



Le marais de Kaw

D. Guiral

Si les paysages des abords de la rivière de Kaw, important site touristique, étaient, mais à tort, considérés comme des archétypes d'espaces naturels, la partie centrale du marais, inaccessible par la route et les eaux, était jusqu'à une période très récente restée vierge de toute pénétration humaine. La découverte, puis la dépose depuis les airs d'une plate-forme de recherche au cœur du marais, allaient bouleverser les connaissances du fonctionnement global de cet immense marais et donner l'occasion à des scientifiques d'étudier, au cours de missions en totale autarcie, des populations végétales et animales très rares et cela dans un contexte d'absence historique de perturbations humaines.



Le 4 décembre 2001, l'arrivée par hélicoptère sur une mare perdue au cœur du marais de Kaw d'une petite plateforme flottante de débarquement et d'une barge à la fois lieu de vie et laboratoire, a correspondu à un projet dont la concrétisation aura demandé plus de quatre années. Elle a été surtout le début d'une aventure scientifique qui sera marquée par une succession de découvertes naturalistes, fruit de la collaboration de diverses équipes et instituts de recherche. Très tôt, parmi les objectifs initiaux de description et d'inventaire, il est apparu comme prioritaire à tous de définir les modalités de fonctionnement de ce milieu écologique remarquable, jusqu'alors jamais pénétré et très probablement jamais modifié par une présence humaine compte tenu de son inaccessibilité passée et actuelle tant par voie terrestre qu'aquatique.

Un projet dont les ambitions se sont donc progressivement accrues en fonction de l'avancée des découvertes alors qu'initialement, lors de sa conception, il n'avait été envisagé que comme un complément à une étude globale hydrologique, sédimentologique, chimique et biologique de la rivière de Kaw. Si la rivière de Kaw n'est qu'un petit fleuve côtier d'une soixantaine de kilomètres de long - dont le bassin versant et les débits sont ainsi très éloignés de ceux des grands fleuves de la Guyane comme le Maroni ou l'Oyapock -, elle présente néanmoins un très grand intérêt scientifique. En particulier, elle constitue le principal axe de drainage d'une immense zone humide dont la superficie totale est estimée à 1 373 km², subdivisée en deux secteurs: palustre d'eau douce et littoral d'eau saumâtre, respectivement de 1 058 km² et 315 km².

▲ Les limites nord de la zone d'eau libre de la mare Annie.







▲ Limite Est de la zone d'eau libre de la mare Annie, qui se prolonge ensuite par d'étroits chenaux, passant sous la végétation arbustive utilisée par les oiseaux d'eau comme support et matériau pour la construction de leurs nids.

1. Des hydrosystèmes caractérisés par des eaux :
 - soit en permanence douces et stagnantes, pour des paysages de marais et de forêts marécageuses plus ou moins régulièrement inondés en fonction des saisons ;
 - soit par des eaux à salinité variable selon l'importance des intrusions marines et des précipitations, pour des paysages de vasières et de mangroves dont les rythmes de submersion sont définis par les cycles des marées et par leur positionnement topographique et leur hauteur relative par rapport au niveau océanique moyen.

Histoire d'une zone humide "naturelle" riche d'un lourd passé

Regroupant divers écosystèmes où l'eau constitue toujours l'élément structurant majeur¹, la dépression littorale qui s'étend au pied du versant nord-est de la montagne de Kaw constitue la plus vaste zone humide française, reconnue pour sa valeur biologique au plan national et international (ZNIEFF de type 1 en 1992, réserve naturelle en 1998, Parc régional en mars 2001 et site Ramsar depuis 1993). Paradoxalement, si cette reconnaissance était unanime, elle ne reposait que sur des données très éparées, correspondant pour l'essentiel à des inventaires botaniques et relatifs à certaines populations animales rares, endémiques, remarquables ou emblématiques de batraciens (tel un crapaud, l'Atélope jaunâtre : *Ateolopus flavescens*, ou un batracien serpentiniforme dépourvu de membres : *Typhlonectes compressicauda*), d'oiseaux (Hoazin, Canard musqué, Ibis rouge), de poissons (Tarpon et Atipa), mais surtout de crocodiliens qui ont grandement contribué à la célébrité et à la renommée internationale des marais de Kaw-Roura. En effet, il co-existe au sein de cette zone humide quatre espèces de caïmans : le Caïman rouge (*Paleosuchus palpebrosus*), le Caïman gris ou à front lisse

(*Paleosuchus trigonatus*), le Caïman à lunettes (*Caiman crocodilus*) et surtout le devenu très rare Caïman noir (*Melanosuchus niger*). Par son isolement, et depuis quelques années par les mesures de protection qui ont été mises en œuvre dans la logique des classements dont bénéficie le marais, la population des marais de Kaw constituerait l'une des dernières populations au monde de cette espèce avec une structure démographique équilibrée (et donc viable). Une espèce dont la taille des individus adultes, plus de 4 m pour les mâles, est la plus grande des crocodiliens qui vivent actuellement sur le continent américain.

Ces connaissances parcellaires plus naturalistes que biologiques ou écologiques étaient, en outre, limitées aux trois principaux cours d'eau qui drainent le marais : les criques Angélique et Gabrielle mais surtout la rivière de Kaw, la seule véritablement et en permanence accessible. En effet, une piste passant au sommet de la montagne de Kaw a été aménagée et viabilisée en 1996 (correspondant maintenant à la route départementale 6) en continuité d'un pont construit en 1993 pour la traversée du Mahury. Ces infrastructures ont permis des liaisons fiables et rapides entre Cayenne et la rivière de Kaw, où un débarcadère a été sommairement aménagé,

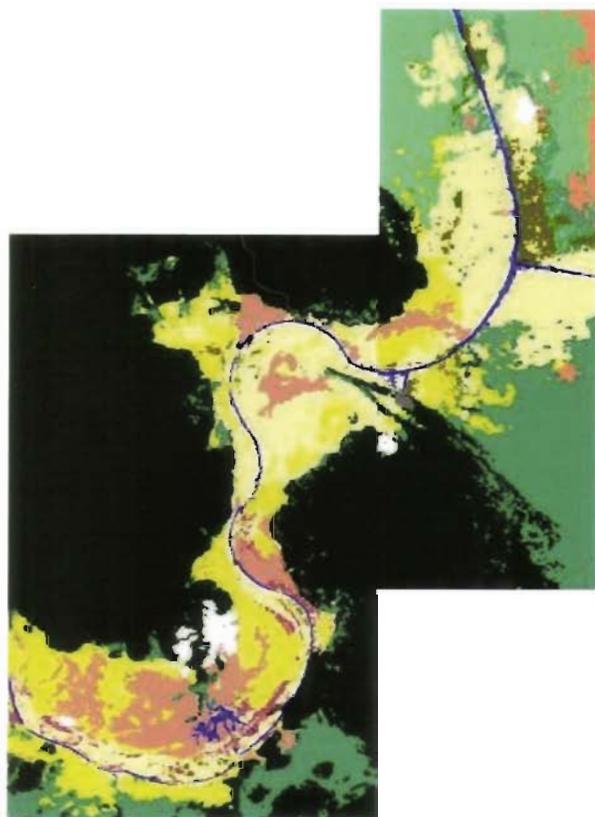


rive gauche, situé à une quarantaine de kilomètres en amont de l'estuaire. De ce point, il a été alors possible de rejoindre par bateau le bourg de Kaw, situé à 8 km en aval de l'embarcadère et relié à la rivière par un chenal creusé de 300 m de long. Ce désenclavement routier récent, en partie motivé par un souci de valorisation éco-touristique du marais, a constitué un facteur très important de mutation des activités et des mentalités des habitants du bourg de Kaw, une petite communauté d'une quarantaine de résidents permanents, rattachée administrativement à la commune de Régina (la seconde commune de France par sa superficie de 11 470 km² et dont la population, en mars 1999, n'était que de 765 habitants), distante à vol d'oiseau de 22,5 km, mais à plus de 150 km par la route. La population du bourg de Kaw, qui se reconnaît comme issue d'anciens esclaves ayant fui les grandes plantations (les "habitations") avant l'abolition de l'esclavage, a fonctionné sur une longue période en quasi-autarcie. Cette très faible occupation humaine actuelle des abords de la rivière de Kaw s'oppose ainsi à l'existence d'importants vestiges de polders bien visibles lors de survols aériens. Cette forte emprise des activités agricoles le long des berges de la rivière de Kaw au cours de la période esclavagiste est en outre attestée par

de remarquables documents cartographiques conservés à Cayenne, où sont figurés la délimitation des parcelles et le nom de leurs exploitants. De très importants travaux de poldérisation, d'irrigation, d'assèchement des marais et de mise en culture des terres basses ont ainsi été réalisés le long des rives droite et gauche de la rivière de Kaw, en amont des secteurs susceptibles d'intrusions marines. Ces opérations s'intégraient à un très vaste projet d'aménagement des secteurs littoraux compris entre les fleuves du Mahury et de l'Approuague. Le concepteur de ce plan fut un suisse, Samuel Guisan, ingénieur en agronomie et en hydraulique, ancien régisseur d'une sucrerie au Suriname. Il fut chargé de concrétiser les options retenues par l'un des commissaires généraux de la Guyane, Pierre-Victor Malouet, qui avait été envoyé par Louis XVI en 1776 pour contribuer au développement de la colonie. En particulier, un canal de 7,6 km de long, localement dénommé canal Roy, dont les travaux débutèrent vers 1785 en aval du bourg, fut creusé afin d'assurer une connexion de la rivière de Kaw à l'estuaire de l'Approuague. Cette réalisation devait faciliter la commercialisation et l'exportation, principalement vers la métropole et les Antilles, des riches et diverses productions agricoles du marais et

◀ Double-page précédente : Limite ouest de la zone d'eau libre de la mare Annie se prolongeant, après un herbier dense de Cypéracées (*Eleocharis interstincta*), par une forêt marécageuse à "palmiers-bâches".

▲ Départ de la plateforme le matin pour la prospection de l'ensemble du réseau de mares d'eau libre en relation avec la grande mare, la seule dont la taille permet une approche par hélicoptère.



▲ Figure 1: Caractérisation des formations végétales, par télédétection hyperspectrale CASI de la zone inondable du marais de Kaw (orientation Nord-Sud).

- Vert sombre: forêt dense sur sol ferrallitique.
- Vert clair: forêt marécageuse.
- Brun rouge: sol nu et zone de brûlis.
- Rose orangé: prairie inondable à dominante de cypéracées.
- Jaune: prairies temporairement inondées associant graminées et "moucou-moucou".
- Jaune pâle: prairies graminéennes.
- Bleu: zones d'eau libre.

des collines environnantes (cacao, café, roucou, indigo, coton, girofle, cannelle).

L'estuaire de la rivière de Kaw, comme tous les estuaires des fleuves du plateau des Guyanes, et ce d'autant plus s'ils drainent de petits bassins versants, est soumis aux transports des sédiments de l'Amazone. Avec un bassin versant de l'ordre de 10 000 km² et un débit moyen supérieur à 300 m³.s⁻¹, l'Approuague est moins contraint par les dynamiques hydro-sédimentaires littorales que ne peut l'être la rivière de Kaw. La morphologie et la bathymétrie de cet estuaire sont ainsi relativement plus pérennes que celles de la rivière de Kaw. En conséquence l'Approuague, *via* le canal de Kaw, a donc été considéré comme plus propice pour devenir un axe de transit pour la circulation des biens et des personnes et pour assurer le développement des activités agricoles dans le marais. Il

a été noté que si l'estuaire de Kaw a connu et connaît de très importantes modifications de sa configuration, la partie amont de son cours s'est remarquablement conservée, comme en atteste l'étude de la répartition des formations végétales en 2001 par télédétection hyperspectrale (Fig. 1). Les méandres sont demeurés strictement identiques sur une période de près de 200 ans, et cela malgré une topographie globalement très plane et des périodes longues de submersion chaque année au cours de la saison des pluies.

Pour le marais de Kaw, comme pour toute la Guyane, la première abolition de l'esclavage le 14 juin 1794 conduisit à l'arrêt des grands projets de maîtrise hydraulique et de rentabilisation agricole du marais, qui avaient été conçus dans le cadre de grandes "habitations" pouvant regrouper plus de 200 esclaves. La réalisation d'un second canal, le canal Torcy, dont il ne reste maintenant que l'ébauche au niveau des polders Marianne, n'est ainsi restée qu'à un stade de projet. Ce second canal bordé de polders devait en arrière-mangrove longer toute la côte et mettre en connexion la rivière de Kaw et l'estuaire du Mahury. Cet axe de pénétration de l'ensemble du marais aurait permis l'exportation directement vers Cayenne des productions des polders du marais et de la rivière de Kaw, et *via* le canal Roy de ceux installés le long de l'Approuague.

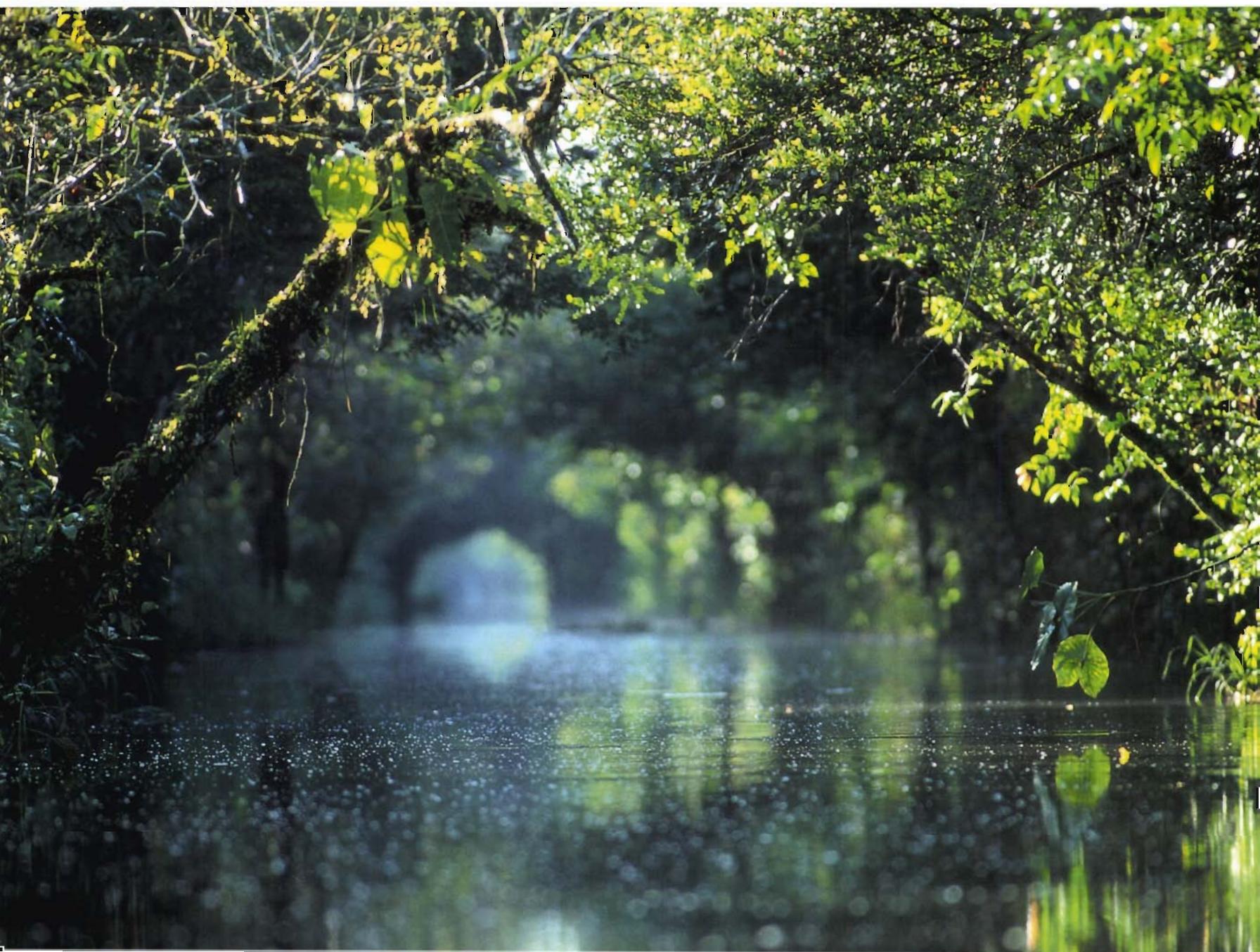
Avec le rétablissement par Bonaparte de l'esclavage en 1802, les exploitations retrouvèrent une certaine prospérité, surtout consécutivement à l'introduction de la canne à sucre. Diverses épices comme le poivre et la vanille étaient aussi produites à cette époque. La domination portugaise de la Guyane de 1809 à 1817 n'apporta pas de modification notable aux systèmes de production. En 1819, Pierre Clément, baron de Laussat, installera 200 ressortissants chinois pour développer dans le marais et sur les collines environnantes la culture du thé. Cependant, en raison de la pénibilité du travail, ce projet n'aboutira pas. En revanche, l'exploitation du bois de rose (*Aniba rosædora*), initialement pour l'ébénisterie, connaîtra un certain

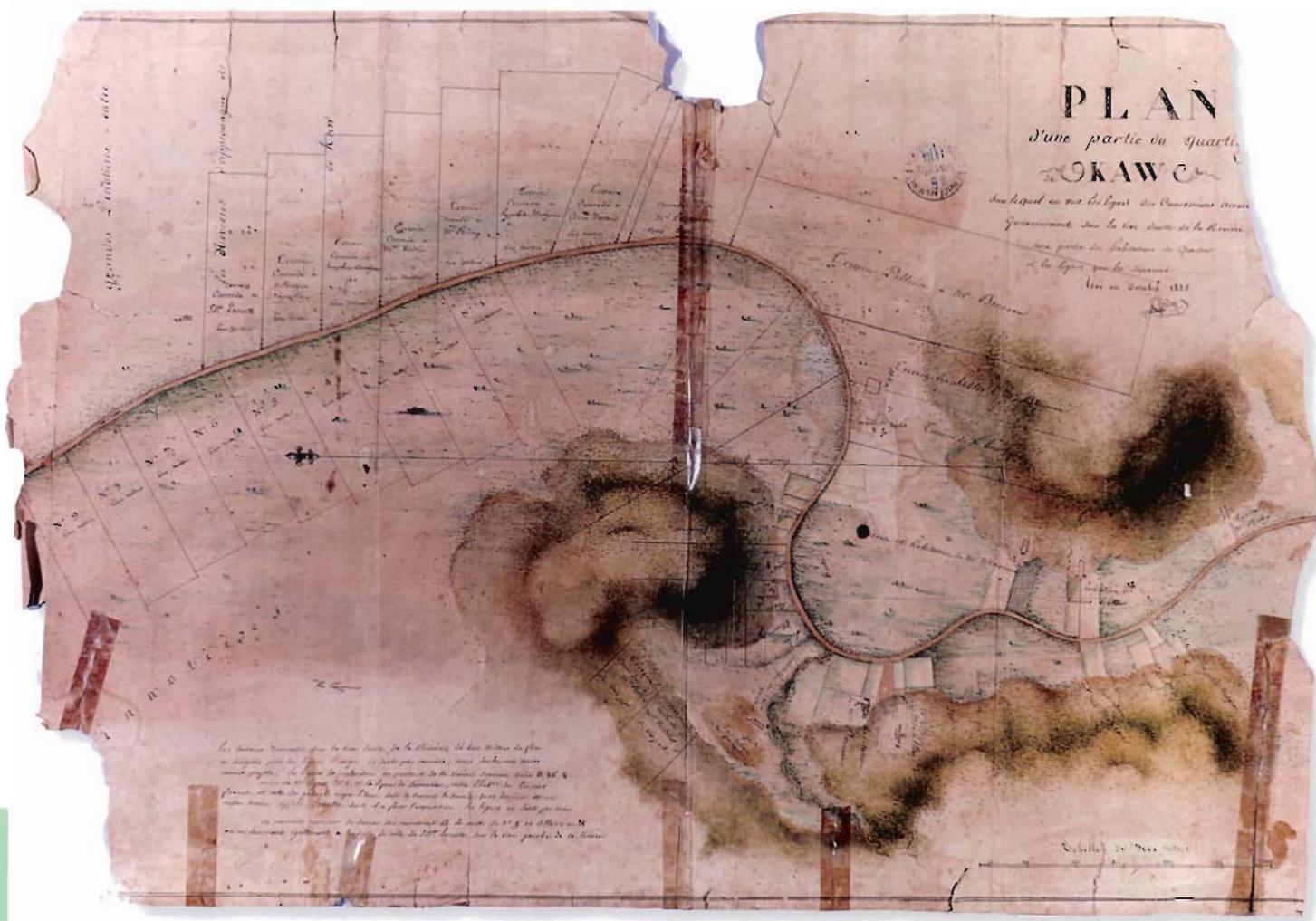
succès avec le développement d'une technique d'extraction du linanol par distillation à la vapeur² et par la commercialisation de cette essence en tant que fixateur pour la confection de parfum, pour la savonnerie ou la production d'eau de toilette.

L'abolition définitive de l'esclavage en 1848 a mis fin à une période de probables fortes productivités et prospérités, au moins pour les propriétaires des exploitations. Une prospérité relative cependant, car elle n'a jamais atteint en Guyane celle des "îles à sucre" des Antilles, en l'occurrence pour la France la Martinique et la Guadeloupe, mais surtout l'île de Saint-Domingue. La déstructuration et le démantèlement des grandes exploitations agricoles esclavagistes se sont immédiatement traduits par un effondrement des productions agricoles. Cependant en Guyane, et situation singulière par rapport

aux Antilles, cette stagnation a globalement perduré jusqu'à maintenant. En effet, si les nouveaux affranchis aux Antilles comme en Guyane ont généralement déserté les "habitations" pour développer des exploitations agricoles familiales reposant sur des pratiques de culture vivrière en zone forestière ("les abattis sur brûlis"), ces fermes aux Antilles ont rapidement été productives. En Guyane, les contextes géologiques et pédologiques propres à ces zones ont conduit à des résultats bien différents. En effet, aux Antilles, la fertilité des "terres hautes" (en opposition aux "terres basses" littorales) sur roche-mère volcanique (andosols et sols brunifiés) est très élevée, alors que leurs équivalences en Guyane correspondent pour l'essentiel à des sols latéritiques très lessivés et appauvris. En outre, la stratégie de l'administration coloniale de recourir,

▼ Le canal de Kaw (ou canal Roy), dont le creusement par des esclaves a débuté vers 1785, relie la rivière de Kaw à l'Approuague. Ayant perdu sa fonction de voie de transit pour les échanges commerciaux depuis la construction de la CD6, il est actuellement à l'abandon et, sans entretien, en voie de comblement.





▲ Répartition des terres mises en culture le long des rives droite et gauche de la rivière de Kaw, en amont du canal (document cartographique de 1825, orientation Est-Ouest).

pour se substituer aux esclaves libérés et assurer le maintien des activités agricoles, à l'accueil de nouveaux immigrants d'Asie (Inde) et d'Afrique s'est soldée par un relatif échec, et cela à la différence du Suriname, alors confronté à des difficultés similaires mais où cette stratégie a permis une relative pérennité des activités. Historiquement, l'une des causes souvent avancées pour interpréter cette désaffection responsable d'un abandon des cultures par les nouveaux migrants est l'essor concomitant d'une toute nouvelle activité : la prospection aurifère ; en l'occurrence l'or alluvionnaire, dont la première découverte date de 1855 dans les sables de l'Approuague, situés en amont de la grande dépression du marais de Kaw. L'abolition de l'esclavage, mettant fin à un mode de fonctionnement inacceptable de la société, s'est ainsi traduite en Guyane par un effondrement total et très rapide des activités agricoles, et en particulier des cultures pratiquées dans les zones humides, à la fois

les plus exigeantes mais, à la différence des Antilles, potentiellement les plus riches. Une récession d'autant plus inexorable qu'elle s'est accompagnée d'un retour définitif de la quasi-totalité des familles de "Blancs" vers la métropole ; seule une vingtaine de familles était encore présente en Guyane en 1875. Avec l'abandon des polders, c'est tout un savoir pour la gestion et valorisation des sols inondables qui a été ainsi perdu. La conversion de la Guyane en colonie pénitentiaire à partir de 1852 et jusqu'en 1938 (fin de la transportation) pour permettre de ramener les condamnés à une vie honorable par le travail mais aussi, plus prosaïquement, pour assurer un développement de la Guyane par la fourniture d'une main-d'œuvre bon marché (selon une stratégie similaire à celle adoptée par les Anglais en Australie), s'est aussi soldée par un douloureux et dramatique échec. Au total, plus de 65 000 personnes ont été déportées vers la Guyane et "accueillies" sur la seule zone véritablement



◀ Vue aérienne du canal Roy, en cours d'obstruction par la végétation aquatique.

accessible: la bande littorale. Cependant, lié à un taux de mortalité considérable, très peu de bagnards se sont établis définitivement et ont fondé un foyer en Guyane à la fin de leur condamnation, malgré les mesures adoptées pour pérenniser leur présence³. En outre, l'administration pénitentiaire a essentiellement fourni une main-d'œuvre pour l'exploitation des forêts de la Guyane, à des fins d'exportation du bois vers la métropole, et pour le développement des infrastructures routières nécessaires à cette exploitation. Dans ce choix, le maintien d'une forte dépendance vis-à-vis des importations alimentaires depuis la métropole n'a pas été considéré comme constituant un véritable problème. En conséquence, la nécessité de réactiver les anciennes exploitations agricoles sur sols inondables n'a pas été envisagée. Au milieu du vingtième siècle et après les périodes esclavagistes et du bagne, seules des exploitations agricoles d'autosuffisance subsistaient sur des terres pauvres, selon des techniques de culture sur abattis et brûlis transhumants proches du mode d'exploitation traditionnelle des terres par les communautés amérindiennes. Les zones humides ne constituaient alors plus que des zones de chasse et de pêche. Cette situation a ainsi perduré à Kaw jusqu'à une période récente. Dans le marais de Kaw, ces anciennes parcelles agricoles sont actuellement laissées en jachère et partiellement utilisées pour le

pâturage d'un élevage extensif de zébus. Elles étaient aussi très probablement brûlées pour faciliter la chasse au cours de la saison sèche. Si la chasse comme la pêche ne sont pas réglementées en Guyane, ces pratiques au sein de la réserve naturelle de Kaw-Roura sont maintenant très contraintes, avec la délimitation de diverses zones à usage et accès limités ou strictement interdits; une spatialisation⁴ définie après concertation entre les résidents du bourg de Kaw, l'administration et les pouvoirs publics, les scientifiques et les différents usagers, et officialisée dans le cadre d'un plan de gestion dont il existe actuellement une première version provisoire couvrant la période 2003-2007. Néanmoins, le recours aux brûlis dans les secteurs en amont du bourg de Kaw perdure maintenant non plus pour la chasse, fortement limitée, mais pour des considérations paysagères et de conservation de l'ouverture des formations herbacées. Enfin, outre ces activités agricoles au cours de la période esclavagiste, cette zone est aussi susceptible d'avoir connu une exploitation plus ancienne, comme l'atteste l'existence d'une roche gravée pré-colombienne au sommet de la montagne Favard (d'une hauteur de 200 m) qui surplombe le marais. Des fouilles réalisées sur ce site ont permis la découverte de charbon de bois, de fragments de poterie et de restes d'outils lithiques. L'ensemble de ces éléments témoigne de l'établissement d'un

3. Pour des condamnations aux travaux forcés de moins de huit ans, les bagnards, à la suite de leur libération, étaient maintenus en Guyane pour une durée équivalente à leur peine (principe du doublement de la peine); et pour des condamnations initiales supérieures à huit ans, il leur était, à perpétuité, interdit de quitter la Guyane.

4. Trois zones ont été distinguées:
- Zone A: chasse interdite, navigation réglementée en fonction de la puissance des moteurs (65 CV en aval et 40 CV en amont de l'embarcadère), pêche et collecte de crabes autorisées, prélèvements d'invertébrés (insectes, araignées...) soumis à autorisation préfectorale;
- Zone B: correspondant à l'essentiel de la zone humide où la circulation, la pêche et la chasse sont strictement interdites;
- Zone C: comme A, mais chasse autorisée, à l'exception des caïmans, qui bénéficient donc d'une protection totale à l'échelle de l'ensemble de la réserve.



village au sommet de la colline, dont l'accès était sécurisé par un large fossé de 25 m de long sur près de 10 m de large, creusé sur l'arête menant au sommet. Une "porte" de 3 m au sein de ce fossé permettait de contrôler l'accès au village. Des tessons de poterie trouvés dans le fossé ont été datés de 170 à 380 ans après J.-C. Ainsi les abords de la rivière de Kaw, la seule partie accessible du marais, qui est considérée par l'ensemble des visiteurs comme un "milieu naturel", n'est en fait qu'une construction humaine. Les zones actuelles de pâturage extensif des zébus en témoignent, mais aussi plus anciennement les restes des polders, l'existence d'équipements agricoles abandonnés (unité d'extraction du bois de rose), mais surtout quelques îlots de bambous relictuels le long de la rivière ; une espèce végétale aux utilisations multiples et nécessairement introduite dans un tel contexte écologique.

La mare Annie, une opportunité de connaître la vie

La soumission et l'acceptation en 1999 d'un programme de recherche sur le marais de Kaw (Marlitrop, pour "Marais littoraux tropicaux") dans le cadre des opérations scientifiques du programme national de recherches sur les zones humides⁵ a permis la réalisation de diverses études qui, pour des raisons d'accessibilité, ont essentiellement concerné la rivière de Kaw. Ces recherches ont permis de connaître l'hydrologie de ce fleuve côtier, de décrire ses caractéristiques et la variabilité saisonnière et spatiale de son hydrochimie et, d'un point de vue biologique, la composition et la répartition spatiale de ses communautés d'oiseaux et de poissons, ainsi que le suivi des effectifs des diverses espèces de crocodiliens qui coexistent le long de ses berges. Cependant, toutes ces informations environnementales, biologiques et écologiques étaient limitées à la seule rivière de Kaw, et donc à une eau courante en communication avec l'océan et dont les berges sont héritières d'une longue et parfois intense anthropisation. De ce fait, ces observations ne pouvaient être que d'une manière très marginale représentatives des eaux stagnantes qui constituent l'essentiel du



marais de Kaw. Des eaux dont la surface est en outre en permanence masquée par une végétation essentiellement herbacée très dense, qui colonise d'immenses radeaux contigus de tourbe flottante dénommée localement "pégasse". Cette végétation donne à ce marais l'une de ses caractéristiques les plus remarquables, où l'eau omniprésente n'est en fait jamais visible.

Inaccessible, le marais demeurerait ainsi une énorme "boîte noire" de plus de 100 000 ha, dont on ne pouvait observer l'organisation générale de la végétation qu'au cours de survols aériens et à ces occasions, consécutivement à leur dérangement, très fortuitement ses colonies de grands oiseaux et parfois, très exceptionnellement, la présence de grands caïmans. De même, la qualité de ses eaux ne pouvait être connue qu'en saison des pluies, lors du drainage et de l'évacuation de ses eaux excédentaires, qui se déversent pour partie dans la rivière de Kaw. Les analyses d'eau du marais étaient ainsi pratiquées sur des prélèvements recueillis au sein de divers affluents, dont certains temporaires, immédiatement en amont de leur confluence avec la rivière de Kaw. Ces eaux correspondaient ainsi à des eaux de crue, dont les temps de transit au sein du marais étaient probablement courts, et de plus fortement diluées par les précipitations récentes. Un contexte peu favorable à la mise en évidence des processus qui se déroulent au sein du marais au cours de sa longue période de confinement et de stockage de précipitations.

▲ Prélèvement d'eau pour l'analyse de sa composition chimique et de sa richesse nutritive.

◀ Vue aérienne de la plate-forme de vie et de travail des scientifiques (6*4 m), en cours de construction. En limite des plantes aquatiques d'eau libre et de la végétation colonisant les radeaux de tourbe flottants contigus, on distingue la petite plate-forme de débarquement (2*2 m).

5. Le PNRZH constituait l'une des actions du Plan gouvernemental adopté au Conseil des ministres du 22 mars 1995 pour la connaissance, la sauvegarde et la restauration des zones humides.



De toutes les manières, ces approches à distance ou indirectes ne permettaient pas de connaître les espèces tant végétales qu'animales qui le peuplaient, et cela tout particulièrement en ce qui concerne les communautés aquatiques planctoniques, d'insectes et de poissons. *A fortiori*, les stratégies de vie, le comportement et les relations de dépendance, de complémentarité et de prédation qui résultent de la proximité de ces diverses espèces ne pouvaient ainsi être décrites. Impossibilité aussi de connaître les véritables conditions de vie de ces divers peuplements et communautés, et pour des éléments aussi déterminants au plan écologique que leurs habitats préférentiels et les variabilités et les amplitudes de variations climatiques et hydrochimiques que ces environnements présentent à diverses échelles de temps : journalière, saisonnière et inter-annuelle.

Ces constats sont à l'origine de ce projet de construction de deux plates-formes flottantes. La première, "de débarquement", de 4 m², permet, après un transport en hélicoptère depuis le sommet de la montagne de Kaw, la dépose et la récupération plus ou moins acrobatique⁶ des chercheurs, du ravitaillement, des équipements de recherche et des prélèvements. La seconde, "de vie", de 6 m sur 4 m, équipée d'un toit, sera au cours de plus de vingt séjours entre décembre 2001 et juin 2005 et au cours de l'année 2008, en fonction des heures de la journée, soit un dortoir, une cuisine, un laboratoire, une station météorologique et un studio de tournage.

Si l'argumentation et les justifications scientifiques étaient claires, trois problèmes devaient être préalablement résolus : le financement, le choix du site de dépose et la conception de ces plate-formes, en tenant compte des entreprises présentes en Guyane pour leur réalisation ; de leur transport ultérieur par hélicoptère, imposant de trouver un consensus entre leur poids et leur résistance à l'air ; des conditions attendues sur place, à savoir des eaux très probablement acides soumises à d'importantes variations de niveau et peuplées au minimum par des Caïmans noirs voire des Anacondas.

Pour l'aspect financier qui a rendu possible la concrétisation de ce projet, la solution a

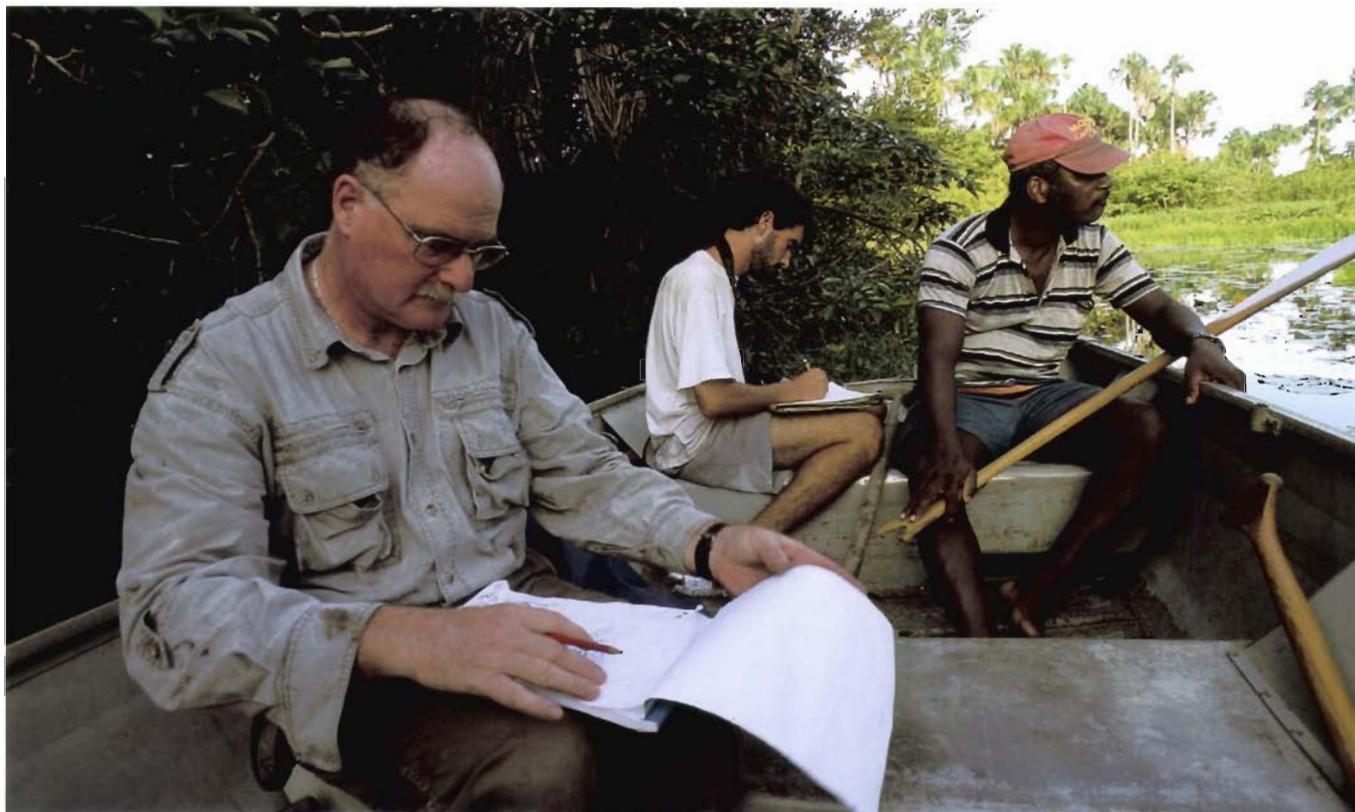


▲ Fruit de *Clusia* sp.
© D. Guiral

◀ Vue aérienne de la limite nord-ouest de la zone d'eau libre de la mare Annie, caractérisée par la présence de populations importantes de plusieurs espèces de plantes carnivores aquatiques du genre *Utricularia*.

été trouvée grâce à l'obtention d'une subvention auprès de la préfecture de Guyane. Un survol de l'ensemble du marais a ensuite été réalisé pour le repérage d'un site de dépose donnant un accès direct à l'eau, ce qui constituait le principal objectif de ce projet. Ce survol systématique a permis de repérer, parmi les très rares espaces d'eau libre permanents - qui ne sont en fait que des déchirures au sein de la couverture de prairie flottante qui occupe l'ensemble de la zone centrale du marais - une mare en limite d'une zone de grands "palmiers-bâches" (*Mauritia flexuosa*), dont les "rives" étaient colonisées par une végétation arborescente qui se prolongeait ensuite par un peuplement de palmiers "pinot". Cette végétation arbustive et arborée au sein d'un immense espace herbacé d'une totale platitude est apparue suffisamment originale pour faire de ce site l'objectif à atteindre. Enfin, pour concilier des impératifs de poids, de résistance, de fiabilité et de sécurité, le choix s'est porté pour la plate-forme de vie sur la réalisation d'une structure entièrement en aluminium comprenant un plateau fixé à des flotteurs, rendus insubmersibles par leur remplissage avec du polystyrène expansé. Pour éviter de devoir travailler sur place et dans l'eau, le plateau et les flotteurs ont été soudés à terre

6. En l'absence d'hélicoptère équipé de flotteurs en Guyane et de sol dans le marais, les transferts ne peuvent se réaliser qu'en vol stationnaire, à l'aplomb de la plate-forme de débarquement et à distance de la plate-forme de vie, pour ne pas risquer de déstabiliser son très fragile ancrage dans un sédiment constitué exclusivement de tourbe et de végétaux en cours de décomposition.



préalablement au transport par hélicoptère. Après la dépose sur la mare de cet ensemble, il a été monté une super-structure permettant la fixation d'un toit (des plaques de tôle ondulée plastique recouvertes d'une bâche) de protection contre la pluie et le soleil. Sur cette plate-forme a ensuite été installée une station météorologique alimentée par des panneaux solaires pour l'enregistrement des précipitations, de l'énergie solaire et des températures de l'air sous abri et de la couche superficielle de l'eau. Une station de référence installée au sommet de la montagne de Kaw a enfin permis de comparer les données climatologiques recueillies au cœur du marais avec celles représentatives des conditions climatiques sur la partie amont de son principal bassin d'alimentation en eau.

Environnement immédiat et alimentation en eau de la mare

Un bassin versant restreint et très ancien, concentrateur de richesse et intercepteur de pluie... Le bassin versant qui alimente le marais est limité aux seuls versants ouest et nord de la montagne de Kaw⁷. Cette montagne est l'un des éléments constitutifs de l'une des

deux structures géologiques majeures (chaîne nord) d'organisation géomorphologique des "terres hautes" de la Guyane. Ces deux chaînes appartiennent à un vaste ensemble de 1 500 000 km² dénommé "bouclier ou craton guyanais", qui s'étend du nord-est du Brésil à la pointe orientale de la Colombie et au sud-est du Venezuela, incluant ainsi les trois Guyanes (Guyane française, Suriname et Guyana). Il est identique en nature et en âge au craton ouest-africain auquel il était rattaché avant l'ouverture de l'Atlantique. Ces deux chaînes sont constituées d'un ensemble de roches volcaniques, sédimentaires et métamorphiques qui traversent la Guyane d'est-sud-est à ouest-nord-ouest, plus ou moins parallèlement à la ligne actuelle du trait de côte. Leurs âges sont datés entre 2 300 à 1 900 millions d'années au cours de la période la plus ancienne du protérozoïque (paléoprotérozoïque). La chaîne septentrionale, d'une largeur de moins de 10 km à proximité de la côte au niveau de la montagne de Kaw⁸, est constituée par diverses roches plus ou moins métamorphisées subdivisées en différentes séries en fonction de leur nature lithologique et de leur âge. Par ordre

▲ Prise de données et réalisation de dessins pour l'étude du comportement social des oiseaux au cours de leur période de reproduction, sur la végétation arborée ceinturant la mare Annie.

7. Les versants sud et ouest alimentent respectivement la rivière de Kaw et la Kounana affluents l'Orapu, lui-même affluent de la Comté.

8. À son extrémité ouest, aux abords du Maroni, sa largeur est de l'ordre d'une cinquantaine de kilomètres.

d'ancienneté décroissante, les géologues ont ainsi identifié :

- la série de Paramaca, correspondant à des laves et roches éruptives basiques au grain très fin ;

- la série Armina, constituée par des alternances de grès et schiste (fisch) où l'hydrothermalisme local a conduit à des dépôts importants d'or, d'arsenic et de fer sous forme de sulfures ;

- la série de l'Orapu, regroupant des schistes, quartzites et des conglomérats.

Ces séries sont en outre fréquemment traversées par d'importants filons de roches magmatiques très résistantes, apparus au Jurassique (entre 200 et 195 millions d'années) lors des premières phases de l'ouverture de l'océan Atlantique sud et de la séparation de l'Amérique du Sud et de l'Afrique. L'or formé et prisonnier au sein des roches volcaniques profondes de la série Armina de la montagne de Kaw (dont les stocks ont été estimés par les services de l'État à 34,2 tonnes d'or) constitue une véritable richesse potentiellement exploitable. Ses modalités d'extraction et de concentration⁹ présentent cependant de grands risques et suscitent de fortes inquiétudes environnementales et écologiques. Dans le dilemme entre valorisation économique et risques écologiques, ou plus globalement et à l'échelle de la Guyane, entre politique de préservation et politique de développement, le principe de précaution a pour l'instant été privilégié. Il a abouti, après un arbitrage du président de la République Nicolas Sarkozy, à un gel par l'administration des projets de mise en exploitation de l'or natif¹⁰ de la montagne de Kaw, alors que ceux-ci étaient déjà à un stade très avancé¹¹.

La montagne de Kaw forme, à environ 20 km du littoral, une crête en arc-de-cercle de 40 km de long et de 8 km dans sa partie la plus large. Son sommet, qui correspond à un plateau sommital, atteint une hauteur maximale de 333 m. Ce relief, orienté sud-est-nord-ouest, est le premier à être exposé aux alizés qui soufflent en fonction de la position de la Zone intertropicale de convergence alternativement du nord-est lors de la saison des pluies (ZIC au sud de la Guyane) et du sud-est



au cours de la saison sèche (ZIC au nord de la Guyane). Il en résulte, malgré une altitude relativement modeste, des niveaux de précipitations très élevés, en moyenne supérieurs à 4,5 m par an, qui font de cette zone littorale la plus pluvieuse de la Guyane. En 2000, les précipitations annuelles étaient de 5180 mm, avec pour le mois de janvier un total de 878 mm pour 31 jours consécutifs de pluie (Fig. 2 A). Au cours de l'année, le nombre moyen de jours de précipitations supérieures à 1 mm et 10 mm est important, respectivement de 200 et 100 jours. Cependant, des précipitations journalières supérieures à 100 mm sont relativement rares, de trois à zéro fois par an. En effet, si les événements pluvieux sont très fréquents, les pluies de forte intensité ne sont que de courte à très courte durée (inférieure à une heure). Au cours de la saison des pluies, les précipitations présentent en général deux pics marqués (décembre-janvier et avril-mai), qui correspondent au passage sur la Guyane de la ZIC. Cette saison des pluies, qui dure de décembre à juin, est séparée par une période moins pluvieuse lorsque la ZIC est localisée au sud de la Guyane, sur les États du nord du Brésil. La durée de cet épisode de baisse

▲ Débarquement des équipes scientifiques depuis l'hélicoptère maintenu en vol stationnaire à l'aplomb de la plate-forme flottante annexe, ancrée à proximité de la plate-forme principale.

© L. Riolon

9. Le minerai aurifère serait extrait d'une mine à ciel ouvert après excavation des couches de sol stérile. La dissolution de l'or se produirait sur l'utilisation, en présence d'oxygène, de cyanure de sodium en milieu alcalin (pH > 10) pour éviter la libération de cyanure d'hydrogène, très toxique.

10. En opposition à l'or alluvial, qui est recueilli au sein des lits des rivières par des techniques de lavage et concentration par le mercure.

11. Entre 1996 et 2007, près de 140 kilomètres de forages d'exploration pour échantillonner près de 1800 forages ont été réalisés sur la montagne de Kaw en vue de la localisation tridimensionnelle précise du gisement et de sa caractérisation (teneur en minerai, nature chimique...).

relative des précipitations est cependant sujette à d'importantes variations inter-annuelles. D'août à octobre, au cours de la saison sèche (correspondant à des précipitations mensuelles inférieures à 150 mm), on observe les températures moyennes de l'air sous abri (Fig. 2 B) les plus élevées (supérieures à 24,5 °C en saison sèche et inférieures à 22,5 °C en saison des pluies), avec une faible variabilité journalière (inférieure à 1,5 °C en saison sèche, pour plus de 2,0 °C en saison des pluies). L'humidité de l'air est toujours très élevée, supérieure à 80 % en saison sèche et à 90 % en saison des pluies.

Le rayonnement solaire (Fig. 2 C) au cours de la saison sèche, et donc en absence de précipitations importantes et de brouillards¹² - très fréquents sur la montagne de Kaw en saison des pluies - est près de deux fois supérieur à celui de la saison des pluies (de l'ordre de 2 000 J. cm² par jour d'août à octobre, contre moins de 1 300 J. cm². j⁻¹ de janvier à mai).

Des sols héritiers d'une longue histoire

Comme la plupart des sommets en arrière de la zone littorale, la montagne de Kaw est actuellement recouverte d'une cuirasse

Figures 2: Les données climatologiques à proximité du sommet de la montagne de Kaw en 2000

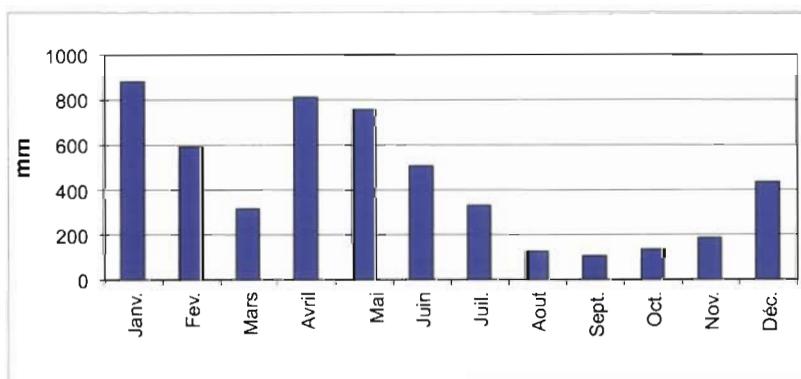


Figure 2 A: Les précipitations.

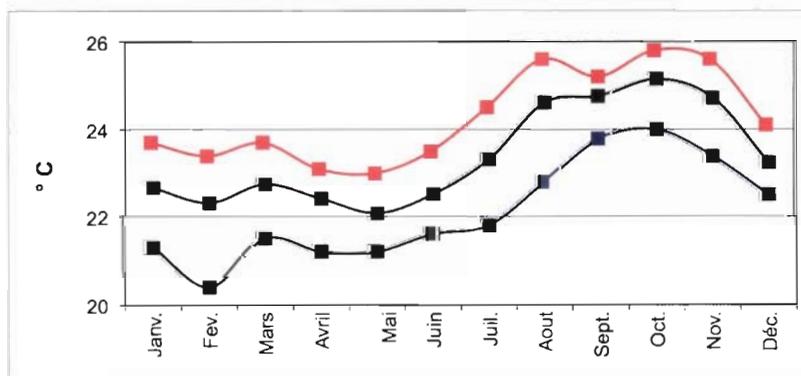


Figure 2 B: Les températures de l'air sous abri (en noir, moyenne mensuelle journalière, en rouge et bleu respectivement maxima et minima journaliers).

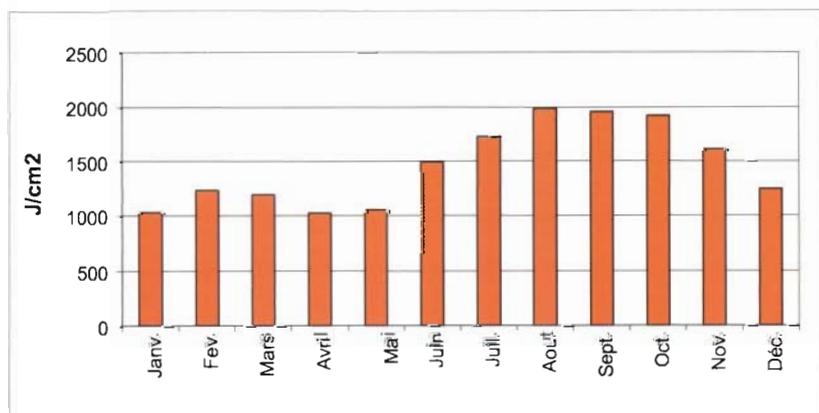


Figure 2 C: Rayonnement solaire moyen (en J. cm²).

12. Dans un contexte de grande humidité, ces brouillards sont fréquents au petit matin (brouillard d'advection) et en fin de journée (brouillard radiatif) et ils suivent les événements pluvieux (brouillard de précipitations). Ils résultent essentiellement d'inversions de température entre l'air libre plus chaud et celui présent au sein de la masse forestière plus froide. Un air au sol qui est en outre enrichi en vapeur d'eau par l'évapotranspiration de la végétation de la forêt (brouillard d'évaporation) mais aussi de celle venant du marais. En effet, l'évaporation du marais et l'évapotranspiration de la végétation herbacée qui le recouvre alimentent en eau l'air au-dessus de la zone humide. Les alizés soulèvent ensuite cette masse d'air chaud et humide qui se refroidit et se condense le long des pentes de la montagne de Kaw (brouillard orographique).

13. Ce niveau d'altération, dont l'épaisseur peut atteindre 30 à 50 m, où la structure originale de la roche est encore partiellement conservée et où l'on observe encore la présence de quartz, de mica blanc et de minéraux lourds, est désigné sous le terme de saprolite.

latérito-bauxitique épaisse et très indurée, avec des capacités de rétention en eau quasi nulles. Au cours des temps géologiques et sous l'action des pluies, dans un contexte de climat chaud caractérisé par des alternances de saisons humides et sèches très contrastées, les roches volcaniques et sédimentaires de la montagne de Kaw se sont progressivement altérées¹³, conduisant à la néoformation d'argile où prédomine de la kalonite. L'évolution de ces sols s'est ensuite poursuivie par de très importantes migrations verticales de fer et d'aluminium puis de silice. En profondeur (probablement à plus de 50 m de la surface), les niveaux d'accumulation des oxydes de fer et d'aluminium ont alors joué un rôle de ciment, liant entre eux les nodules latéritiques concrétionnés. Il s'est ainsi constitué, à la base des niveaux d'altération chimique, un horizon cuirassé induré et massif, dont l'âge de formation pour la montagne de Kaw est estimé entre 60 et 30 millions d'années (soit au cours du Paléocène et de l'Éocène, correspondant au début de l'ère Tertiaire des paléontologues). Depuis la fin du Tertiaire et l'installation d'un climat humide permanent, les sols très altérés et déstructurés de surface et l'ensemble des sols non protégés par une cuirasse ferrugineuse, ou dont la

cuirasse a été démantelée, ont été érodés. Ainsi, paradoxalement, ces horizons d'accumulation profonds se situent maintenant en situation de plateaux sommitaux, remarquables par leur parfaite platitude. L'un des meilleurs exemples est celui de la montagne du Mahury, séparée de la montagne de Kaw par l'estuaire de la Comté (le Mahury). Tant qu'elles conservent leur cohésion, ces cuirasses affleurantes, plus ou moins épaisses, de couleurs variant du rouge violacé au noir, font obstacle à l'écoulement vertical des eaux. Les précipitations importantes interceptées par le relief ruissellent ainsi très brièvement à la surface des sols et se déversent par d'importantes et temporaires cascades au pied de la montagne de Kaw.

Des sols et des situations topographiques contrastées

Vue du marais, la montagne de Kaw a des allures de falaise dont les parois sont par endroits quasi verticales. À leur base et faisant la transition avec le marais, se développe une étroite ceinture de forêt marécageuse : la "pinotière". Une formation caractérisée par l'abondance d'un palmier (*Euterpe oleracea*) dénommé palmier "pinot" dont la hauteur, jusqu'à 20 m, et le port gracile en font l'une des espèces les plus emblématiques des

▼ Couchant
sur la mare Annie.





▲ Montagne et rivière de Kaw en amont de sa traversée de la plaine inondable et au confluent avec la crique Wapou.

▼ Le bourg de Kaw, rattaché administrativement à la commune de Régina, est habité aujourd'hui par une cinquantaine de personnes.

forêts marécageuses du littoral guyanais. Une espèce dont les fruits, les "baies d'açai", rouge violacé, sont riches en diverses huiles (acide oléique, palmitique et linoléique), en calcium et en fer, en vitamine A et en molécules antioxydantes (anthocyanines). Les baies d'açai sont ainsi particulièrement appréciées et constituent une ressource nutritive importante pour diverses espèces d'oiseaux frugivores, mais aussi pour des mammifères arboricoles comme les singes. Leur valeur nutritionnelle a aussi conduit à leur consommation de longue date par les Amérindiens et elles constituent actuellement, sous la forme de boisson et de sorbet, un élément important de l'alimentation des habitants d'Amazonie.

Coincée entre les pentes abruptes du versant Est de la montagne et le marais, cette formation de piémont est peu pénétrable car très dense et associée à des arbrisseaux et des palmiers bas épineux. En outre, le sol de la pinotière est peu propice à la marche car il correspond soit à des éboulis issus du démantèlement de la cuirasse sommitale, soit à un mélange très hétérogène de tourbe et de litière plus ou moins épais et gorgé d'eau, masquant de nombreuses branches et souches en décomposition. Cette tourbe et les multiples anfractuosités des enchevêtrements de bois mort sont autant de gîtes pour les larves d'insectes hématophages qui prolifèrent à certaines périodes de l'année avec, dans une ambiance très sombre et sans vent,

des pics importants de nuisance non limités aux premières et dernières heures du jour. Moustiques et taons sont ainsi particulièrement présents, associés paradoxalement, dans cet environnement très humide, à de très nombreuses et plus ou moins agressives populations de fourmis. Si les termites dans le bois en décomposition et les fourmis sont ici omniprésentes, ce constat peut aussi être généralisé à l'ensemble du marais pour les fourmis. Elles constituent en effet le peuplement dominant des herbiers de tourbe flottante qui couvrent l'ensemble du marais. Plus paradoxalement encore, elles le sont aussi sur les arbres qui se développent dans les zones d'eau libre de la mare Annie en situation de strict isolement, tant au niveau aérien car les canopées sont disjointes, que du sol recouvert en permanence d'une lame d'eau dont la hauteur minimale au cours de l'année est de plus de 20 cm. Sur l'un de ces "arbres-îles" où les ressources sont nécessairement très limitées, il a été ainsi recensé plus de douze espèces de fourmis différentes au cours de deux échantillonnages consécutifs. Ainsi, la connaissance des modalités de vie et de coexistence de ces diverses populations de fourmis, structurées en sociétés souvent territoriales, au sein des divers habitats et micro-habitats du marais, devrait constituer un axe de recherche prioritaire car leurs rôles fonctionnels ne peuvent être qu'importants compte tenu de leur densité et de leur diversité.

La pinotière constitue une zone d'accumulation de débris végétaux issus de sa propre productivité mais surtout hérités des formations situées en amont et entraînés par les eaux de ruissellement. En conséquence et à l'opposé, les sols au sommet de la montagne de Kaw ne présentent qu'une litière très peu abondante qui repose directement sur d'imposantes dalles en voie de progressif démantèlement, où le fer constitue à la fois l'élément dominant et le liant. Ainsi, et malgré l'importance et la relative régularité des précipitations, la végétation qui colonise les sols squelettiques et imperméables du sommet de la montagne de Kaw souffre d'un manque d'eau chronique au cours de la saison sèche ; une situation aggravée par des engorgements temporaires au cours de la saison des pluies. Le développement des arbres, contraint par la quasi-absence de sol fonctionnel et par des manques et des excès d'eau périodiques, correspond à une forêt basse dont la hauteur est comprise entre

10 m et 15 m. Elle est constituée en majorité de petits arbres au tronc grêle voire rabougri, développant à leur base de nombreux rejets. Leur système racinaire est traçant, à la recherche des discontinuités de la cuirasse pour leur ancrage et pour assurer leur alimentation en eau. La voûte laisse passer une quantité de lumière suffisante pour permettre le développement d'un tapis herbacé plus ou moins continu. Cette formation extrêmement hétérogène est particulièrement riche en espèces, par l'existence localement d'un dense sous-bois mais aussi par la présence de très nombreuses lianes, mousses et épiphytes, dont des orchidées et des broméliacées. Entre les dalles disjointes et sur les pentes en limite du plateau sommital, lorsque qu'un sol peut durablement se maintenir, de très grands arbres de plus de 40 m se développent, émettant de tentaculaires réseaux racinaires. En limite de pente, leur mort naturelle peut occasionner de spectaculaires glissements de terrain. Après avoir un

▼ Montagne et rivière de Kaw dans sa traversée de la plaine inondable, caractérisée par des peuplements de "Mougou-moucou" formant des massifs au contour arrondi au sein de la végétation herbacée.



temps limité l'érosion en retenant les blocs latéritiques disjoints qu'ils ont en partie contribué à créer, ces géants, dans leur quête d'eau et d'éléments nutritifs, contribuent directement aux processus de démantèlement de la cuirasse sommitale et donc du progressif arasement de la montagne de Kaw. Sur les pentes, partout où la cuirasse n'est pas affleurante, pousse une majestueuse forêt haute de 40 m à plus de 50 m propre aux sols ferrallitiques bien développés. La physionomie de cette forêt n'est ainsi pas différente des forêts de l'intérieur de la Guyane poussant sur le même type de sol. La richesse floristique y est élevée et comparable aux forêts qui recouvrent les Guyanes et le bassin amazonien. La complexité des peuplements est variable d'un site à un autre et repose sur un nombre d'espèces très élevé, sans taxon réellement dominant. Les épiphytes y sont particulièrement abondantes, créant avec les lianes une canopée quasi jointive. De la voûte de cette forêt dense ne filtre qu'une lumière très atténuée. Le sous-bois y est ainsi peu développé, avec par endroits la présence de fougères.

À l'échelle de l'ensemble de la montagne de Kaw, cette diversité de sols, d'expositions et de pentes se traduit globalement par un très grand intérêt botanique de cet ensemble biogéographique. En outre, à cette diversité floristique est logiquement associée une très haute diversité d'insectes xylophages. Par exemple, en 1998, Tavakilian écrivait que pour la seule famille des *Cerambycidae* il disposait pour la montagne de Kaw de

9 597 données de collecte comprenant 903 espèces, dont 38 % étaient nouvelles pour la science.

Des sols et des modalités d'érosion à l'origine de grottes

Suite à de brusques mouvements de terrain et aux actions mécaniques et chimiques continues de la végétation, la cuirasse de fer sommitale peut localement se fissurer puis se fracturer. Les eaux de ruissellement s'engouffrent alors par ces brèches et conduisent, après érosion des sols sous-jacents constitués par des altérites imparialement cimentées par le fer, à la formation de grottes. Un mode de circulation des eaux dont les étapes présentent ainsi de grandes similitudes avec celles d'un karst. Dans ce processus érosif, propre aux roches solubles carbonatées mais aussi probablement, sur la montagne de Kaw, après l'infiltration des eaux, il se constitue une nappe perchée, dont la résurgence au niveau de la rupture de pente assure l'exportation des altérites. Il se crée alors une grotte en lieu et place de la nappe d'eau initiale.

À la lumière des torches, au sein des grottes sous-latéritiques de la montagne de Kaw, les couleurs varient de l'orangé rouge, pour les sols d'argile parsemés de grandes mares d'eau plus ou moins permanentes, au rouge violacé sombre, pour les plafonds et les parois percés d'innombrables cavités et micro-cavités. Ces colorations où le rouge est dominant traduisent l'omniprésence du fer. Par des fractures et des effondrements



▲ *Nymphoides indica*.



▲ Orchidée épiphyte *Epidendrum nocturnum* colonisant une vieille souche à ras de l'eau libre.



▲ *Nymphaea rudgeana*, l'espèce dominante des eaux libres de la mare Annie, dont la floraison est nocturne et ne dure que trois nuits consécutives.



partiels de la voûte, des mini-cascades en saison des pluies alimentent directement les mares, dont certaines peuvent héberger une espèce de grenouille (*Leptodactylus pentadactylus*) de grande taille; les adultes atteignant près de 20 cm. En divers points, les eaux percolent lentement, en suivant des systèmes racinaires qui pendent dans le vide après avoir exploité des micro-failles pour traverser le plafond des grottes. Ces eaux véhiculent avec elles de très fines particules de litière et de la matière organique en solution. Litière et humus se déposent à la base de la grotte, où ils alimentent la croissance d'étonnants stalagmites de tourbe noire scintillante, lors de leur éclaircissement par l'écoulement de l'eau à leur surface, mais aussi par l'existence de micro-cristaux en leur sein. Ces grottes hébergent de nombreuses populations de chauves-souris, qui à la tombée de nuit quittent les grottes pour s'alimenter ausein des diverses formations forestières de la montagne de Kaw.

Sept espèces différentes ont par exemple été recensées pour une même grotte, avec pour chacune de ces espèces des adaptations anatomiques en relation avec leur régime alimentaire très spécialisé: frugivores, nectarivores, insectivores, prédateurs d'araignées et de batraciens, et sanguinivores. À noter en particulier, la présence d'une chauve-souris rare et consommatrice préférentielle d'araignées, *Lonchorhina inusitata*. À leur retour dans les grottes, les déjections de ces diverses espèces, dont certaines présentent des effectifs importants, sont à la base d'une chaîne alimentaire très originale et à ce jour très incomplètement étudiée. Au niveau des arthropodes et colonisant les innombrables anfractuosités des galeries et des salles, deux espèces sont plus particulièrement remarquables car de relativement grande taille et très adaptées à leur environnement cavernicole. Une araignée-scorpion (une amblypige probablement du genre

▲ Renforcement des alizés sur le marais, annonciateurs de l'arrivée imminente d'un nouveau grain.



▲ Chauves-souris
Lonchorhina inusitata.
© P. Charles-Dominique

▼ *Leptodactylus pentadactylus*, une grenouille de grande taille, prédatrice nocturne et opportuniste susceptible de s'alimenter au stade adulte de poussins, de serpents et d'autres grenouilles, dont des dendrobates, et cela malgré leur très grande toxicité.

Heterophrynus) au corps aplati, dont les pédipalpes portant de puissantes épines sont hyper-développées et repliées parallèlement au sol. La première paire de pattes a perdu toute fonction locomotrice et est transformée en un long et fin organe sensoriel tactile similaire aux antennes des insectes. Associé à cet inquiétant prédateur, il est aussi fréquent d'observer une sauterelle cavernicole (proche des éphippigères) très vive et agile, dépourvue d'ailes et aux pattes très graciles, avec les cerques abdominaux

et les antennes particulièrement longs. L'entrée de ces grottes constitue aussi un site de nidification recherché par les Coqs de roche (*Rupicola rupicola*), l'une des espèces d'oiseaux les plus remarquables de la Guyane par sa coloration mais aussi par son comportement reproducteur. Le mâle de cette espèce arbore un plumage orange vif, dont il exploite les variations de tonalité pour se positionner en fonction de l'éclairément ambiant, et ainsi apparaître respectivement moins et plus visible des prédateurs et des femelles. La reproduction est précédée d'une parade nuptiale qui se réalise après regroupement de quelques individus au sol dans une aire (dénommée lek) très délimitée de la forêt, régulièrement reprise chaque année et choisie en fonction des propriétés spectrales de sa lumière (définissant un type d'habitat lumineux). La femelle, beaucoup plus discrète, construit un nid de boue et de végétaux fixé à la paroi donnant accès aux grottes. Cette espèce frugivore est l'un des disséminateurs importants de graines dans la forêt, et elle contribue ainsi beaucoup à sa dynamique et à sa richesse.

Si le bassin versant d'alimentation du marais





de Kaw est très limité en termes de superficie, ses richesses biologiques mais aussi (hélas?) minières sont en revanche remarquables. Ces richesses sont héritières d'une nature géologique complexe que l'érosion et le temps ont grandement contribué à amplifier. Ces paysages et ces environnements de forêts très hétérogènes parsemées de grottes sont en outre proches de l'agglomération de Cayenne et maintenant très accessibles. Une situation qui constitue à la fois un atout et des arguments pour leur conservation et leur valorisation éco-touristique, mais aussi l'un de leurs risques majeurs de perturbation, de banalisation voire de destruction. Enfin, et comme pour tous les bassins versants, de leur intégrité dépendent celles des milieux aquatiques qu'ils alimentent en eau. La richesse, l'originalité et la très haute valeur écologique et environnementale du marais de Kaw, qui s'étend depuis la base de la montagne jusqu'à l'océan et, au cœur du marais,

de la mare Annie, sont ainsi totalement tributaires de ce bassin versant si particulier.

La mare Annie, les premières prospections

La mare Annie, découverte en décembre 2001, est située au sein d'un petit massif forestier que l'on peut considérer comme une anomalie si l'on se réfère à l'immensité du marais, qui est lui couvert par une végétation herbacée flottante se développant sur des radeaux de tourbe. La mare Annie correspond en fait à une succession de zones d'eau libre sans végétation ou partiellement colonisées par des plantes aquatiques flottantes et immergées. Ces espaces, où l'eau est toujours visible, sont reliés entre eux par des chenaux qu'il a été nécessaire d'ouvrir à la machette au sein de la forêt arbustive et inondée lors des premières missions d'exploration et de cartographie. Ces diverses extensions et diverticules ont ainsi été

■ Coq de roche mâle
Rupicola rupicola,
un oiseau qui a
conscience de la
tonalité et de la couleur
de son plumage,
et qui sait en tirer
bénéfice pour attirer
les femelles, en se
positionnant dans
des ambiances
lumineuses où il sera
ainsi le plus visible.



▲ Dénombrement
des oiseaux
rentrant au nid
au petit matin.

rendus accessibles par barque, mais sans la possibilité d'utiliser de motorisation compte tenu de l'importance de leur végétation aquatique. En effet, chacune de ces "branches" est colonisée par une communauté d'hydrophytes flottantes et immergées plus ou moins dense, mais surtout qui est dominée par des espèces différentes. Les missions successives ont permis de démontrer que la composition de ces formations était très stable au cours du temps (au moins sur une période de plus de cinq ans) et cela malgré leur grande proximité et, par notre intervention, leur mise en communication directe. En outre, ces espèces sont peu ou non représentées au sein de la végétation herbacée flottante qui couvre l'ensemble du marais et qui est directement accessible (et donc analysable), car limitrophe de la mare Annie.

Pour des raisons de commodité, les différents diverticules de la mare Annie ont été dénommés en fonction de leurs populations d'oiseaux le plus fréquemment et/ou abondamment observées.

Sur la plus vaste de ces mares, la "Grande

mare" (de plus de 500 m de long dans sa plus grande dimension), orientée nord-est et la seule réellement visible en survol aérien à basse altitude, ont été déposées et sont ancrées les deux plates-formes flottantes, en limite de la végétation herbacée et dans l'axe des vents dominants. Elle se prolonge vers l'est, en se subdivisant après un court chenal en deux branches, l'une vers l'est, l'autre vers le sud-est.

La branche Est donne accès à une belle forêt inondée correspondant à un peuplement pur de *Pterocarpus officinalis* (localement dénommé "moutouchi-marécage" ou "mangle médaille" aux Antilles françaises). Cette espèce est caractérisée par de très beaux contreforts dotés de nombreux pores (lenticelles) qui ont une fonction respiratoire permettant les échanges gazeux entre l'atmosphère et les tissus internes de l'arbre. Cette adaptation morphologique et anatomique permet la vie de ces arbres en situation de submersion permanente de leur système racinaire. Cette forêt est un site très important pour la nidification de Hérons



savacou (*Cochlearius cochlearius*) et cette espèce a été retenue pour la dénomination de cette zone de forêt marécageuse à l'ambiance si particulière. Compte tenu de la densité de la canopée, la lumière qui arrive à la surface de l'eau est totalement filtrée par les *Pterocarpus*, et cette zone est la seule de la mare Annie où l'on observe une totale absence de végétation aquatique flottante et immergée. La branche Sud-Est, en sous-bois, commence par une zone de nidification de Hérons bihoreau gris (*Nycticorax nycticorax*); la première des diverses espèces d'oiseaux d'eau à venir se reproduire sur la mare (de la mi-janvier à la mi-mars). Elle débouche sur une première mare dont la végétation arborée riveraine, au premier plan, constitue du mois de mai à septembre un site de reproduction très important pour les Grandes aigrettes (*Egretta alba*). Au sommet des plus hauts arbres, en arrière-plan de la "mare aux Aigrettes" et à proximité de la "mare aux Savacou", les Hérons cocoi (*Ardea cocoi*), les plus grands des hérons d'Amérique du Sud, y installent de la mi-mars à la mi-août leurs deux et très bruyantes héronnières, regroupant chacune de trois à six couples. Un chenal avec une succession de méandres donne ensuite accès à une petite mare circulaire dont la végétation riveraine constitue, en particulier, l'un des principaux sites de nidification des Hérons agami

(*Agamia agami*) dans la mare Annie. Plus de dix nids, ne correspondant qu'à un simple entrelacs lâche de brindilles de bois mort, comprenant en très grande majorité deux œufs, peuvent coexister d'une manière plus ou moins houleuse pour cette espèce assez agressive sur un même arbuste de la "mare Agami". La mare Annie, dans sa globalité, héberge de mars au mois d'août près de 2 000 couples de ce superbe héron méconnu, dont jusqu'alors la plus grosse colonie connue était de 102 couples au Brésil. Une dernière mare prolonge la "mare Agami", après le passage d'un seuil très étroit émergé en saison sèche et très obstrué par la végétation aquatique flottante en saison des pluies. Les arbustes bas sont aussi des zones de reproduction des Hérons agami et savacou, mais surtout ils hébergent des mois d'avril à août la seule colonie nicheuse connue de Guyane d'Anhinga d'Amérique (*Anhinga anhinga*). Ce superbe oiseau, dont le mâle en saison de reproduction arbore une livrée noire luisante, avec sur les ailes une rangée de plumes blanches aux reflets argent, et qui au-dessus de la mare Annie tourne très haut dans le ciel en utilisant les courants ascendants, a été choisi pour désigner cette mare, dont l'eau disparaît ensuite sous la végétation flottante. Enfin, le complexe de mares qui constitue la mare Annie se poursuit aussi en arrière de la

▼ Immatures de Grande aigrette *Egretta alba* guettant le retour des adultes.

▲ Cormoran olivâtre *Phalacrocorax brasilianus*.







◀ Double-page précédente : Héron agami couvant un poussin souillé par les fientes à un stade de développement proche de son émancipation.

▲ Anhinga femelle *Anhinga anhinga*.

► Plate-forme "camp de base".

14. Sur les rives de la "Grande mare" ont été observées à plusieurs reprises des petites troupes de Capucins (*Cebus appella*) dont l'intrusion dans les petites mares annexes, lieux de concentration et de reproduction des oiseaux d'eau, est rendue quasi impossible par la prégnante présence permanente et vigilante des Caïmans noirs.

"Grande mare" par une vaste trouée dans la végétation flottante, qui est régulièrement prospectée par des couples de Canards musqués (*Cairina moschata*) pour leur alimentation. Cette "mare aux Canards" est aussi une zone de chasse pour les Cormorans olivâtres (*Phalacrocorax brasilianus*), qui probablement se reproduisent aussi dans la mare Annie, mais sans que l'on ne connaisse actuellement avec précision la localisation de ce site. Dans la végétation riveraine entourant la "mare aux Canards", il a été aussi observé pour la première fois en Guyane une espèce de petit Râle (*Laterallus melanophaius*) qui, par la suite, a construit son nid et élevé ses poussins deux années de suite à proximité immédiate de la plate-forme.

Cette description de l'agencement de la mare Annie permet aussi indirectement d'évoquer son importance ornithologique pour la Guyane et pour la région nord-est amazonienne, en particulier par sa fonction de site de reproduction majeur pour les Grandes aigrettes, les Hérons cocoi et savacou et les

Anighas, mais aussi, au plan mondial, pour les Hérons agami. L'attractivité de ce milieu s'explique en partie par la conjonction :

- d'un isolement total ;
- de la présence d'une végétation arborée susceptible de fournir à la fois le support et les éléments nécessaires à la confection des nids ;
- de l'existence d'une importante colonie de Caïmans noirs sédentaires.

Ces super-prédateurs complètent la protection naturelle de ce site (liée à ses caractéristiques amphibies) de l'incursion de possibles prédateurs arboricoles tels les singes¹⁴, les iguanes et les Anacondas qui seraient susceptibles de prédation mais aussi, et plus globalement, de créer des perturbations au sein des concentrations très importantes d'oiseaux, d'œufs et de poussins. En outre, l'existence de vasières, mangroves et criques forestières en périphérie du marais constitue autant de zones exploitables pour assurer l'alimentation des oiseaux d'eau reproducteurs et de leurs poussins lors de leur présence dans la mare.



Environnement climatique et hydroclimatique de la mare Annie

Températures

Les températures moyennes journalières de l'air et de l'eau de la "Grande mare" présentent des évolutions synchrones au cours du temps (Fig. 3).

Les températures moyennes des eaux de surface sont respectivement, en saison des pluies et en saison sèche, de 2,0 et de 2,5 °C plus chaudes que celles de l'air. Les moyennes des températures de l'eau sont très similaires en fonction des saisons (moyennes au cours de la saison des pluies: 25,09 °C; et de la saison sèche: 25,07 °C). Au cours de la saison des pluies, leurs variabilités inter-journalières sont cependant relativement plus importantes qu'en saison sèche car elles suivent avec amortissement et un retard de

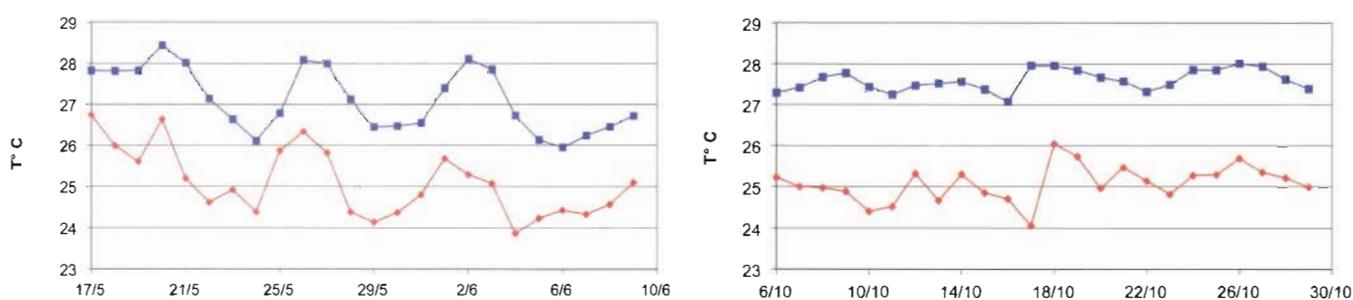
quelques heures les modifications de la température de l'air, elle-même en relation avec les événements pluvieux et l'importance de la couverture nuageuse (Fig. 3 A).

Les cycles journaliers des températures moyennes enregistrées toutes les 15 minutes pour l'air et l'eau de surface de la "Grande mare" sont sensiblement différents en fonction du régime des précipitations (Fig. 4).

En saison des pluies (en mai 2003, précipitations mensuelles de 667 mm), les amplitudes thermiques journalières sont respectivement de 3,4 °C pour l'air et de 2,5 °C pour l'eau; ce maximum présente en général un retard de 15 minutes à 2 heures après celui de l'air, qui est observé entre 13 heures et 15 heures (Fig. 4 A).

En saison sèche (en août 2003, précipitations mensuelles de 20 mm), les amplitudes sont nettement plus importantes (respectivement

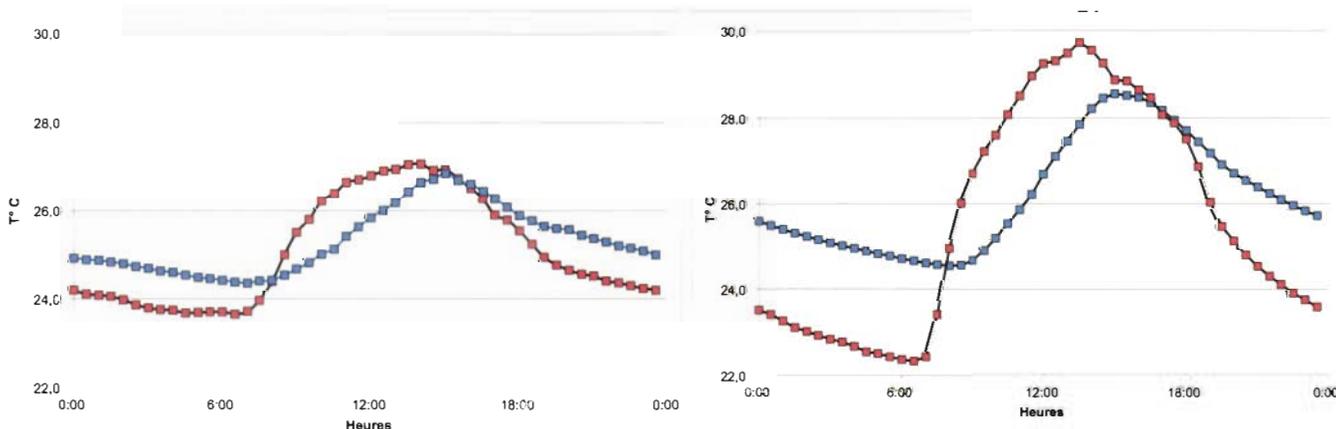
Figures 3: Variations journalières des températures moyennes de l'air (courbe rouge) et de l'eau (courbe bleue) de la "Grande mare" en 2002



▲ Figure 3 A: En saison des pluies, du 17 mai au 10 juin

▲ Figure 3 B: En saison sèche, du 6 au 30 octobre

Figures 4: Températures moyennes de l'air (rouge) et de l'eau (bleu) au cours de la journée



▲ Figure 4 A: En saison des pluies (mai 2003)

▲ Figure 4 B: En saison sèche (août 2003)

7,4 °C pour l'air et 4,0 °C pour les eaux de surface) avec des valeurs minimales et maximales journalières pour les eaux de surface respectivement à 6 h 30 et à 15 h 00 (Fig. 4 B). L'amplitude de variation des températures de l'air au niveau du marais (min. = 22,8 °C; maxi. = 26,4 °C) est plus restreinte que celle observée au sommet de la montagne de Kaw (min. = 20,6 °C; maxi. = 26,7 °C). En outre, il n'existe pas à l'échelle journalière de relation entre les températures moyennes de ces deux sites pourtant géographiquement très proches (Fig. 5).

Précipitations

Le nombre d'évènements pluvieux annuels sur la montagne de Kaw et la mare est similaire; il y pleut en moyenne, et au minimum, trois jours sur quatre (Fig. 6). Cependant, toutes les précipitations reçues

sur la montagne ne s'accompagnent pas nécessairement de précipitations sur le marais, mais la réciproque est aussi vraie. Les précipitations alimentant directement la mare en eau sont en moyenne moins intenses et/ou plus brèves que sur la montagne, soit donc en définitive plus faibles. En outre, en fin de saison sèche, il est possible de noter une reprise des précipitations plus précoce sur la montagne. Il en résulte ainsi que les précipitations sur la mare sont globalement, au cours de l'année, plus d'un mètre inférieures à celles enregistrées au sommet de la montagne de Kaw.

Éclairement

La durée de l'éclairement est constante (12 h 15) au cours de l'année, avec un maximum entre 11 h 30 et 13 h 30. Au cours de la saison sèche, ce maximum est en moyenne

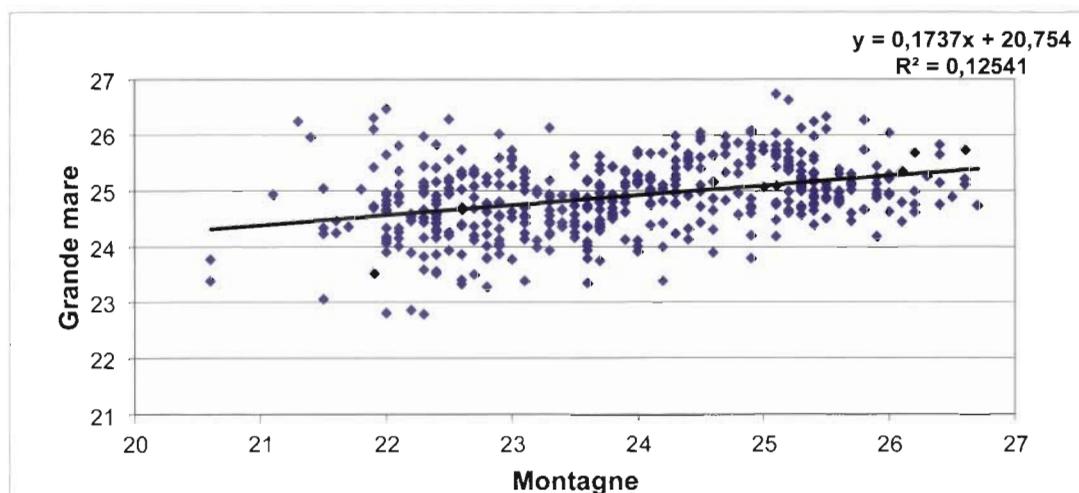


Figure 5 : Comparaison des températures moyennes journalières de l'air au sommet de la montagne de Kaw et dans la "Grande mare" des mois de mars 2002 à juin 2004.

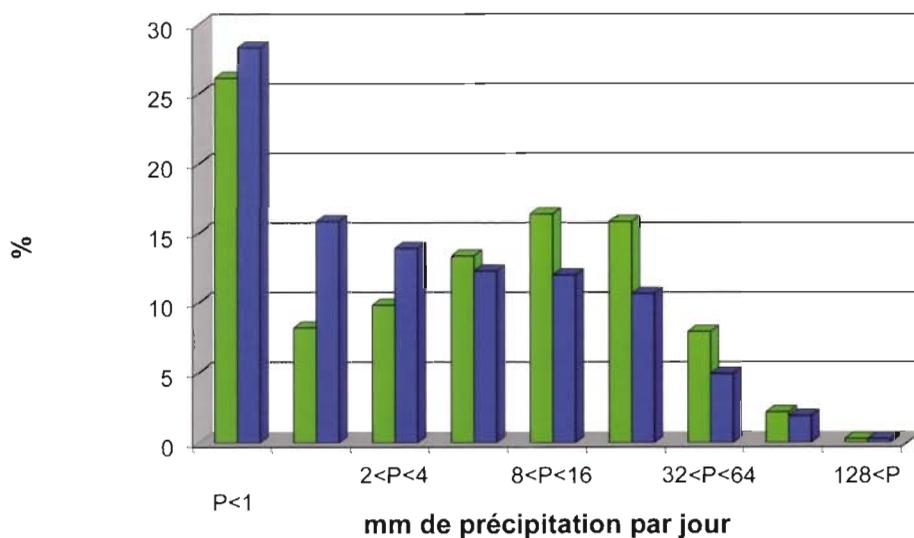


Figure 6 : Comparaison des hauteurs de précipitations au sommet de la montagne de Kaw (en vert) et dans la "Grande mare" (en bleu) des mois de mars 2002 à juin 2004.

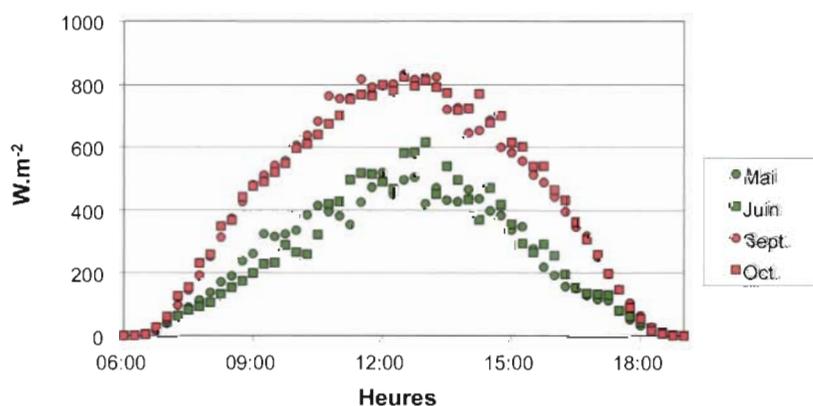


▼ Figure 7 :
Évolution
au cours
de la journée
des moyennes
mensuelles
de l'éclairement
en saison des pluies
(mai et juin 2002)
et sèche (septembre
et octobre 2002)
au-dessus de la
"Grande mare".

de 800 W. m^{-2} . Il est compris entre 500 et 600 W. m^{-2} au cours de la saison des pluies (Fig. 7). En saison des pluies, et hors événements pluvieux, l'éclairement intégré sur la journée est inférieur à 2000 J. cm^{-2} et peut être de deux à quatre fois plus faible au cours des journées de fortes précipitations. En saison sèche, les conditions d'éclairement sont relativement stables, avec des valeurs journalières élevées, comprises entre 2000 et 2500 J. cm^{-2} , correspondant à des énergies

instantanées supérieures à 1000 W. m^{-2} . Les conditions d'éclairement et leurs variations journalières sont très similaires au sommet de la montagne de Kaw et au-dessus de la mare. D'une manière générale, les valeurs intégrées sur la journée pour la mare sont très faiblement supérieures à celles enregistrées au sommet de la montagne de Kaw ; cette augmentation est inférieure à 10% en saison sèche et à 5% au cours de la saison des pluies.

Comparativement au climat de la montagne de Kaw, celui de la mare est à la fois plus stable à l'échelle de la journée et plus contrasté selon les saisons, qui demeurent essentiellement définies en fonction du régime des précipitations. Il est aussi sensiblement plus sec et bénéficie d'un éclairement plus intense. Les conditions thermiques des eaux de la mare sont encore plus stables, amortissant partiellement les variations journalières des températures de l'air, et à un moindre degré les variations saisonnières des températures de l'air et des conditions d'éclairement.





Environnement hydrochimique de la mare Annie

Oxygène dissous

Les concentrations en oxygène pour l'ensemble des eaux de surface des diverses mares sont très faibles au petit matin (toujours inférieures à 2 mg.l⁻¹) et n'excèdent pas 5 mg.l⁻¹ à la mi-journée. Ces valeurs, en fonction de la température de l'eau, correspondent respectivement à des niveaux de saturation en oxygène de l'ordre de 20 % et de 60 %. En outre, ces forts (et relatifs) pourcentages ne sont atteints que très transitoirement, lors des périodes de beau temps durable et en situation d'éclairement maximal, et ils ne concernent que la couche la plus superficielle de la colonne d'eau. Les concentrations en oxygène de la mare Annie sont ainsi excessivement basses et traduisent donc un déséquilibre quasi permanent entre les processus de photosynthèse et de respiration au sein des eaux.

À l'échelle de l'ensemble du marais, la pénétration de la lumière est totalement bloquée

par l'abondance de la végétation flottante et l'obscurité au sein de la masse d'eau est donc permanente, excluant toute activité possible de photosynthèse par les communautés phytoplanctoniques. En outre, la végétation de surface productrice d'oxygène de jour ne conduit qu'à enrichir les concentrations de ce gaz dans l'atmosphère, sans incidence sur ses teneurs dans l'eau. En revanche, la mort de cette végétation, puis sa sédimentation, conduit à une demande très importante d'oxygène. Dans ce contexte de milieu pauvre à très pauvre en oxygène, la minéralisation de la matière organique morte est ainsi lente et très incomplète. Elle se traduit par d'importantes accumulations de tourbe en profondeur et par une intense coloration brune des eaux, due à la présence de composés organiques en solution.

L'accès partiel à la lumière des eaux libres de la mare Annie correspond à une situation beaucoup trop anecdotique pour radicalement modifier le déséquilibre entre production et consommation d'oxygène. Néanmoins, il est possible de noter, pour des journées de

▲ En saison des pluies, vue pré-nocturne de la mare Annie au cours de l'arrêt journalier des alizés maritimes.

fort ensoleillement, une sensible augmentation des concentrations en oxygène des eaux de surface (Fig. 8A) qui s'accompagne, compte tenu de la coloration très sombre des eaux, d'une élévation de leur température¹⁵ (Fig. 8B). Cependant, cet apport est intégralement consommé de nuit pour la minéralisation de la matière organique morte et pour la respiration de l'ensemble des communautés biologiques (phyto- et zoo-plancton et poissons) colonisant les eaux de la mare. L'ensemble des populations aquatiques de la mare Annie évolue ainsi dans une eau en permanence sous-oxygénée, voire en permanence désoxygénée pour les eaux profondes. Une caractéristique très sélective qui, compte tenu de sa rigueur, dépasse le simple caractère d'adaptation pour constituer le facteur prépondérant à l'origine de la constitution et de la structuration des diverses communautés aquatiques qui peuplent actuellement l'ensemble de ces mares.

Composition chimique et richesse nutritive des eaux

Les compositions minérales des eaux des diverses mares sont très similaires, et essentiellement caractérisées par une très grande pauvreté (cf. tableau). Leur conductivité n'excède en effet jamais plus de $150 \mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$. Ces valeurs traduisent l'origine de ces eaux issues soit des pluies directes, soit résultant de leur ruissellement sur les sols de la montagne de Kaw, dont toutes les formes minérales solubles ont été depuis très longtemps lessivées. Ces valeurs sont même paradoxalement inférieures à celles mesurées pour les pluies recueillies depuis la plate-forme, qui parfois peuvent être enrichies par les embruns transportés par les alizés depuis l'océan, distant de moins d'une vingtaine de kilomètres. L'abondance de la végétation constituerait alors une voie de stockage et d'immobilisation de ces rares éléments minéraux, contribuant ainsi à la pauvreté

Figures 8
Évolutions journalières des concentrations en oxygène dissous dans les eaux de surface de la "Grande mare", les 13 et 14 mars 2003.

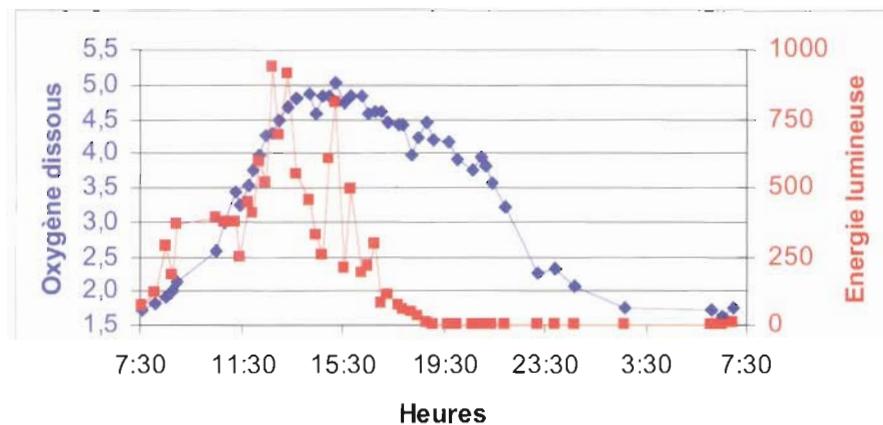
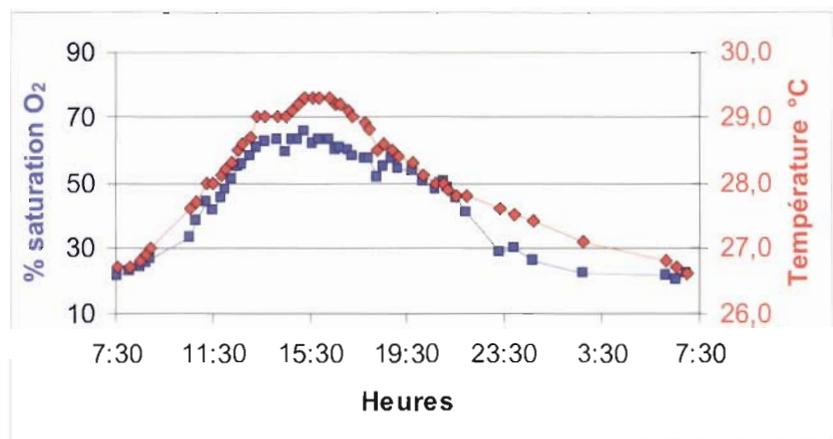


Figure 8A
Concentrations en oxygène ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$) et énergie incidente ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$).

¹⁵. Compte tenu de la relation inverse existant entre la température et la solubilité de l'oxygène, l'augmentation concomitante de la température et des concentrations en oxygène peut, pour les niveaux les plus superficiels, conduire à une perte de l'oxygène produit par photosynthèse au sein de l'eau vers l'atmosphère et donc à limiter l'importance et l'incidence de cette activité dans le fonctionnement global de la masse d'eau.

Figure 8B
Pourcentages de saturation en oxygène et température.



Caractéristiques moyennes des eaux des diverses mares déterminées lors de 6 campagnes, dont 3 en saison sèche et 3 en saison des pluies

	pH	Conductivité électrique	Azote minéral réduit	Azote minéral oxydé	Phosphore minéral soluble	Silice dissoute	Fer dissous
		$\mu\text{S. cm}^{-1}$	$\mu\text{M.l}^{-1}$				
"Grande mare"	5,64	88	1,14	0,10	0,07	26,10	2,97
"Mare aux Savacou"	5,93	65	4,63	0,07	1,74	22,92	3,39
"Mare aux Agami"	5,82	100	1,85	0,05	0,32	32,58	3,06
"Mare aux Aigrettes"	5,88	119	2,26	0,01	0,31	35,33	3,02
"Mare aux Anhingas"	5,66	44	1,93	0,00	0,26	30,27	2,90
"Mare aux Canards"	5,86	130	1,24	0,08	0,12	38,60	3,75

minérale constatée pour les eaux libres. Pour ces eaux, la conjonction d'une très faible minéralisation, de concentrations importantes en composés organiques solubles regroupant essentiellement des acides faibles, de la prédominance de processus biologiques producteurs de gaz carbonique et correspondant à la minéralisation de la matière végétale morte et à la respiration des communautés vivantes se traduisent logiquement par des eaux acides.

Les concentrations en éléments nutritifs sont elles aussi extrêmement faibles avec, pour l'azote, et compte tenu d'un manque chronique d'oxygène, des formes essentiellement réduites. Le phosphore soluble et bio-disponible est lui aussi très rare, en particulier pour les eaux de la "Grande mare". Seuls les silicates présentent des concentrations significatives et seraient donc susceptible d'autoriser le développement de diatomées; des algues phytoplanctoniques dont le test est en silice. Comme pour les éléments minéraux, la végétation flottante qui colonise le marais constitue un piège pour les éléments nutritifs. Leur présence dans l'eau résulte donc de leur lente libération au cours de la minéralisation de la matière végétale morte. Au sein des eaux des mares, ces rares éléments nutritifs sont l'objet d'une intense compétition entre les algues phytoplanctoniques et les macrophytes aquatiques flottantes et immergées. Ces dernières, par

l'ombrage qu'elles créent, défavorisent les algues, qui se trouvent ainsi privées de source d'énergie et des éléments nutritifs indispensables à leur croissance.

Les eaux sombres, acides et dépourvues d'oxygène de la mare Annie constituent un environnement *a priori* peu propice à la vie aquatique et à la constitution d'une chaîne alimentaire qui, classiquement pour les milieux aquatiques, repose sur la productivité des algues phytoplanctoniques.

Les communautés biologiques

La végétation

La végétation "terrestre"; des indices pour décrypter les origines de la mare Annie...

Bien que correspondant à un écosystème aquatique, où l'eau constitue nécessairement un élément central de son fonctionnement, le paysage dominant du marais est caractérisé par une végétation herbacée remarquable, qui colonise des sols constitués de tourbe flottante dont l'épaisseur peut parfois dépasser plus de 50 cm. Ces sols acides, formés exclusivement par des végétaux en cours de décomposition, sont portés et maintenus en surface par des accumulations de gaz¹⁶ issus de la lente minéralisation en profondeur de matière végétale morte. Ces îlots de tourbe plus ou moins jointifs et leur végétation masquent totalement l'omniprésence de



▲ *Montrichardia arborescens*.

▼ *Oncidium* sp.
© D. Guiral

l'eau. Cette formation herbacée basse, improprement dénommée savane, présente dans une vision d'ensemble une très grande homogénéité. Son étude *in situ* révèle cependant la présence d'une grande richesse d'espèces. Les espèces dominantes de cette formation sont principalement des fougères (*Blechnum serulatum* et *Thelypteris interrupta*) et diverses graminées et cypéracées. De ce très dense tapis émergent quelques plantes à fleurs jaunes (*Ludwigia nervosa* et *L. torulosa*) et surtout des espèces à grandes fleurs blanches qui appartiennent aux familles des gentianes (*Irlbachia alata*), des sagittaires (*Sagittaria lancifolia*) et des lys (*Crinum erubescens*). En périphérie immédiate de la mare Annie, au contact avec la végétation flottante caractéristique de l'ensemble du marais, les îlots de tourbe sont colonisés par une espèce arbustive de houx à fleurs blanches très rare - voire nouvelle pour la science, car toujours en cours de détermination - produisant saisonnièrement de petites baies noires. Localement, et en situation de transition avec la mare Annie, on note aussi la présence d'îlots d'un arum arborescent (*Montrichardia arborescens*); une espèce qui est considérée comme invasive dans le marais de Kaw. En effet, en amont du bourg de Kaw, dans les secteurs inondables de la rivière régulièrement

incendiés et pâturés, le "moucou-moucou" présente maintenant un développement considérable, éliminant toutes les autres espèces. De même, un arbuste, le "prunier-zicaque" (*Chrysobalanus icaco*), constitue des fourrés denses à développement limité aux abords de la mare Annie mais qui, en Guyane, dans des secteurs de zones humides après leur drainage, présente un développement très important se traduisant à terme par une totale banalisation de la végétation. Dans le contexte de la mare Annie, cette espèce joue un rôle écologique important pour les oiseaux, en tant que pourvoyeur de bois pour la construction des nids et comme ressource pour diverses espèces frugivores très grandes consommatrices de leurs baies (comme les coloniaux caciques à queue jaune).

Les secteurs forestiers qui entourent la mare Annie présentent une nette opposition entre les zones situées à l'est et à l'ouest de la "Grande mare". À l'ouest, le peuplement est dominé par de très grands "palmiers-bâches" (*Mauritia flexuosa*) porteurs d'imposantes et très lourdes grappes de fruits. En périphérie immédiate de la "Grande mare", faisant la transition avec les "palmiers-bâches", une ceinture arbustive dense regroupe essentiellement des "pruniers" et des *Pterocarpus* dont l'architecture et le port sont totalement

16. Des gaz essentiellement constitués de gaz carbonique et, assez paradoxalement dans un tel contexte, ne recolant du méthane qu'à l'état de trace.



modifiés par la consommation régulière de leurs jeunes feuilles par les Hoazins (*Opisthocomus hoazin*). Ces arbres nanifiés aux branches dénudées servent aussi chaque matin de reposoirs aux Hoazins pour, au sein de groupes familiaux, se réchauffer en captant les premiers rayons du soleil après une nuit passée au sein de la végétation arborée. L'absence de feuilles permet la colonisation des troncs et des rameaux par de très nombreuses épiphytes et en particulier des orchidées (*Epidendrum nocturnum* et *Oncidium* sp.). La végétation du secteur situé à l'est de la "Grande mare" - où ont été trouvées disséminées les diverses autres petites mares - est beaucoup plus hétérogène avec, associés à quelques "palmiers-bâches", des palmiers "pinot", un palmier épineux rare en Guyane (*Bactris campestris*), des "pruniers", des *Pterocarpus* et un arbre à très belle floraison rose (*Clusia* sp.) produisant de gros fruits charnus s'ouvrant en étoile. Tous ces arbres sont colonisés par de très nombreuses épiphytes comprenant des orchidées (*Catasetum* sp.), de nombreuses mousses, diverses espèces de fougères, une cactée à floraison nocturne (*Epiphyllum phyllanthus*) dont le fruit charnu est très avidement consommé, et des espèces servant de gîte et intimement liées à des populations de fourmis (des

espèces myrmécophiles car impliquées dans des échanges mutualistes très étroits avec certaines espèces de fourmis).

Vue du ciel, cette formation présente une structuration selon trois courtes bandes plus ou moins parallèles à l'actuel trait de côte, qui se situe à plus d'une dizaine de kilomètres plus au nord. De même, la forêt de "palmiers-bâches" à l'ouest de la "Grande mare" se poursuit, elle aussi, en une bande parallèle au trait de côte s'étendant sur plusieurs kilomètres. Une telle organisation de la végétation arborée, constituant des corridors en rupture avec la monotonie paysagère du marais herbacé, pourrait résulter et révéler l'existence d'un ancien "chenier" au sein des dépôts des sédiments amazoniens. Les sédiments issus de l'estuaire de l'Amazonie (et plus en amont qui résultent de l'érosion de la Cordillère des Andes) sont très majoritairement constitués d'argiles qui, après sédimentation, rétraction, compaction et imperméabilisation, ont été à l'origine de la création de la dépression de la plaine de Kaw, en arrière des secteurs actifs de transport sédimentaire et de sédimentation temporaire qui affectent et caractérisent le fonctionnement de la zone littorale de la Guyane. Au sein de ces argiles existent cependant de rares éléments sableux, à la

▼ *Pterocarpus* en fleur.

▲ Hoazin
Opisthocomus hoazin
couché sur son nid construit dans une zone dégagée à la base d'une ramification importante d'un *Pterocarpus* surplombant les eaux libres ; une position stratégique adaptée au poids de l'oiseau.



▲ Vue du marais.

fois plus gros et plus denses qui, lors d'une stabilisation momentanée du trait de côte ou d'une période de limitation des apports amazoniens, peuvent se concentrer après élimination progressive des particules les plus fines (en l'occurrence les argiles) par l'action mécanique des houles. Ces stocks de sable forment alors en front de mer des plages et, par l'action du vent et des marées, des dunes. De nouveaux apports de vase à la côte fossilisent ensuite ces cordons dunaires et ils constituent alors des cheniers : des témoins des anciennes lignes de rivage. Au sein du marais, les propriétés de percolation de l'eau dans ces sables et leur situation en position topographique relativement plus haute se traduisent par des durées de submersion et d'engorgement radicalement différentes. Ces conditions édaphiques sont alors compatibles avec l'établissement et le développement d'une végétation arborée associant des palmiers et des arbres de forêt marécageuse.

Sous cette hypothèse, l'actuelle mare Annie correspondrait alors à un ancien estuaire qui

aurait entrecoupé le chenier pour permettre l'évacuation des eaux de pluie du marais et des apports de la montagne de Kaw. La partie Ouest du chenier aurait permis l'implantation des "palmiers-bâches". La partie Est, qui correspondrait à la rive droite de l'estuaire, aurait connu diverses phases d'érosion et de re-sédimentation, comme cela peut encore être observé de nos jours, par exemple pour l'estuaire de la rivière de Kaw, périodiquement remodelé en fonction du rythme des apports sédimentaires amazoniens. Ces fluctuations se traduiraient maintenant par l'existence de ces trois courtes bandes de végétation arborée, de composition et de structuration complexes, et par les diverses mares qui les séparent. Une arrivée très massive de sédiment amazonien aurait ensuite fossilisé ce delta. La "Grande mare" correspondrait alors à l'emprise de l'ancien estuaire spatialement fluctuant et qui aurait perdu toute fonctionnalité hydrologique consécutivement au drainage assuré par l'actuelle rivière de Kaw. En outre, le cours plus au moins endoréique de la crique Angélique,



proche de la mare Annie (dont elle a peut-être été à une époque l'exutoire pour l'évacuation de ses eaux à l'océan) correspondrait à un stade intermédiaire entre un estuaire irrémédiablement colmaté représenté par l'actuelle mare Annie et l'estuaire de la rivière de Kaw qui, périodiquement en fonction du transit des sédiments amazoniens, doit recreuser son lit.

Ce scénario mérite bien évidemment d'être confirmé. Ainsi, si la végétation actuelle et l'observation de son organisation à partir de photographies aériennes sont à l'origine de la construction de ces hypothèses, cela sera aussi en partie cette végétation qui, par son étude au sein de ses niveaux d'accumulation sédimentaire, permettra d'en confirmer la véracité. Cette connaissance est en effet



▲ *Sagittaria lancifolia*.
© D. Guiral



▲ Liliacée *Crinum erubescens* à grande fleur de couleur blanche. © D. Guiral



▲ Fleur de *Clusia* sp.
© D. Guiral



▲ *Nymphoides indica*.

essentielle car elle permettra, outre de connaître les conditions qui ont conduit à la création de ces mares, de déterminer aussi leur âge d'apparition. En effet, les très hauts degrés de richesse, de complexité et d'originalité que recèlent la mare Annie ne sont peut-être pas nécessairement, dans le contexte de fortes instabilités qui caractérise les zones littorales de la Guyane, l'aboutissement d'une très longue évolution. Ces propriétés seraient plus logiquement la résultante d'une absolue nécessité pour les diverses composantes qui colonisent ce milieu d'élaborer des relations étroites pour coexister dans un environnement où, en particulier, les ressources nutritives sont excessivement limitées. Un âge beaucoup trop récent pour permettre l'apparition de nouvelles espèces, mais suffisant pour conduire à l'émergence de modes de fonctionnement et de structuration originaux qui ne reposeraient que sur une sélection, parmi l'ensemble des espèces présentes à l'échelle régionale, de celles les plus aptes à surmonter les contraintes physiques et chimiques propres à cet environnement.

La végétation aquatique de la mare Annie

Les mares sont colonisées par diverses espèces de plantes aquatiques flottantes dont la composition est propre à chacune d'elles. La "Grande mare" est très abondamment couverte par des nénuphars à grandes fleurs blanches (*Nymphaea rudgeana*) qui ne s'ouvrent que la nuit et généralement que pour deux nuits consécutives. Les feuilles

► Au petit matin, Hoazins se réchauffent au soleil après une nuit passée à l'intérieur de la végétation arbustive.





flottantes à la surface de l'eau et les fleurs sont portées par de très longues tiges souples et spiralées. Rouges au cours de leur ascension vers la surface de l'eau, ces feuilles prendront une coloration verte exclusivement pour leur surface exposée à la lumière. En période de vent et de clapot, les feuilles apparaîtront ainsi en partie rouge et vert intense. La floraison nocturne s'accompagne la première nuit d'une intense production de parfum, sans qu'il n'ait été encore possible de déterminer à quelle espèce nocturne ces signaux (couleur et odeur) sont destinés. Deux zones de la mare sont aussi colonisées par un peuplement dense d'une cypéacée en culture pure (*Eleocharis interstincta*). Enfin, et très souvent consécutivement au passage d'un Caïman noir, sont dispersés à la surface de l'eau des îlots de tourbe soulevés du fond, plus ou moins mobiles car poussés par le vent. Ces îlots, immédiatement après leur remontée à la surface, voient leur colonisation initiale par des nénuphars périlcliter du fait de leur positionnement en situation d'exondation permanente. Ils sont alors progressivement colonisés par diverses espèces de graminées et de plantes à fleurs dont la belle et très rare et intégralement protégée Orchidée aquatique: *Habenaria longicauda*. Non visibles car essentiellement immergées,

mais néanmoins très abondantes, les eaux de la "Grande mare" sont aussi colonisées par des plantes aquatiques dont seule la floraison se déroule en dehors de l'eau. Le développement des Cabomba (*Cabomba aquatica*) - une espèce très recherchée par les aquariophiles - est dans cette mare particulièrement remarquable. Discrète en saison des pluies, son omniprésence est nettement plus manifeste en saison sèche, au cours de sa période de floraison. À la surface de l'eau, ses petites fleurs jaunes sont alors innombrables, maintenues et portées par de petites feuilles rouge intense d'une forme radicalement différente des feuilles immergées, mais similaire à celle des nénuphars. Une convergence de forme que l'on retrouve aussi pour une autre plante aquatique flottante (*Nymphoides indica*) colonisant les zones de calme protégées du vent et dont les fleurs blanches présentent des pétales très finement divisés.

Cependant, d'un point de vue écologique, la plus grande originalité de cette mare réside dans sa colonisation par trois espèces de plantes aquatiques carnivores appartenant à un même genre: *Utricularia gibba*, *U. foliosa*, *U. hydrocarpa*. Si les fleurs ont des organes vitaux qui assurent la reproduction et les pièges; des organes tout aussi vitaux, car ils permettent à ces plantes leur

▼ *Utricularia hydrocarpa*, une utriculaire dont l'inflorescence jaune vif est maintenue au-dessus de l'eau par un radeau flottant formant des croix.

© D. Guiral

▲ En vert, rameau photosynthétique et en gris, rameau portant les pièges de la plus grande utriculaire de la mare Annie, *Utricularia foliosa*.

© D. Guiral



▲ Couple de Jacanas noirs *Jacana jacana* défendant un nid très sommaire, où les œufs bariolés sont déposés à l'air libre sur un petit amas de végétaux flottant, dissimulé au sein d'un peuplement dense d'*Hydrocotyle umbellata*. © D. Guiral

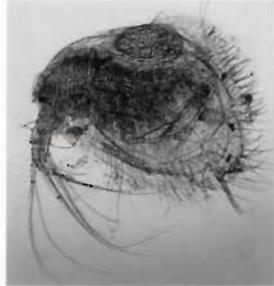
alimentation en capturant des proies, sont très similaires, leur morphologie et la localisation des pièges sont en revanche nettement différentes, ce qui contribue probablement à permettre leur coexistence. *U. gibba* se développe à la périphérie immergée des radeaux de tourbe dérivante et constitue un réseau très dense de fins rameaux sur lequel les pièges sont fixés. *U. fiolosa* et *U. hydrocarpa* colonisent par contre les eaux libres, sans aucun contact avec les accumulations de matière organique au fond de la mare ou flottantes. Les rameaux de très grande taille d'*U. fiolosa* présentent une remarquable ségrégation des tâches avec des rameaux de surface vert intense pour la photosynthèse - dont la morphologie est identique à celle de *Cabomba aquatica* - et des rameaux profonds non chlorophylliens qui ne comportent que des pièges entourés d'une substance gélatineuse. *U. hydrocarpa* est organisé en une succession de verticilles qui portent les pièges, avec pour la floraison la formation d'un radeau flottant qui assure le maintien et la stabilité de la fleur à la surface de l'eau. Les pièges correspondent à des petites outres d'une contenance d'un millilitre environ, maintenus en dépression et portant des organes sensoriels qui

déclenchent l'ouverture du piège lors du passage d'une proie. L'eau et la proie sont ainsi aspirées et commence alors, après mort de la proie par asphyxie, un lent processus de digestion. Des cellules en forme de X productrices d'enzymes, qui tapissent la paroi interne des pièges, assurent la minéralisation des proies capturées. En outre, les recherches réalisées sur la "Grande mare" ont permis de montrer que cette minéralisation se réalisait aussi grâce à l'intervention de protozoaires, dont la nature reste encore à déterminer, de même que leur origine et les modalités de leur pénétration dans les pièges, et si ces populations sont communes ou propres aux trois espèces coexistant dans les eaux de la mare. Au fur et à mesure, la plante évacue l'eau présente dans le piège et récupère ainsi les éléments nutritifs issus de la minéralisation de la proie. En moins d'une vingtaine de minutes le piège est à nouveau opérationnel, prêt pour la capture d'une nouvelle proie, qui rejoindra ainsi la précédente en cours de digestion. Les eaux de surface de la "mare aux Aigrettes" sont colonisées par une espèce d'arum flottant constituant un tapis très dense peu observé en Guyane de Laitues d'eau (*Pistia stratiotes*), considérée comme une espèce envahissante en Afrique. La "mare Agami" est elle colonisée par des "jacinthes d'eau" (*Pontederia rotundifolia*), une plante formant de vastes radeaux aux feuilles en ombrelle très caractéristiques (*Hydrocotyle umbellata*) et une fougère aquatique (*Salvinia auriculata*). Enfin, la "mare aux Aningas" est en partie recouverte par des lentilles d'eau.

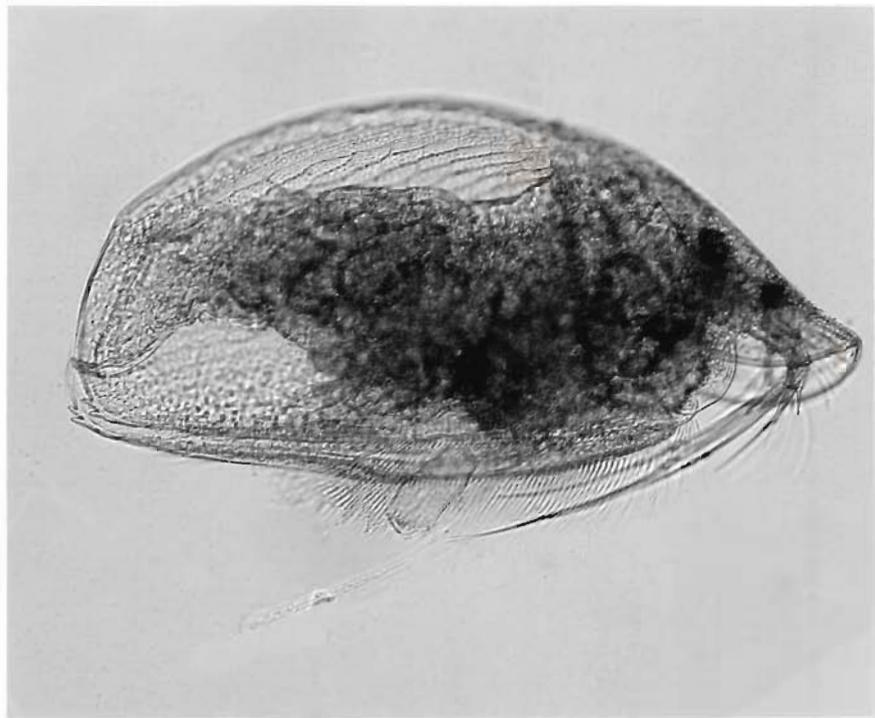
Ces descriptions démontrent l'importance fonctionnelle majeure des macrophytes aquatiques flottantes et immergées qui, en stockant les éléments nutritifs, mais aussi en interceptant l'énergie lumineuse, détournent à leur profit l'essentiel des ressources énergétiques et les très rares éléments nutritifs disponibles. Un contexte qui justifie ainsi le développement des Utriculaires, des plantes hybrides à la fois photosynthétiques et carnivores qui, par la prédation qu'elles exercent sur le zooplancton, ont aussi une incidence sur la productivité des communautés algales phytoplanctoniques.



▲ Cladocère du genre *Echinichia* portant des œufs de Durée. © D. Guiral



▲ Cladocère benthique du genre *Macrothrix* dont la carapace est couverte de grandes soies. © D. Guiral



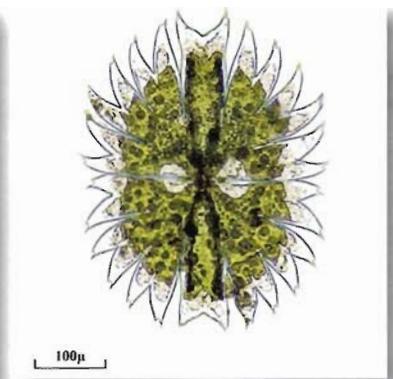
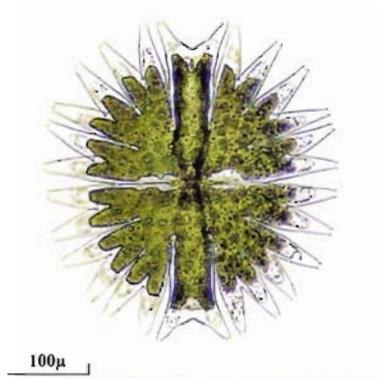
Le monde planctonique

Les eaux de la mare, acides, pauvres en élément nutritifs et fortement colorées en ocre brun par des substances organiques dissoutes, constituent un environnement très sélectif pour les algues planctoniques. Logiquement, ce sont donc des espèces très particulières qui trouvent ici les conditions nécessaires à leur vie. Il s'agit essentiellement de très belles algues vertes à symétrie radiale appartenant à la famille des Desmidiées et que l'on rencontre très généralement, et exclusivement, dans des tourbières. Ces algues, sans épaisseur, dont les plus grandes sont pratiquement visibles à l'œil nu, révèlent à fort grossissement toute leur beauté. Leur taille importante limite leur consommation par les plus petites espèces du zooplacton, qui sont représentées dans la mare par diverses espèces de rotifères relativement abondantes et consommatrices de très petites particules où dominent des bactéries. Dans ce monde du petit, les cladocères font figure de grands, regroupant diverses espèces mais toujours avec des effectifs très faibles, en relation avec la pauvreté générale de ce milieu. Parmi ces cladocères est présente une espèce de grande taille dont les caractéristiques morphologiques

sont très archaïques. Le corps, comprimé latéralement, est totalement, tête comprise, enfermé dans une carapace en forme de coquille constituée de deux valves semblables à celles d'une moule. À l'intérieur de cette carapace, des pattes transformées en branchies ondulent régulièrement pour assurer une double fonction respiratoire et motrice. Cette espèce actuellement non déterminée appartient très probablement à l'ordre des Conchostracés. En raison de cette coquille close, l'incubation des œufs et les premiers jours de la vie des jeunes se réalisent au sein de la carapace de l'adulte. Ces jeunes ne deviendront ainsi autonomes qu'à la mort ou lors d'une mue de leur mère porteuse.

▲ *Graptoleberis* sp. est un cladocère brouteur, mauvais nageur qui se déplace à la surface de la végétation aquatique dont il en consomme les bactéries épiphytes. © D. Guiral

▼ *Micrasteria* sp1 et sp2. Deux des espèces de grandes algues plates caractéristiques des eaux pauvres et de la mare Annie au cours de la saison des pluies. © D. Guiral





▲ Juvénile de Patagaye
Hoplias malabaricus.
© P. Y. Le Bail.

La faune Les poissons

Deux campagnes d'étude recourant à des engins de pêche les plus variés possibles (à l'exclusion de la pêche électrique, dont la mise en œuvre est impossible compte tenu de la très faible conductivité des eaux) ont été réalisées en juin (fin de la saison des pluies) et octobre (fin de la saison sèche) 2002, donnant ainsi une image assez précise de la composition qualitative des communautés de poissons et de leurs variabilités saisonnières. Cependant, cette combinaison de techniques de capture ne permet pas d'accéder à des informations quantitatives sur les densités absolues et donc relatives des diverses espèces. Néanmoins, en fin de saison sèche, alors que la mare constitue l'une des rares zones du marais encore en eau, les effectifs sont manifestement plus importants, avec la présence de très nombreux alevins. Ces juvéniles sont particulièrement abondants au sein des systèmes racinaires des plantes aquatiques flottantes, où ils trouvent à la fois un abri et de nombreuses proies micro-zooplanktoniques pour leur alimentation.

Au total, ces pêches - souvent perturbées par la voracité des caïmans déchirant les filets ou broyant les nasses pour consommer les

poissons piégés - ont permis de capturer 24 espèces. La majorité d'entre elles est adaptée à une vie dans une eau très pauvre en oxygène, conduisant à leur mort quasi instantanément par embolie gazeuse lors de leur transfert dans une eau normalement oxygénée. D'autres espèces ont développé des stratégies comportementales de respiration à l'interface air-eau. Ainsi, la capacité de s'affranchir des contraintes induites par les très faibles concentrations en oxygène constitue l'un des plus importants facteurs de sélection des espèces de poissons de la mare par rapport à l'ensemble des espèces présentes à l'échelle régionale.

Globalement, ce peuplement présente une structuration trophique originale avec une sur-représentation d'espèces carnivores, et en particulier consommatrices de poissons (ichtyophages).

Le sommet de la chaîne alimentaire piscicole est ainsi occupé par diverses espèces, souvent de grande taille, comprenant des Patagayes (*Hoplias malabaricus*), des Dents-chiens (*Acestrorhynchus falcatus*), des Coulants barrés (*Hoplerythrinus unitaeniatus*) et des poissons électriques, un gymnote (*Electrophorus electricus*). Cette dernière espèce, dont la morphologie générale présente de très grandes similitudes



avec celle des anguilles¹⁷, recourt à une production d'électricité pour orienter ses déplacements en fonction des obstacles (électrolocation). Cette stratégie constitue une adaptation physiologique et comportementale remarquable, en parfaite adéquation avec les caractéristiques de la mare Annie :

- des eaux très sombres liées à la jonction, en surface, de la colonisation par les macrophytes flottantes et, au sein de la masse d'eau, à sa coloration brune, qui résulte de la présence de fortes concentrations en composés humiques solubles ;
- et un fond constitué de matière végétale en cours de décomposition très aisément et durablement remise en suspension.

Dans un tel environnement aquatique, les organes pour l'orientation et la détection visuelles de proies ne sont que faiblement opérants et donc, par adaptation, en définitive aussi très peu développés et fonctionnels. Une caractéristique particulièrement notable pour les gymnotes, mais qui est aussi partagée par d'autres poissons de la mare et, en particulier, par des espèces dont la morphologie indique un mode de vie proche du

fond et dont la taille des yeux est très réduite avec, en compensation, l'existence de longs barbillons sensoriels (*Parauchenipterus galeatus* et *Rhamdia quelen*). En plus de ce recours à l'électrolocation, le gymnote, redoutable prédateur, est surtout la seule espèce de poisson capable, après avoir détecté sa proie, de produire des décharges d'une puissance suffisante (500 V) pour l'électrocuter à distance préalablement à sa capture.

Si les prédateurs sont divers et abondants, les herbivores ne sont essentiellement représentés que par une espèce de piranha (*Metynnis cf. lippincottianus*) dont les effectifs sont, semble-t-il, importants et regroupant des individus majoritairement de grande taille pour cette espèce.

Les Atipas, très présents dans la rivière de Kaw où ils sont activement exploités car très prisés par la population locale, sont paradoxalement absents des eaux de la mare. Leur adaptation à une eau pauvre, voire dépourvue d'oxygène¹⁸ et leur modalité d'incubation de leurs œufs au sein de nids flottants construits à partir de végétation aquatique permettaient d'envisager que cette

▲ Étude de la dentition d'un Patagaye, une espèce piscivore au stade adulte et adaptée à des eaux peu oxygénées.

17. Cette similitude de forme entre anguille et gymnote, qui ne repose sur aucun fondement phylogénétique, résulte d'un remarquable phénomène de convergence qui se traduit par des modalités de nage, et plus globalement, de comportement très similaires.

18. Les Atipas possèdent un système annexe de respiration aérienne, qui permet à l'oxygène pipé en surface, après un transit via leur tube digestif, d'être directement transféré à leur sang, au niveau de la partie terminale de leur intestin, dotée d'une paroi très amincie, dont la fonction est ainsi plus dévolue à la respiration qu'à la digestion.



▼ *Metynnis cf. lippincottianus*, un poisson très abondant dans la mare, de la famille des piranhas mais strictement herbivore.
© P. Planquette

mare puisse constituer, par ses caractéristiques et par son isolement, une zone refuge pour cette espèce. Dans l'état actuel des connaissances, il est impossible de formuler des hypothèses pour expliquer sa non-colonisation de la mare Annie. En outre, son corps cuirassé par des plaques osseuses devait *a priori* aussi le favoriser en le rendant moins vulnérable au sein de la mare à la prédation exercée par les poissons ichtyophages et les caïmans.

Il est aussi à noter la présence d'une espèce de Cichlidæ (*Heros efasciatus*) qui jusqu'alors n'était connue que des marais des États du nord-est brésilien. Son observation dans la mare Annie étend ainsi l'aire de répartition de cette espèce à la Guyane. Cette présence est peut-être à mettre en relation avec la fonction d'aire de reproduction de la mare Annie pour de très nombreuses espèces d'oiseaux d'eau migratrices. Une autre observation peut aussi venir en appui de cette hypothèse. On observe au sein de la cavité abdominale de tous les Patagaïes capturés de très nombreux vers parasites de formes variées et appartenant très probablement à diverses espèces. L'ampleur étonnante de ce parasitisme doit très probablement avoir des incidences sur cette population, et en particulier sur sa fécondité, compte tenu des contraintes que le volume des parasites doit exercer sur les capacités de développement

des gonades. En outre, beaucoup de ces vers parasites intestinaux sont connus pour devoir passer par divers hôtes (poisson-oiseau ou zooplancton-poisson-oiseau) afin de pouvoir boucler leur cycle vital. Le contrôle exercé par les oiseaux dans le fonctionnement écologique de la mare pourrait aussi être responsable de cet hyper-parasitisme des Patagaïes. Enfin, ces pêches ont aussi permis la capture, au sein des systèmes racinaires des plantes aquatiques flottantes et des végétaux en cours de décomposition, d'une espèce de crevettes (en cours d'identification) qui, bien que peu abondante, était présente lors des deux campagnes d'échantillonnage. Parmi ces crevettes, il a été observé des femelles portant de gros œufs de couleur vert clair, attestant ainsi de la reproduction de cette espèce au sein de la mare. Cette reproduction en eau douce - sans nécessité de réaliser des migrations vers les eaux estuariennes comme cela est généralement observé pour les crevettes colonisant les eaux continentales - laisse supposer que cette espèce soit endémique, ou qu'elle puisse, après adaptation, accomplir maintenant l'ensemble de sa vie au sein de la mare.

Les caïmans

Comme déjà indiqué, et particulièrement abondant (avec un effectif d'environ une centaine d'individus de tous âges) en saison sèche, quand la mare Annie constitue l'une



des rares masses d'eau libre du marais, le peuplement de caïmans est ici remarquable car constitué quasi exclusivement d'une population de Caïmans noirs (un seul Caïman rouge a été observé en cinq années d'étude) localisée en limite septentrionale de son aire de répartition et dont la structure démographique est, de plus, équilibrée. La présence conjointe, dans un contexte naturel, de nombreux jeunes aux écailles noires et blanches très contrastées mais aussi de quelques individus d'une taille dépassant les 5 m de long, dont les couleurs virent alors au gris avec une tête particulièrement imposante présentant de nombreuses boursouflures et callosités, est en effet devenue une situation quasi exceptionnelle pour cette espèce. Pendant de très longues années elle a été l'objet d'une chasse très intensive pour les qualités de sa peau en maroquinerie et pour sa chair. Ses effectifs régressant, sa valeur s'est ainsi progressivement accrue et les rares survivants ont alors été abattus pour, et aux usages précédemment évoqués, alors constituer des trophées de chasse de plus en plus recherchés. Cette

dynamique perverse, ne pouvant conduire qu'à l'extinction du plus grand des caïmans du continent américain¹⁹, a nécessité l'adoption d'un statut de protection intégrale pour cette espèce ; une décision officialisée en Guyane dans le cadre d'un arrêté ministériel en date du 15 mai 1986. Cette protection intégrale²⁰ depuis plus de vingt ans ne semble cependant pas se traduire par une reconquête par cette espèce de ses anciens territoires. L'une des hypothèses avancées pour expliquer cette absence d'effet serait que les mesures de protection et conservatoires adoptées pour les Caïmans noirs bénéficieraient surtout aux Caïmans rouges. L'accroissement rapide de leur effectif, comme cela est constaté pour la rivière de Kaw, constituerait alors un frein à la restauration de la population de Caïmans noirs. La situation est donc tout autre pour la mare Annie, avec la présence de Caïmans noirs adultes dont la prédation peut s'exercer sur l'ensemble de la population de Caïmans rouges, dont la taille au stade adulte ne dépasse pas 1,50 m.

Ces puissants seigneurs nagent lentement et silencieusement en surface, effrayant tous

▲ Le lever du jour sur la mare et mise en route d'une nouvelle journée d'étude et de prospection avec à droite une enceinte protégée de la curiosité des caïmans, pour la mesure de la productivité des eaux.

19. On estime à 0,5 % le taux d'extinction par la chasse de la population mondiale de Caïmans noirs au cours de la période allant de 1940 au début des années 2000. Cette espèce est actuellement considérée comme virtuellement disparue en Colombie et sur les rives de l'Amazonie.

20. Article 1^{er}
Sont interdits en tout temps, sur tout le territoire national :
- la destruction des nids ;
- la destruction, la mutilation, la capture ou l'enlèvement des œufs ;
- la destruction, la capture ou l'enlèvement, la mutilation, la naturalisation de Caïmans noirs, qu'ils soient vivants ou morts, leur transport, leur colportage, leur utilisation, leur mise en vente, leur vente ou leur achat.



▲ Héron agami en couvaison sur les arbustes ceinturant la mare Annie qui constitue, dans l'état actuel des connaissances, et de très loin, le plus important site connu au monde pour sa reproduction.

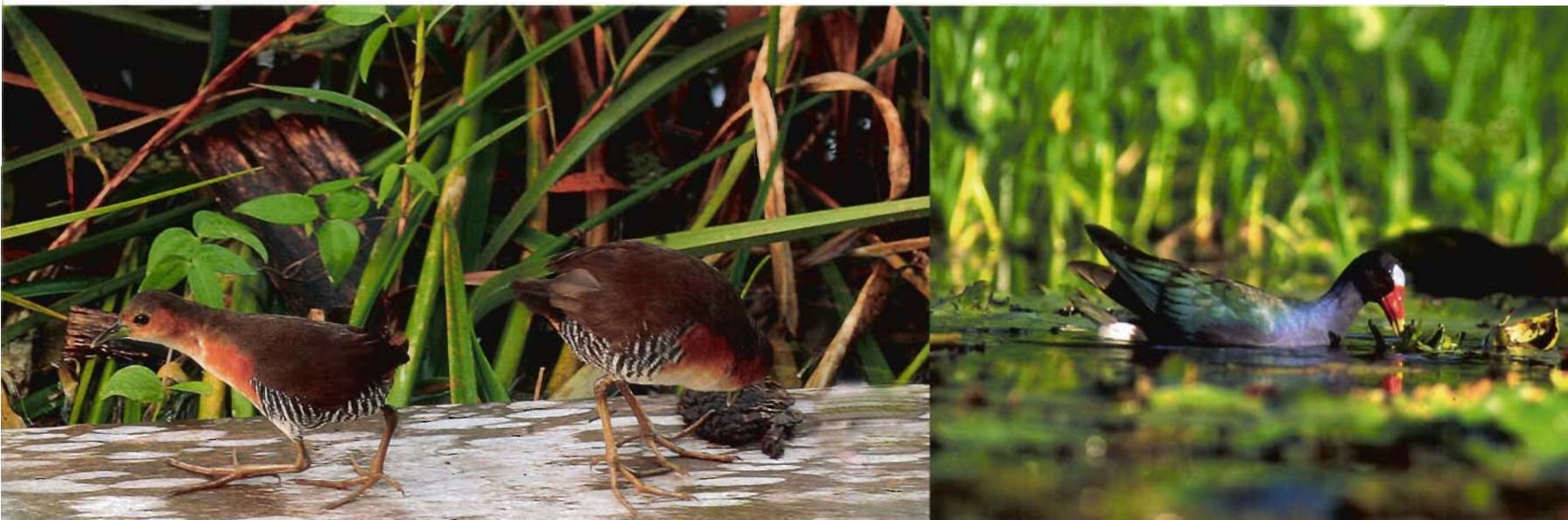
leurs jeunes congénères, qui s'enfuient précipitamment. Aux plus fortes chaleurs, ils demeurent parfois pour de longues périodes immobiles au fond de la mare, en totale immersion, partiellement recouverts par les débris de tourbe qu'ils ont remis en suspension au cours de leur déplacement ; un mode de nage qui, en plongée, s'apparente beaucoup plus à une lente marche.

Cette immersion leur permet aussi de fuir l'incessant harcèlement des taons, dont les attaques se concentrent sur leurs paupières. Des taons qui, lorsque les caïmans sont devenus adultes, constituent alors leurs seuls véritables ennemis. À la nuit tombante, ils émettent et échangent de puissants sons proches d'un meuglement qui doit contribuer à assurer la cohésion d'une population marquée cependant par un fort comportement territorial, où la taille constitue l'élément déterminant de la hiérarchie sociale. Ces échanges sonores sont périodiquement entrecoupés par de brèves périodes d'intenses agitations liées à la fuite précipitée d'éventuels compétiteurs de plus petite taille, mais aussi à des attaques sur des oiseaux affaiblis

ou tombés des nids et sur des poissons momentanément insouciantes ou malades. Ces individus lourds sont en effet essentiellement des opportunistes peu agressifs, voire placides, mais dont les attaques rares doivent cependant être particulièrement efficaces car probablement très ciblées.

Les oiseaux

La grande richesse, originalité et valeur de la mare résident surtout dans son avifaune, qui a fait l'objet de diverses études, dont les premières ont été principalement consacrées au recensement des espèces. Les suivantes, plus ciblées, ont été consacrées aux oiseaux d'eau nicheurs et en particulier aux Hérons agami (*Agamia agami*), dont la végétation riveraine de la mare héberge chaque année de la mi-mars à la fin juillet la plus importante colonie au monde actuellement connue de ce héron. Les 2 000 couples dénombrés sur cet unique site concentrent en effet plus de 90 % des effectifs reproducteurs mondiaux de cette espèce forestière et nocturne considérée comme l'une des moins connues de l'avifaune sud-américaine.



Au total, 97 espèces ont été observées, dont une espèce nouvelle pour la Guyane, une petite poule d'eau (une Marouette, *Laterallus melanophais*). Parmi les populations résidentes permanentes de la mare, une espèce est plus particulièrement remarquable par sa taille et son régime alimentaire exclusivement folivore (consommateur de feuilles) : l'Hoazin (*Opisthocomus hoazin*). Lourd oiseau, sédentaire, mauvais volier et pataud, il vit au sein de petites structures familiales, se réchauffant au petit matin toujours sur les mêmes arbres bas surplombant la mare, et pénétrant plus profondément dans la végétation en cas de dérangement et pour y construire son nid. Un nid fait de gros branchages, probablement à usage collectif et adopté par plusieurs femelles ; le record pour la mare étant de neuf œufs dans un même nid ! De par son régime alimentaire, très atypique pour un oiseau, son rôle et sa fonction écologique sont déterminants. En effet, par la consommation des feuilles portées par les jeunes rameaux des "moutouchi-marécage", ils transforment ces arbres en arbres-têtards producteurs d'une très grande quantité de bois mort. Cette disponibilité de branchages, associée à l'absence de prédateurs terrestres par le caractère amphibie et l'isolement du site et complétée par la veille exercée par les caïmans, a ainsi permis de faire de cette mare la plus importante zone de nidification pour les oiseaux d'eau de la Guyane (Grande Aigrette, Héron cocoi, Savacou huppé, Jacana

noir, Talève violacée...), voire la seule actuellement connue pour les Aningas (*Anhinga anhinga*), les Cormorans (*Phalacrocorax brasilianus*) et les Bihoreaux gris (*Nycticorax nycticorax*). Bien évidemment, par sa position de plus important site mondial pour la reproduction des Hérons agami, la fonction de facilitation assurée par les Hoazins en tant que pourvoyeurs des matériaux nécessaires à la construction des nids trouve ici sa plus évidente illustration. Ces divers oiseaux migrateurs qui exploitent les opportunités de la mare pour venir s'y reproduire se succèdent par vagues successives au cours de la seconde partie de la saison des pluies. Malgré un relatif déphasage de l'arrivée des oiseaux, les durées nécessaires à la construction des nids (qui très souvent sont des nids recyclés après l'abandon du premier constructeur et propriétaire), à la ponte, à l'incubation des œufs et à l'élevage des poussins se traduisent souvent pour un même arbuste par la coexistence de plus d'une dizaine de nids appartenant à plus de quatre espèces différentes. Il en résulte des situations parfois houleuses lors du retour des parents ou au moment de l'émancipation des jeunes. Les premiers bénéficiaires de ces conflits intra- et interspécifiques sont les caïmans, qui à cette période de l'année circulent sans relâche à l'aplomb des nids portés par des arbustes dont les troncs sont pour l'essentiel submergés. Les caïmans nagent donc à proximité

▼ Première observation en Guyane, dans la mare Annie, d'un petit Râle *Laterallus melanophais*, et photographie d'un couple reproducteur nidifiant à proximité immédiate de la plateforme de recherche.
© T. Luglia

▲ Appartenant aussi à la famille des *Rallidæ*, la Talève violacée, *Porphyrio martinica*, qui sur la mare s'avère être devenu un très redoutable prédateur des œufs de hérons lorsque ceux-ci s'éloignent momentanément de leur nid.



▲ Nourrissage d'un poussin par régurgitation d'une bouillie de végétaux pré-digérés.

▼ Hoazin en équilibre instable s'alimentant des feuilles jeunes et tendres de *Pterocarpus*.

► Héron agami en plumage nuptial.

immédiate de la canopée des arbustes qui supportent les nids, à l'affût de toutes informations indiquant la présence d'un oiseau se débattant à la surface de l'eau.

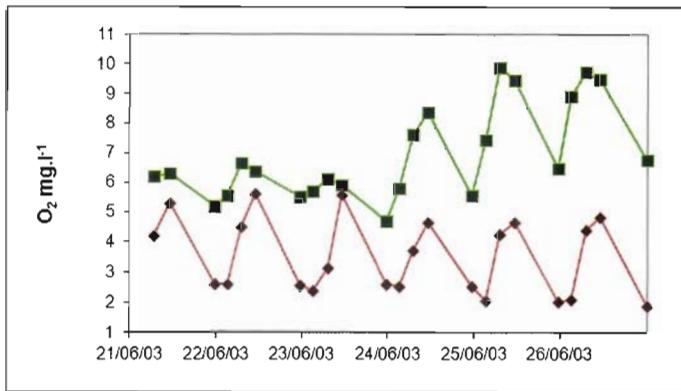
La saison de la reproduction des oiseaux migrateurs coïncide ainsi avec la période de plus haut niveau des eaux dans la mare, mais aussi pour l'ensemble du marais.

Il en résulte que les proies potentielles pour l'alimentation des adultes et de leurs jeunes en cours d'élevage (très majoritairement constituées de poissons pour ces oiseaux aquatiques) sont très fortement diluées et spatialement dispersées. Dans ce contexte, si la mare est une zone très importante pour la reproduction des oiseaux d'eau, elle ne constitue pas une zone d'approvisionnement en poissons. Les parents effectuent donc des migrations régulières pour apporter les proies nécessaires au développement de leurs poussins. Des proies dont la capture à vue est plus simple dans les milieux adjacents du

marais que dans les eaux profondes et sombres de la mare. Les plus emblématiques de ces hérons nicheurs, les Hérons agami et savacou, aux mœurs crépusculaires et nocturnes, quittent ainsi la mare à la tombée de la nuit pour y revenir au petit matin, mais après des séjours à l'extérieur de la héronnière pouvant durer plusieurs jours. Une stratégie tout à fait étonnante pour ce type d'oiseaux, et similaire à celle plus généralement adoptée par les grands oiseaux marins. Cette importation massive de matière vivante et d'énergie au sein de la mare va avoir des conséquences tout à fait étonnantes au cours de la saison sèche, après le départ définitif des oiseaux pour des lieux qui demeurent actuellement encore à découvrir.

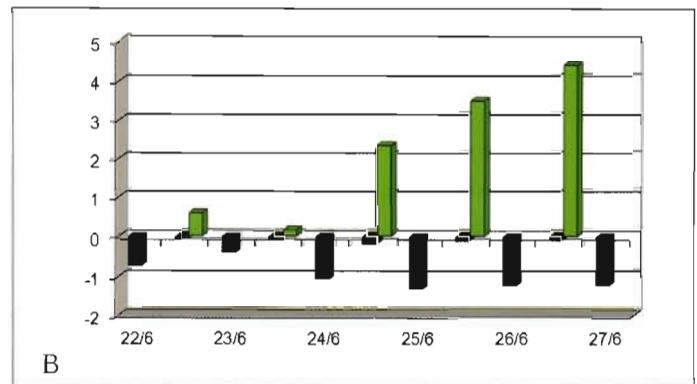
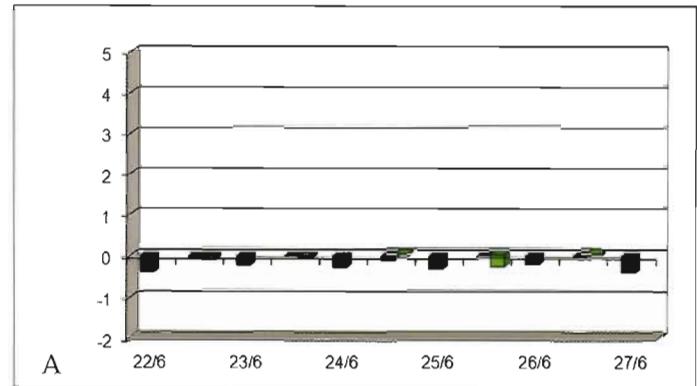
Les eaux, sur l'ensemble du marais, avec l'arrêt des précipitations sur la montagne de Kaw et des conditions de fort éclaircissement, vont progressivement se concentrer par évaporation, entraînant une rétraction de la





▲ Figure 9 : Évolution des concentrations en oxygène dissous dans les eaux libres de la mare Annie (rouge) et au sein d'un volume d'eau d'1 m³ d'eau de cette mare (vert) après un apport d'eau issu du rinçage de la végétation située à l'aplomb des nids de Hérons agami et Savacou.

► Figures 10 : Mesures de la production d'oxygène (vert) et de la respiration (noir) en conditions d'éclairage standard. A pour les eaux de la mare Annie et B pour cette même eau après enrichissement.



zone humide. Au sein de la mare Annie, l'ensemble des déjections des oiseaux et leur lessivage par les pluies, sources d'azote et de phosphore initialement cantonnées à l'ombre des arbres, se répartiront au sein de l'ensemble de la masse d'eau qui ainsi, de naturellement très pauvre en éléments nutritifs, sera alors potentiellement productive. Des expériences au sein d'enceintes déployées dans la mare et remplies d'eau de la mare, à laquelle des fientes interceptées par la végétation sous les nids ont été ajoutées, ont permis de mettre en évidence les effets directs de cet enrichissement. Au sein des enceintes, qui ont dû être protégées de la curiosité des caïmans, la disponibilité des éléments nutritifs va dans un premier temps permettre la synthèse de quantités très importantes d'algues phytoplanctoniques. De faiblement oxygénées, les eaux présenteront alors des variations journalières importantes d'oxygène, avec globalement un accroissement progressif des concentrations (Fig. 9), traduisant des productions photosynthétiques de jour supérieures à l'ensemble des respirations sur la journée (Fig. 10). Au sein des enceintes, ces nouvelles conditions d'oxygénation et les ressources

algales disponibles vont alors permettre l'explosion du zooplancton. Ainsi, le peuplement zooplanctonique, dont la densité initiale était de 2 individus.l⁻¹ pour une biomasse de 0,6 µg.l⁻¹, sera après une semaine de 382 individus.l⁻¹ pour une biomasse de 98,3 µg.l⁻¹, avec essentiellement la prolifération d'une espèce de rotifère du genre *Polyarthra*. En conditions naturelles et à l'échelle de la mare, la prolifération du phytoplancton, exploitant un stock de nutriment de plus en plus concentré au cours de la saison sèche, va conduire à l'apparition d'un phénomène de fleurs d'eau, avec la prolifération d'algues filamenteuses. Ces algues coloniales, formant des voiles à la surface de l'eau, vont progressivement couvrir l'ensemble des systèmes racinaires des macrophytes flottantes et des plantes aquatiques immergées comme les Utriculaires, entraînant leur étouffement et leur déclin. D'une manière similaire aux enceintes, le zooplancton va alors lui aussi se développer. La mare sera alors en situation de jouer son second rôle écologique fondamental en tant que zone d'accueil pour la reproduction de très nombreuses espèces de poissons qui, en se réfugiant au sein de cette mare toujours

en eau, y trouveront aussi en très grande abondance les proies nécessaires pour leur permettre d'assurer leur succès reproducteur. Avec l'arrivée des pluies et l'extension du marais, les poissons adultes et les juvéniles, suivis des Caïmans noirs, quitteront alors la mare dont la richesse et la disponibilité en éléments nutritifs vont progressivement se diluer. La mare retrouve alors un statut d'oligotrophie similaire à celui caractérisant l'ensemble du marais, qui ne bénéficie pas directement des apports fertilisants des oiseaux.

Conclusions

Compte tenu de la diversité et de l'originalité des communautés tant végétales qu'animales qui s'y concentrent, la mare Annie joue certainement un rôle très important pour l'ensemble de la vie et des vies du marais de Kaw. Des prospections dans d'autres mares environnantes - qui n'ont pas la même fonction d'aire de reproduction pour les oiseaux d'eau migrateurs - ont permis de mettre en évidence le statut, semble-t-il donc unique, que la mare Annie joue à l'échelle de l'ensemble du marais pour la survie et la reproduction de nombreuses espèces rares, fleurons du patrimoine naturel de la Guyane. La valeur écologique du marais se trouve ainsi en partie dépendante de l'intégrité écosystémique de cette mare ; cœur d'un *hot spot* de biodiversité dont les pulsations, aux rythmes des phases de basses et de hautes eaux, drainent les flux de matière et d'énergie entre la mare et le marais. En période de hautes eaux, les oiseaux d'eau, par le nourrissage de leurs poussins, réalisent une concentration très localisée d'une part importante de la productivité de l'ensemble du marais. En période de basses eaux, les productions intenses au sein de cette mare, structurées selon un réseau trophique classique pour des milieux aquatiques (phytoplancton, zooplancton, alevins de poisson, poissons ichtyophages et caïmans) permettent et facilitent la reproduction et le succès reproducteur de nombreuses espèces de poissons, qui ultérieurement diffuseront dans l'ensemble du marais.



La mise en évidence du statut unique et vital de la mare Annie pour une zone bien plus vaste que sa propre emprise impose une très grande circonspection dans son approche et en particulier des scientifiques, qui ont justement comme fonction d'en dévoiler toute la richesse, complexité et fragilité. Ainsi, outre la connaissance scientifique pour des espèces endémiques et pour certaines très rares ou en voie d'extinction partout ailleurs, ces études se doivent aussi de fournir tous les arguments pour que les gestionnaires et les décideurs adoptent pour ce site d'exception des mesures de nature à en pérenniser l'existence mais aussi les multiples fonctions. En outre, ils doivent inciter, veiller et contribuer à la mise à disposition et à l'appropriation de tous les découvertes des scientifiques qui, par cette démarche, s'intégreront à la définition et à la conservation de la richesse patrimoniale de la Guyane. Ce chapitre consacré au marais de Kaw, à son histoire et à son écologie ; et au sein de cet ensemble, à la mare Annie, constitue l'une des plus évidentes et notables concrétisations de cette stratégie de vulgarisation et donc d'appropriation. ●

▲ La crique Angélique, dans la partie centrale du marais de Kaw.

Guiral Daniel.

Le marais de Kaw.

In Guiral Daniel (ed.), Le Guen R. (ed.). Guyane océane.

Beaumont-de-Lomagne (FRA) : R. Le Guen ; Marseille

(FRA) : IRD, 2012, p. 368-421. ISBN 978-2-7099-1722-3