) le nombre d'arbres présents dans un placeau et F(N,t) la fonction de distribution de N.

$$\frac{\partial}{\partial N} (F \cdot dN/dt) + \frac{\partial F}{\partial t} = 0$$

On pose :  $dN/dt = A \cdot N^a$  (a < 0)

L'intégration fournit :

$$g(N) = K \cdot N^{-a} \cdot \exp \left[ \frac{-b}{A \cdot (1-a)} \cdot N^{1-a} \right]$$

(K et b constantes)

En dérivant g par rapport à N et en intégrant g entre 0 et l'infini, on calcule successivement  $\frac{-b}{A}$  et K :

M étant le mode de la distribution, P le nombre total de placeaux,

$$\frac{-b}{A} = a \cdot M^{(a-1)} \quad K = -a \cdot P \cdot M^{(a-1)}$$

La variation de N en fonction du temps peut alors s'écrire :

$$dN/dt = \frac{-b}{a \cdot M^{(a-1)}} \cdot N^a$$