

La population d'*Avicennia germinans* du delta du Saloum est-elle relictuelle depuis la dernière période humide ?

Florent LOMBARD¹
Julien ANDRIEU^{1,2}
Luc DESCROIX²

¹ Université Côte d'Azur, CNRS
UMR Espace
Campus Valrose, Bâtiment L
28, avenue de Valrose
06108 Nice Cedex 2
France

² IRD, MNHN
UMR 208, Patrimoines locaux,
Environnement et Globalisation (PALOC)
43, rue Buffon
75005 Paris
France

**Auteur correspondant /
Corresponding author:**
Lombard FLORENT –
Florent.LOMBARD@univ-cotedazur.fr



Photo 1.
Transect d'observation des mangroves en régénération.
Photo J. Andrieu.

Doi : 10.19182/bft2020.346.a36296 – Droit d'auteur © 2020, Bois et Forêts des Tropiques – © Cirad – Date de soumission : 8 mars 2020 ; date d'acceptation : 27 août 2020 ; date de publication : 25 décembre 2020.



Licence Creative Commons :
Attribution - 4.0 International.
Attribution-4.0 International (CC BY 4.0)

Citer l'article / To cite the article

Lombard F., Andrieu J., Descroix L., 2020. La population d'*Avicennia germinans* du delta du Saloum est-elle relictuelle depuis la dernière période humide ? Bois et Forêts des Tropiques, 346 : 51-64.
Doi : <https://doi.org/10.19182/bft2020.346.a36296>

RÉSUMÉ

La population d'*Avicennia germinans* du delta du Saloum est-elle relictuelle depuis la dernière période humide ?

Dans le monde entier, les mangroves sont déboisées à un rythme plus élevé que les forêts tropicales. Dans le delta du Saloum au Sénégal, elle a connu un déclin important dans les années 1980 et 1990, mais elle se régénère spontanément depuis lors. Cet article teste l'hypothèse suivante : la population d'*Avicennia germinans* dans le Saloum correspondrait à une population relique établie pendant les années hyper-humides (1950 à 1967). Cet article fait la synthèse de deux campagnes botaniques différentes, espacées de 15 ans. Également, il rend compte d'une expérience sur la flottation des propagules en fonction de la salinité de l'eau. En 2003, la reproduction d'*Avicennia germinans* n'avait pas eu lieu dans la zone de demi-marée depuis plusieurs années déjà. Seul le piégeage par *Sesuvium portulacastrum*, dans le haut de l'estran, permet l'apparition de jeunes pousses. C'est donc un problème de dépôt et d'enracinement des propagules. En 2018, seuls deux individus, présents sur le même site, semblent avoir suivi un processus de régénération « normal », au milieu de l'estran, dans la vase, sans processus de piégeage des propagules. La récente diminution de la salinité permettrait à nouveau exceptionnellement aux propagules de s'enfoncer, et donc de germer comme en période humide. Une relation linéaire évidente a été observée entre la flottaison et la salinité. En Gambie et en Casamance, où les précipitations sont plus importantes et la salinité plus faible, cette espèce se reproduit normalement et n'a pas été affectée dans sa reproduction par la période de sécheresse. Cela nous permet d'estimer que des seuils de 1 000 mm de précipitations annuelles ou 20 ‰ de salinité minimale, franchis après la période hyper-humide (1950-1967), ont empêché, depuis, la reproduction de l'espèce. Si la population étudiée par la science depuis les années 1970 est bien une population relictuelle, issue d'une période anormalement humide, toute une littérature visant à décrire et expliquer la dégradation des mangroves du Saloum aurait été basée sur un état de référence particulièrement inapproprié.

Mots-clés : *Avicennia germinans*, mangrove, relique, régénération, Sénégal.

ABSTRACT

Is the *Avicennia germinans* mangrove forest in the Saloum delta a relict population from the last humid period?

Across the globe, mangroves are being deforested at a higher rate than tropical forests. The Saloum Delta mangroves in Senegal declined significantly in the 1980s and 1990s but have been regenerating spontaneously since then. This paper tests the hypothesis that the population of *Avicennia germinans* in the Saloum delta is a relict population that became established during the exceptionally humid years of 1950 to 1967. This article provides a synthesis of two different botanical campaigns conducted at an interval of 15 years. We also conducted an experiment on the flotation of propagules according to water salinity. By 2003, *Avicennia germinans* reproduction had not been occurring in the mid-tidal zone for several years. Young shoots were only appearing, in the upper tidal zone, when trapped by *Sesuvium portulacastrum*, so the problem is one of propagule deposition and rooting. In 2018, only 2 individuals, both on the same site, seem to have followed a “normal” regeneration process, in the mud in the mid-tidal zone, without a propagule trapping process. The recent decrease in salinity seems to be again, and exceptionally, allowing propagules to sink, and thus to germinate as they did during the humid period. A clear linear relationship has been observed between flotation and salinity. In the Gambia and Casamance, where rainfall is higher and salinity lower, reproduction of this species has been normal without being affected by the period of drought. This has allowed us to estimate that annual rainfall or minimum salinity in excess of the 1,000 mm and 20‰ thresholds respectively, after the exceptionally wet period (1950-1967), have since prevented reproduction of the species. If this population, which has been scientifically studied since the 1970s, is indeed a relict population from an abnormally wet period, a whole body of literature describing and explaining the degradation of the Saloum mangroves would be based on erroneous baseline conditions.

Keywords: *Avicennia germinans* mangrove, relict, regeneration, Senegal.

RESUMEN

¿La población de *Avicennia germinans* del delta del Saloum es un relicto desde el último período húmedo?

En el mundo entero, los manglares se deforestan a un ritmo más elevado que los bosques tropicales. En el delta del Saloum, en Senegal, sufrieron una importante reducción en los años 1980 y 1990, aunque se regeneran espontáneamente desde entonces. Este artículo prueba la hipótesis siguiente: la población de *Avicennia germinans* en el Saloum correspondería a una población relictu establecida durante los años hiperhúmedos (1950 a 1967). Este artículo sintetiza dos campañas botánicas diferentes, separadas 15 años. Igualmente, explica una experiencia sobre la flotación de los propágulos en función de la salinidad del agua. En 2003 hacía varios años que no había habido reproducción de *Avicennia germinans* en la zona de marea media. Solamente la captura mediante *Sesuvium portulacastrum*, en la zona de marea alta, permite la aparición de brotes jóvenes. Es, pues, un problema de deposición y de enraizamiento de los propágulos. En 2018, solo dos individuos, presentes en el mismo lugar, parecen haber tenido un proceso de regeneración «normal», en zona de marea media, en el barro, sin proceso de captura de los propágulos. La reciente disminución de la salinidad permitiría hundirse de nuevo excepcionalmente a los propágulos y, por tanto, germinar como en período húmedo. Se observó una relación lineal evidente entre la flotación y la salinidad. En Gambia y en Casamance, donde las precipitaciones son más importantes y la salinidad más débil, esta especie se reproduce normalmente y el período de sequía no ha afectado a su reproducción. Ello nos permite estimar que los umbrales de 1 000 mm de precipitaciones anuales o el 20 ‰ de salinidad mínima, franqueados después del período hiperhúmedo (1950-1967), impidieron desde entonces la reproducción de la especie. Si la población estudiada por la ciencia desde los años 1970 es una población relictu, emanada de un período anormalmente húmedo, toda una literatura enfocada a describir y explicar la degradación de los manglares del Saloum se habría basado en un estado de referencia particularmente inapropiado.

Palabras clave: *Avicennia germinans*, manglar, relicto, regeneración, Senegal.

Introduction

Les mangroves connaissent, à l'échelle du globe, jusqu'aux années 2000, un rythme de déforestation supérieur à celui des forêts tropicales de terre ferme (Valiela *et al.*, 2001 ; Wilkie et Fortuna, 2003). Selon le dernier rapport de la FAO sur les mangroves, elles sont en effet passées de 18,8 millions d'hectares à 15,2 millions d'hectares de 1980 à 2005 (FAO, 2007). Des articles plus récents signalent néanmoins une amélioration (Bryan-Brown *et al.*, 2020 ; Friess *et al.*, 2020). Selon le rapport général de la FAO de 2020, la diminution des surfaces de mangrove a ralenti de moitié si l'on compare 1990-2000 et 2010-2020, de 47 000 ha par an à 21 000 ha par an.

Selon le rapport de la FAO de 2007, l'Afrique suivait cette tendance avec une perte estimée aux alentours de 500 000 ha, soit près de 14 % de la surface de 1980. Concernant le Sénégal, les chiffres seraient encore plus inquiétants avec une mangrove estimée à 160 000 ha dans les années 1980 et à 115 000 ha en 2005, soit une perte de 32 % de la surface de 1980. Ces taux de déforestation expliquent l'importance donnée à la dégradation de la mangrove sénégalaise dans les journaux et dans la littérature grise des ONG et instances nationales et internationales. Fent *et al.* (2019) recense une partie importante de cette littérature grise.

La littérature scientifique qui étudie ces dynamiques des mangroves au Sénégal le fait essentiellement par la télédétection. La part d'observation de la végétation elle-même sur le terrain est très faible. Cette littérature présente une majorité d'articles convergents sur les principales tendances et quelques articles particulièrement dissonants. Sur la période des années 1980 et 1990, conformément au rapport de la FAO (2007), toutes les études convergent vers un constat de diminution des surfaces (Ackermann *et al.*, 2007 ; Andrieu et Mering, 2009 ; Dieye *et al.*, 2013 ; Diouf, 2019 ; Andrieu, 2018), à l'exception de Fent *et al.* (2019).

Sur la période 1990 à 2010, un corpus conséquent décrit une augmentation des surfaces. Une première observation d'augmentation des surfaces de mangrove a été faite et interprétée comme la conséquence de la rupture de la flèche sableuse de Sangomar (Diaw *et al.*, 1990), laquelle a généré des bancs de vase et une diminution de la salinité dans le nord-ouest du delta du Saloum (Moreau, 2004). Andrieu et Mering (2009) et Andrieu (2008), sur des images dont la plus récente était de 1999, montraient déjà que le bilan s'était infléchi et qu'entre la fin des années 1980 et la fin des années 1990 les superficies de progression de la mangrove étaient de 1 % supérieures aux superficies de régression pour une zone d'étude incluant la Gambie et la Guinée-Bissau. Conchedda *et al.* (2008, 2011) ont comparé des images de 1986 et

2006 pour le fleuve Casamance et ont trouvé une augmentation de 6 % (+ 4 300 ha) des surfaces de mangrove entre ces deux dates. Dieye *et al.* (2013), en comparant des images de 2001 et 2010 pour le delta du Saloum, ont dressé un bilan positif avec un gain ici aussi avoisinant les 6 % de la surface de mangrove de 2001 (+ 7 500 ha). Taibi *et al.* (2014) font état d'une augmentation des surfaces pour le delta du fleuve Sénégal. Seuls Carney *et al.* (2014) décrivent une diminution des surfaces de mangrove.

Les études les plus récentes sont encore plus homogènes dans les observations de progression forte. Pour la Réserve de biosphère du Delta du Saloum, Diouf (2019) a mesuré pour 1999, 2009 et 2018 les superficies suivantes : 49 000 ha, 56 000 ha et 61 000 ha, soit une progression de 24 % (+ 12 000 ha) de la superficie de mangrove de 1999. Andrieu (2018), en comparant des images de 1999 et 2015, a trouvé, pour une zone d'étude incluant la Gambie

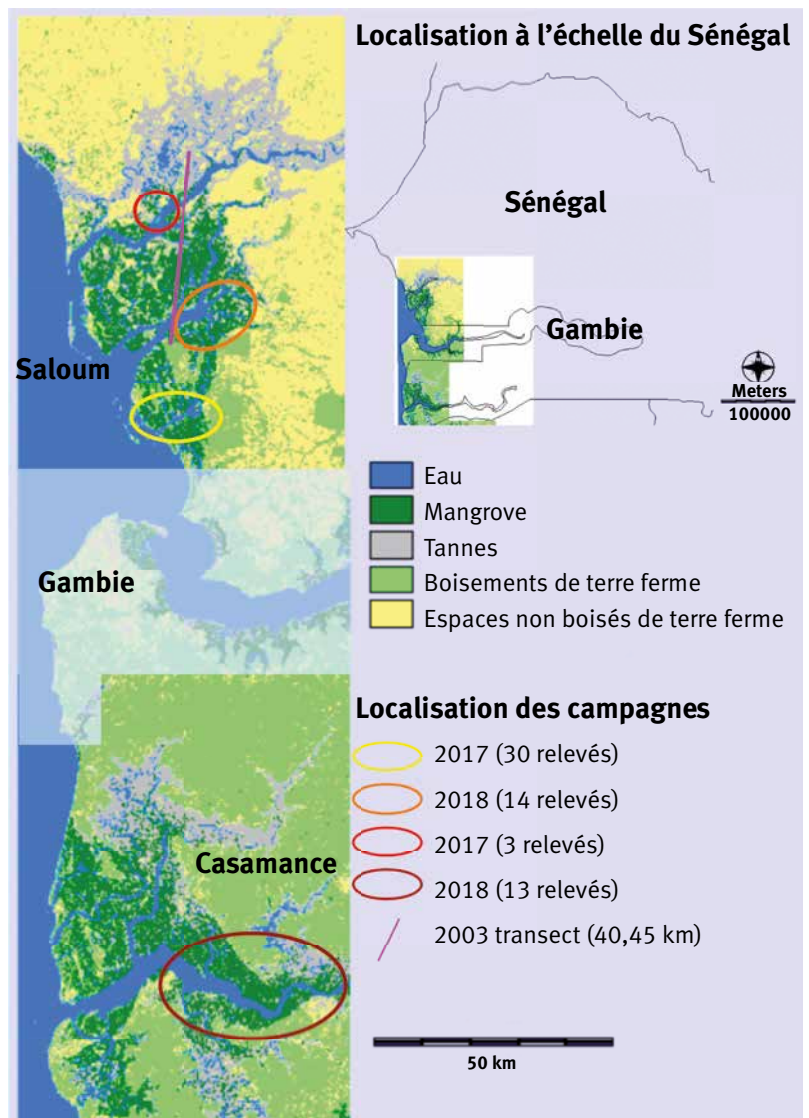


Figure 1.
Carte de localisation.

**Photo 2.**

Jeunes *Avicennia africana* au milieu de taches de *Sesuvium portulacastrum*
Photo J. Andrieu.

et la Guinée-Bissau, une progression des mangroves de 3 % (48 600 ha). Andrieu *et al.* (2019), une fois corrigée la méthode de Carney *et al.* (2014) par une étape de classification emboîtée, ont mesuré, pour la même zone que ces derniers, un gain de 8 804 ha, soit 14,8 % de la surface de mangrove de 1986 (et non une diminution drastique observée par ces auteurs). Fent *et al.* (2019) ont mesuré, entre 1999 et 2019, pour le Saloum une augmentation de 15 % de la surface de 1999 (113 700 ha) et pour le Casamance une augmentation de 45 % de la surface de 1999 (291 600 ha). La variété des zones d'étude et des dates rend variables les taux de progression. Ces études (sauf pour Conchedda *et al.*, 2008, 2011) sont basées sur des images LANDSAT. La résolution de ces images conditionne les résultats. Cependant, il reste évident que le consensus est en faveur d'une dynamique d'augmentation des surfaces de mangrove pour le Casamance et le Saloum depuis les années 1990. En Casamance, la mangrove a retrouvé, puis dépassé, les surfaces des plus anciennes cartes des années 1970 ; le Saloum n'a pas, à ce jour, retrouvé les surfaces des années 1970. Cet article considère la progression des mangroves depuis 30 ans comme étant établie par l'état de l'art et tente d'en expliquer le processus biologique.

Les mangroves d'estuaire sont caractérisées par des gradients amont-aval importants en termes d'hydrodynamisme et de salinité. Habituellement, les mangroves d'estuaire couvrent un gradient entre l'eau de mer à l'aval et l'eau douce à l'amont. Dans ces estuaires de climat humide ou avec d'importants apports en eau douce, la végétation de mangrove couvre tout l'estran, jusqu'au contact de la terre ferme. Sous climat sec, *a fortiori* avec des apports en eau douce faibles (Casamance) ou nuls (Saloum), la mangrove n'occupe pas tout l'estran. La partie haute de l'estran, inondée par chaque grande marée mais avec de longues périodes exondées, connaît une importante évaporation de l'eau de mer provoquant la précipitation du sel dans les sols (Marius, 1985). En outre, le soufre de l'eau de mer, s'il s'oxyde (ce qui n'est pas le cas dans les milieux réduits des vasières régulièrement inondées), génère des sols très acides

(Viellefont, 1977). Ces espaces ne permettent pas le développement (ni même la survie) des palétuviers. Les pédologues ont repris pour décrire ces milieux le terme « *tan* » du sérére, francisé en « tannes ». Le delta du Saloum est choisi pour cette étude car il occupe près de la moitié des mangroves du Sénégal et pour ses particularités hydrologiques. En effet, il est un « estuaire inverse », c'est-à-dire un estuaire (le Saloum est un delta mais c'est le terme d'« estuaire inverse » qui est formellement défini) dont les salinités sont plus fortes que l'océan et augmentent de l'océan vers l'amont, contrairement aux estuaires « normaux ». La situation hydrologique du Saloum, comme bras de mer sans apport fluvial, est ancienne et son dernier fonctionnement normal date de la Période humide africaine au début de l'Holocène, il y a 10 000 ans (Castañeda *et al.*, 2009 ; Petit-Maire, 1986). Les fluctuations plus récentes de la pluviosité de la région qui nous intéressent ici peuvent être ainsi résumées : une

période humide de 1950 à 1967, une période sèche de 1968 à 1994 et une période normale par rapport à une moyenne sur le siècle de 1994 à aujourd'hui (Nicholson, 2005, 2013 ; Descroix *et al.*, 2015). Ces fluctuations de la pluviosité modifient la salinité de l'eau libre (Descroix *et al.*, 2020), mais aussi l'évaporation de l'eau dans les sols et la capacité de lessivage par les eaux de pluie. Durant la période sèche, la mangrove a reculé au profit des tannes (Marius, 1985 ; Bâ *et al.*, 1999). Durant la période humide, la mangrove a ensuite progressé de nouveau sur les tannes (Andrieu, 2008 ; Andrieu et Mering, 2009 ; Andrieu, 2018). Ces dynamiques de la mangrove sont spontanées et répondent aux fluctuations des précipitations et non à des actions anthropiques. Les mangroves du Sénégal, par leurs réactions aux fluctuations de la pluviosité, ont montré leur résilience (Andrieu *et al.*, 2020).

Il résulte des conditions hydrologiques du Saloum des dynamiques de végétation particulières liées à une espèce : *Avicennia germinans*. La problématique est ici de savoir dans quelle mesure *A. germinans* a contribué, par sa dynamique de population, aux fluctuations de la mangrove du Saloum. Plus exactement, cet article a pour objectif de répondre aux questions suivantes : la population d'*A. germinans* qui s'observe aujourd'hui dans le Saloum correspond-elle à une population relictuelle mise en place durant les années hyper-humides (1950 à 1967) ? Sachant cela, pourquoi depuis la fin des années 1960 ne se reproduit-elle plus ? Pour y répondre, nous proposons de tester l'hypothèse suivante : depuis 1968, trop salées, les eaux ne permettent plus aux propagules de s'échouer et de s'enraciner dans la vase nue du milieu de l'estran.

Cette espèce, comme de nombreux palétuviers, est cryptovivipare, c'est-à-dire que la germination et le développement de l'embryon prennent place sur l'arbre adulte (Hogarth, 1999). Les propagules se détachent de l'arbre à la maturité, c'est-à-dire au moment où elles sont en mesure de s'enraciner et de produire les premières feuilles. Elles peuvent cependant survivre jusqu'à 3 mois à condition de rester dans

un milieu humide. En effet, une exposition de 24 h à l'air suffit à tuer la propagule (Dahdouh-Guebas et Koedam, 2001). Comme d'autres propagules, elles connaissent deux phases, une phase de flottaison pour la dispersion et une phase d'immersion pour l'ensemencement. Pour le genre *Avicennia*, cela passe par notamment l'ouverture des propagules. Les propagules du genre *Avicennia* restent fermées, donc flottent plus longtemps dans les eaux douces ou très salées et s'ouvrent, donc coulent dans les eaux correspondant à l'optimum écologique : une eau moins salée que l'eau de mer (Steinke, 1975 ; Rabinowitz, 1978). Cependant, Hogarth (1999) affirme que les propagules d'*A. marina* d'Amérique centrale sont les seules à ne jamais couler, qu'elles ont besoin d'échouer et c'est pourquoi l'espèce se retrouve dans la moitié haute de l'estran où la propagule déposée dans une laisse de mer a le temps de s'enraciner entre deux marées. Mais cette affirmation mérite peut-être de la nuance et un examen, qu'il n'a pas fait, sur d'autres espèces d'*Avicennia* pouvant avoir les mêmes caractéristiques.

Pour répondre à la problématique, cet article doit discuter de l'extrapolation de cette affirmation sur l'Amérique centrale aux populations d'*A. germinans* d'Afrique de l'Ouest. Il convient à ce propos de rappeler que l'excellente synthèse réalisée par Hogarth (1999) ne s'est appuyée que sur très peu d'études en Afrique de l'Ouest et que cette région n'est traitée que dans les chapitres sur la biogéographie d'échelle mondiale ou sur la faune, jamais pour la physiologie végétale des palétuviers. Alleman et Hester (2011), pour *A. germinans*, ont observé en Amérique une lente décroissance dans le temps du pourcentage de propagules d'*A. germinans* qui flottent dans l'eau de mer. Au bout de 5 jours, 90 % des propagules flottent, après 45 jours ce chiffre descend à 70 % et se stabilise. Néanmoins, ils observent que ces longues flottaisons réduisent la probabilité d'enracinement. Qu'il s'agisse d'une flottaison permanente ou de taux de flottaison très élevés et lentement décroissants, cette propriété est à prendre en compte. Après la phase de flottaison/dépôt, il est nécessaire à la propagule de s'enraciner. Ici il ne s'agit plus seulement d'une question de densité mais aussi d'hydrodynamisme puisque la propagule peut couler à marée haute mais être emportée par le jusant avant de s'être enracinée (Balke *et al.*, 2011). Or, la salinité ralentit la croissance des racines donc la capacité à s'enraciner entre deux marées hautes (Krauss *et al.*, 2008).

Matériel et méthodes

Le delta du Saloum se situe sur la côte Atlantique du Sénégal. C'est un ensemble d'îles couvertes de mangroves séparées par des chenaux ou de grands bras de mer (figure 1). Cet article opère la synthèse de deux campagnes botaniques différentes, séparées de 15 ans (2003 et 2017-18). La première ne visait pas à tester cette hypothèse. La seconde incluait cette hypothèse dans une étude plus générale (Andrieu *et al.*, 2020). Il s'agit donc de deux jeux de données originales récoltées par deux campagnes de terrain. La première est un transect d'axe Nord-Sud de 40,45 km réalisé en 2003, qui a permis de recenser et de décrire la mangrove du delta le long de son gradient de pluviosité. Le transect a été réalisé à pied (et en pirogue pour traverser les chenaux) le long d'une ligne droite, sans épaisseur, d'axe Nord-Sud, suivie depuis le sud du delta jusqu'à la limite septentrionale de la mangrove du cours du fleuve Sine. Une ligne tracée sur une carte a été parcourue, en s'aidant de la carte, d'impressions de compositions colorées d'images satellitaires et d'une boussole. Chaque arbre, dont au moins une branche surplombait la ligne-échantillon, a été décrit. L'espèce a été identifiée à l'aide de flores spécialisées, la hauteur a été mesurée avec une perche jusqu'à 4 m. Au-delà des 4 m, les hauteurs ont été estimées selon des classes de hauteur. La largeur du houppier qui surplombe la ligne-échantillon a été mesurée. L'espacement entre deux plantes (si la végétation était ouverte) ou le chevauchement de deux plantes ont été calculés en soustrayant les début et fin de houppier sur la ligne-échantillon. Toutes les marques de dépérissement ou de coupe ont été recensées (tableau I).

La seconde campagne est une série de 47 relevés de végétation ponctuels réalisés en 2017 et 2018 dans les zones que les analyses de télédétection (Andrieu, 2018) ont cartographiées comme régénération de la mangrove entre 1999 et 2015. Elle visait à dresser un portrait botanique et physiologique de ces zones de progression de la mangrove et à comptabiliser la part de replantation par les ONG et la part de régénération spontanée (Andrieu *et al.*, 2020). En discussion, un appel prudent a été fait à un petit nombre d'observations récoltées selon le même protocole en Gambie et en Casamance. L'échan-

Tableau I.
Aperçu des données de la campagne 2003.

	Début (m)	Fin (m)	Hauteur (m)	Largeur (m)	Espacement/ Recouvrement (m)	Autres observations
<i>Cyperus esculenta</i>	0,5	1,25		0,75	1,25	Tapis monospécifique
<i>Avicennia germinans</i>	2,5	11,5	6	9	5,5	-
<i>Rhizophora mangle</i>	17	17,25	0,5	0,25	27	-
<i>Rhizophora mangle</i>	44,25	46,5	2	2,25	1,75	-
<i>Rhizophora mangle</i>	48,25	52,25	2	4	5,25	-
<i>Avicennia germinans</i>	57,5	65	4	7,5	-75	-

tillonnage a été construit de sorte à viser un compromis entre l'exigence scientifique et les difficultés d'accès au milieu. Sur la base d'un traitement d'image booléen (Andrieu, 2018), une cartographie a été produite pour connaître les zones de progression de la mangrove entre 1999 et 2015. Une labélisation a permis d'identifier chaque tache de progression. La surface de chacune a été calculée. Deux cents points ont été tirés au sort dans les taches d'une superficie supérieure à 1 800 m². Au sein de ces 200 points, une sélection a été réalisée manuellement pour obtenir un ensemble de points plus ou moins alignés sur l'axe Est-Ouest, du continent à l'océan. Cette ligne se situe au sud du delta, à la hauteur de Toubacouta, à la limite du Parc national. Un deuxième ensemble de points devait décrire le gradient pluviométrique Nord-Sud. Cependant, les trop grandes distances à parcourir en pirogue nous ont contraints à simplifier ce gradient en trois ensembles de points : le Sud (constitué de la ligne Est-Ouest), le Centre (Est) et le Nord. Un plus petit nombre de points a été effectué dans le Nord, proportionnellement aux faibles surfaces de mangrove. Quelques sites n'ont pas été atteints, réduisant à 47 l'échantillon.

Pour chaque site, un transect de 50 m a permis de récolter les mêmes observations brutes que le transect de 2003 (tableau II), c'est-à-dire quantifier le taux de recouvrement général et la contribution de chaque espèce à celui-ci, ainsi que la hauteur de chaque espèce, et des observations sur les coupes ou autres morphologies particulières comme les rejets de souche (photo 1). L'âge des individus de *Rhizophora mangle* est estimé par comptage des verticilles de branches (Duke *et al.*, 1992). En l'absence de publication de référence, l'âge des individus d'*A. germinans* a été estimé sur la base de la largeur du tronc. Dans le cas de rejet de souche, la largeur de la plus grande branche vivante pour placer la limite des 20 ans, une série de souches dont les cernes étaient lisibles, ont été étudiées. La taille de 5 cm a été ensuite retenue.

En août 2018, s'inspirant des travaux de Alleman et Hester (2011), nous avons également procédé à une expérimentation sur la flottaison des propagules d'*A. germinans* en fonction de la salinité de l'eau, sans pouvoir cependant réaliser l'expérience sur une longue période. Nous avons prélevé des propagules fraîchement tombées et les avons mises dans un seau rempli d'eau du chenal. À l'aide d'eau douce (à la même température que l'eau du chenal) et de gros sel, nous avons fait varier la salinité, mesurée à chaque étape, pour compter les propagules qui flottaient ou qui coulaient selon la salinité de l'eau.

De 2015 à 2018, un ensemble de mesures de salinité ont été réalisées dans le delta du Saloum et du Casamance à l'aide d'un réfractomètre (Descroix *et al.*, 2020) modèle PCE© 0100. Pour les valeurs les plus faibles, la conductivité a été mesurée au conductimètre (Hanna HI92130©) pour vérifier et affiner au besoin la teneur en sel. Lorsque la valeur dépassait 100 g/l, l'échantillon a été dilué avec un volume égal d'eau distillée et la valeur observée a été multipliée par deux. La mesure a été effectuée à partir du bord du bolong ou bras de mer. Les instruments ont été rincés à l'eau distillée après chaque mesure. Tout d'abord, seules les mesures des zones où la mangrove est présente ont été sélectionnées (des points très en amont du Casamance ont été écartés). Ensuite, les mesures réalisées en saison des pluies (ou peu après celle-ci) ont été sélectionnées pour comparer le Saloum (56 mesures sur 109) et le Casamance (107 mesures sur 221) ainsi que pour comparer les salinités à deux campagnes de la fin des années 1960 (Diouf, 2019 ; Olivry, 1987).

Les précipitations annuelles des stations météorologiques de Kaolack dans le Saloum et de Ziguinchor en Casamance ont été étudiées pour comparer les totaux pluviométriques des périodes humide (1950-1967), sèche (1968-1994) et normale (1995-2018). Dans le

Tableau II.

Aperçu des données de la campagne 2017-18.

	Vase	AvGe-Vx	AvGe-RS	AvGe-Jn	AvGe-Mt	RhMa-Vx	RhMa-RS	RhMa-Jn	RhMa-Mt	LaRa-Jn
Longueur minimum (m)	0,5	0	0,25	0	0	0	0	0,75	0	0
Longueur moyenne (m)	1,7	0	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0
Longueur maximum (m)	4	0	3	0	0	0	0	0,75	0	0
Longueur totale (m)	24	0	65	0	0	0	0	1,5	0	0
% ligne (% de la ligne)	-	0	71,8	0	0	0	0	2,2	0	0
% végétaux (% de la ligne)	-	0,0	97,7	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3	0,0	0,0
% individus (% de la ligne)	-	0,0	96	0,0	0,0	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0
Nombre d'individus	-	48	42	0	0	0	0	2	0	0
Hauteur minimum (m)	0	0	0,5	0	0	0	0	1	0	0
Hauteur moyenne (m)	0	0	1,45	0	0	0	0	1	0	0
Hauteur maximum (m)	0	0	2,25	0	0	0	0	1	0	0

AvGe : *Avicennia germinans* ; RhMa : *Rhizophora mangle* ; LaRa : *Laguncularia racemosa* ;

Vx : individu estimé à plus de 15 ans ; RS : rejet de souche ; Jn : individu estimé à moins de 15 ans ; Mt : mort.

gradient latitudinal pluviométrique de la normale 1970-2000 entre Kaolack et Ziguinchor, les interpolations de Wordclim Database 2 ont été employées pour estimer quelles étaient les précipitations maximales du sud du delta du Saloum, du sud de la mangrove en Gambie et du nord de la mangrove en Casamance, et pour tester des hypothèses de seuils dans les précipitations.

Résultats

La population d'*Avicennia germinans* dans le Saloum en 2003

Sur les 40,45 km du transect, 26,3 km étaient couverts de mangroves ou de tannes (13,7 km de zones de terre ferme ou de chenaux). Une description physiologique de la mangrove du Saloum n'aurait ici aucun intérêt. Nous souhaitions extraire de ce transect une information extrêmement simple.

Sur la totalité (4 037) des palétuviers relevés, 913 individus (22,6 %) d'*A. germinans* l'ont été, tous d'âge adulte à en juger par les diamètres des troncs. Ces individus étaient de taille variable, parfois des arbustes très bas avec un port particulièrement prostré, parfois des arbres de plusieurs mètres de haut. Sur un certain nombre d'arbres adultes, notamment au nord du delta où les salinités sont plus fortes, de nombreuses marques de sénescence ont été observées et 12 arbres morts ont été notés sur 913. Cependant, parmi les 913 individus, aucun jeune n'a été observé sur le transect (contrairement aux autres espèces). Des jeunes pousses et de jeunes arbustes ont bien été quelques fois observés, mais hors de l'échantillon et, à chaque fois, dans une situation particulière. Les rares endroits où ont été aperçus de jeunes *A. germinans* se situaient dans les tannes ou au contact de la terre ferme, c'est-à-dire des positions plus hautes sur l'estran que les populations adultes. Ces jeunes individus étaient systématiquement situés au milieu d'un tapis d'une herbacée hydrohalophyte : *Sesuvium portulacastrum* (photo 2). Des tapis de *S. portulacastrum* sans *A. germinans* s'observent très régulièrement, jamais l'inverse. C'est donc l'herbacée qui favorise l'arbre et non l'inverse.

Au début des années 2000, une importante population d'*A. germinans* adultes était en place ; celle-ci, sans être équiennne, était assez peu hétérogène dans les tranches d'âge, la plupart pouvant être estimées à quelques décennies. Cependant, la reproduction d'*A. germinans* n'avait plus lieu depuis plusieurs années déjà dans les zones au milieu de l'estran. Pourtant, la production de graines viables avait lieu puisque des jeunes pousses ont été observées (dans les tapis de *S. portulacastrum* en haut de l'estran). Des conditions particulières de piégeage de propagules étaient nécessaires dans les années 2000. Une relation de commensalisme permet le piégeage. Des conditions similaires, en revanche, n'étaient pas remplies au milieu de l'estran, là où *A. germinans* possède, cependant, son optimum de hauteur d'eau.



Photos 3.
 Rejets de souche d'*Avicennia germinans*.
 Photos J. Andrieu.

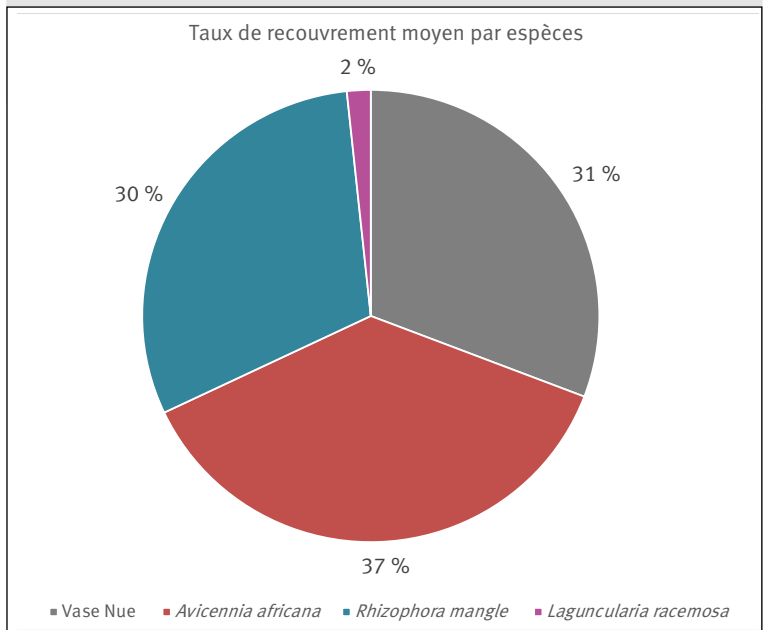


Figure 2.
 Taux de recouvrement, en 2018, des sites de progression de la mangrove entre 2001 et 2015.



Photo 4.
Jeune pousse d'*Avicennia germinans* au milieu de l'estran.
Photo J. Andrieu.

Effectif par espèces subdivisées en physionomies
45 relevés de végétation dans les secteurs de reboisement entre 2017 et 2018

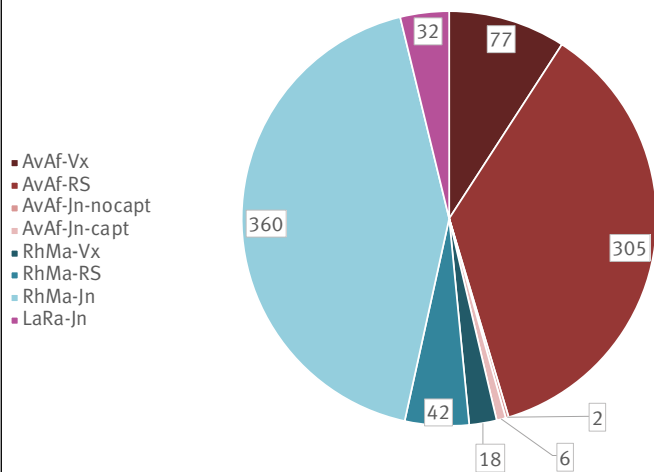


Figure 3.
Effectifs par espèce et par type de physionomie. AvAf : *Avicennia germinans* ; RhMa : *Rizophora mangle* ; LaRa : *Laguncularia racemosa*. Vx : individu de plus de 20 ans ; RS : rejet de souche ; Jn : jeune individu de moins de 20 ans ; capt : présence d'un piège pour le dépôt des propagules ; Nocapt : absence de piège pour le dépôt des propagules.

La population d'*Avicennia germinans* dans le Saloum en 2018

La campagne de 2018 a tout d'abord confirmé que la totalité des 47 sites étudiés présentaient, conformément aux cartes issues de la télédétection (Andrieu, 2018), une mangrove en progression car composée majoritairement de jeunes palétuviers ou de rejets de souche. Un large nombre de ces sites comprenaient les signes de la régression des années 1980. Deux sites (4 %) étaient des reboisements de *Rizophora* par les ONG, le reste était une régénération spontanée.

Sur les 47 sites, le taux de recouvrement moyen (figure 2) est de 69 % (minimum 24 % ; maximum 100 %). *A. germinans* recouvre 37 % du sol, *Rizophora mangle* 30 % et *Laguncularia racemosa* 2 %. *A. germinans* est présent dans 35 sites sur 47 (74 %) ; parfois monospécifique avec des taux allant jusqu'à 90 % de recouvrement du sol.

Cependant, les taux respectifs de 37 % et 30 % pour les deux espèces principales sont constitués de deux physionomies très différentes puisque plus de 80 % du recouvrement d'*A. germinans* est dû aux rejets de souche et plus de 80 % du recouvrement de *R. mangle* est dû à de jeunes pousses d'un âge inférieur à la carte de 1999 (figure 3). Pour cette raison, si le taux de recouvrement par *A. germinans* est supérieur à celui par *Rizophora mangle*, en revanche, le nombre d'individus est plus élevé pour la seconde espèce.

Les sites étudiés pour la régénération de la mangrove comprennent en effet un assez large nombre d'arbustes ou de petits arbres d'*A. germinans* présentant une souche creuse, tortueuse avec les cicatrices de branches mortes, mais également, à partir des souches, de jeunes branches droites et vertes (photos 3). Ce processus, déjà observé en 2003 mais plutôt rare à l'époque, constituait près de la moitié de la végétation de ces sites de progression en 2018. Ces rejets de souche, de par la taille des branches vertes, semblent correspondre à des âges inférieurs à 20 ans de reprise de la croissance sur les vieilles souches.

Concernant les jeunes pousses et jeunes arbres d'*A. germinans* dont l'âge peut être estimé à moins de 20 ans, seuls 8 individus (sur 853) ont été recensés dans 5 sites (sur 47). Ils correspondent à 0,2 % du taux de recouvrement. Six de ces 8 individus, dans 4 de ces sites, étaient associés à un tapis herbacé de *S. portulacastrum*, conformément aux observations de 2003. Seuls 2 individus de moins de 5 ans, présents sur un même site, semblent avoir suivi un processus de régénération « normal », au milieu de l'estran, dans la vase, sans un processus de piégeage de propagule (photo 4).

Il est important de noter qu'en Gambie et en Casamance des populations importantes d'*A. germinans* s'observent dont les pyramides des âges sont équilibrées (nombreuses jeunes pousses et effectifs décroissants proportionnellement aux classes d'âge). Aujourd'hui, cette espèce se reproduit donc efficacement en Gambie et en Casamance et n'a probablement pas cessé de le faire,

même durant la période de sécheresse de 1968 à 1994 (photo 5).

Observations des processus d'ensemencement

Lors de marches d'approche vers les sites prévus dans l'échantillonnage dans le Saloum, nous avons tout de même pu observer des propagules ayant coulé, au pied d'un arbre produisant de nombreuses propagules, et certaines en train de se fixer dans la vase à différentes étapes de leur développement (photos 6).

Étude expérimentale du rapport salinité / flottaison

Le test de corrélation entre flottaison et salinité a donné une relation linéaire très nette (R^2 de 0,97) entre la salinité de l'eau et le pourcentage de propagules flottant (figure 4). Il s'agit d'une probabilité de dépôt décroissante en fonction de la salinité. La valeur du taux de flottaison à la salinité de 35 ‰, valeur la plus répandue dans le Saloum, est de 10 %.

Statistiques descriptives de salinité et de précipitations

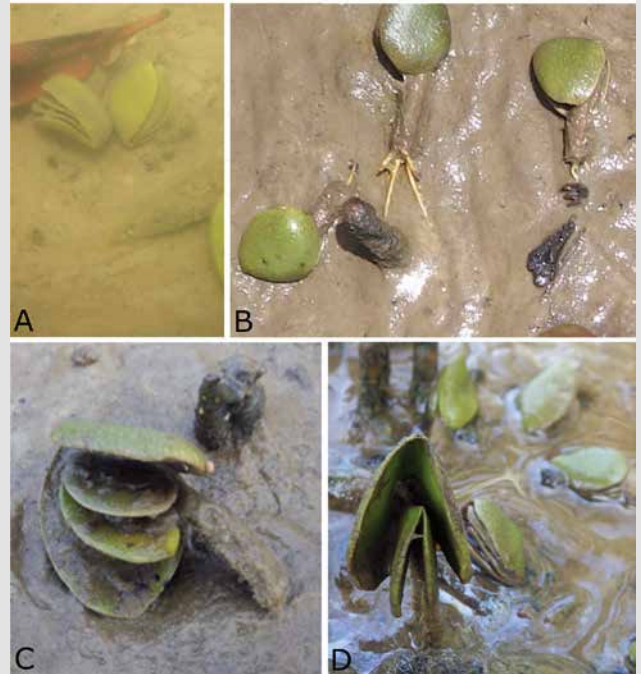
La campagne de mesures de salinité a pu permettre d'observer que dans le Saloum les salinités de saison des pluies varient de 20 ‰ à 94 ‰ avec un premier quartile à 31 ‰ (figure 4). En Casamance, les salinités de saison des pluies varient de 2 ‰ à 50 ‰ avec un premier quartile à 17.5 ‰.

Les précipitations des deux stations présentent des séries temporelles conformes aux observations de la littérature sur les phases humides et sèches (Nicholson, 2005, 2013 ; Descroix *et al.*, 2015). Les précipitations sont comprises entre 700 mm et 2 000 mm pour Ziguinchor et entre 300 mm et 1 150 mm pour Kaolack.

La figure 5 présente, en pointillé, les courbes des précipitations mesurées dans les stations de Kaolack (nord-est du Saloum) et Ziguinchor (sud-est de la Casamance). Ces courbes illustrent la période humide jusqu'en 1968, la période sèche et la reprise après 1994. Selon Wordclim database2, pour la normale 1970-2000, les mangroves les plus méridionales du Saloum se développent sous une pluviosité avoisinant 800 mm, supérieure de 240 mm à celle de Kaolack (560 mm). La courbe en jaune représente donc une estimation pour le sud du Saloum. Toujours selon Wordclim database2, la mangrove la plus septentrionale de Casamance se développe sous 1 150 mm annuels dans la période de référence de cette base de données. La mangrove la plus méridionale de Gambie se développe sous 1 000 mm annuels dans la période de référence de cette base de données. Ces deux valeurs de totaux pluviométriques pourraient correspondre à des seuils de pluviosité nécessaire à la germination d'*A. germinans* durant la période sèche. Ils sont matérialisés par deux lignes droites illustrant deux hypothèses de seuils pluviométriques au-delà desquels les précipitations permettraient la germination.



Photo 5. Population jeune et équilibrée d'*Avicennia germinans* en Casamance. Photo J. Andrieu.



Photos 6. Processus de fixation d'une propagule d'*Avicennia germinans*. (A) Propagules en train de s'ouvrir dans l'eau ; (B) le système racinaire se développe sous forme d'une base assez épaisse s'ouvrant sur des racines ; (C) les racines s'enfoncent dans la vase et la propagule commence à se redresser ; (D) la propagule prend une position verticale. Photos F. Lombard.

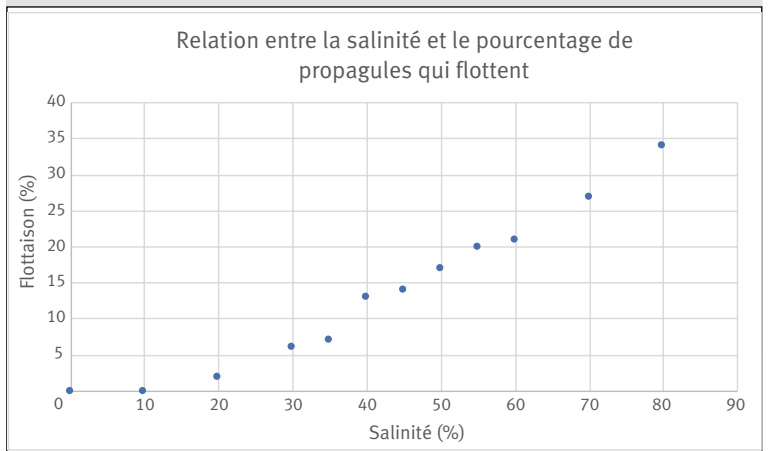


Figure 4. Nuage de points entre salinité et taux de flottaison de propagules d'*Avicennia germinans*.

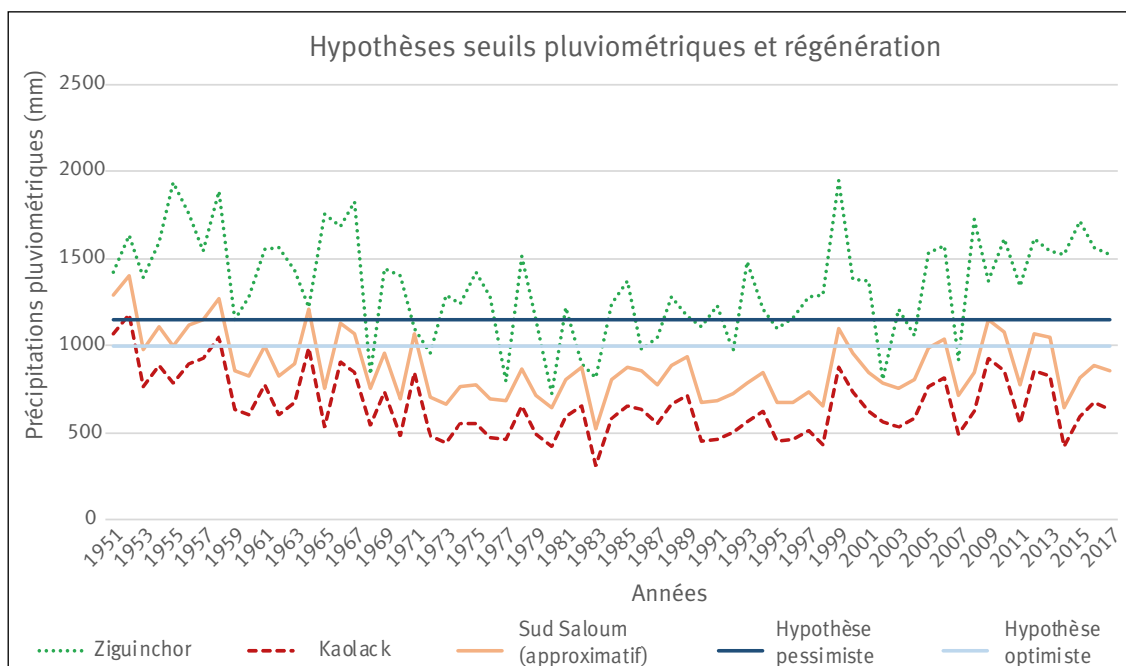


Figure 5.

Série temporelle de précipitations de deux stations météorologiques (Ziguinchor et Kaolack) et hypothèses sur les seuils liés à la germination. Les précipitations des deux stations sont conformes aux observations de la littérature sur les phases humides et sèches. Les précipitations sont comprises entre 700 mm et 2 000 mm pour Ziguinchor et entre 300 mm et 1 150 mm pour Kaolack.

Discussion

Dans les conditions actuelles, la reproduction d'*A. germinans* n'a quasiment pas lieu, cependant une population adulte est en place. Il s'agit d'une population relictuelle issue d'une période climatique différente. Toutefois, la population adulte ne peut pas dater de l'épisode pluvieux d'il y a 10 000 ans. Les arbres adultes y ont quelques décennies, pas plusieurs milliers d'années. Cela permet de supposer que ce sont les conditions de l'hydrosystème durant les années 1950 et 1960 qui permettaient la germination au milieu de l'estran, comme les conditions des hydrosystèmes de la Gambie et de la Casamance le permettent aujourd'hui.

Si la population ne se reproduit pas *in situ* au milieu de l'estran, elle produit néanmoins des graines fertiles et le piégeage par *S. portulacastrum* semble permettre la germination. Il ne s'agit, dans ces relevés, que d'un petit nombre (8) d'observations car cette configuration ne correspond que très rarement à des taux de recouvrement détectables par télédétection (donc peu échantillonnés par cette campagne). Néanmoins, les individus d'*A. germinans* au milieu des taches de *S. portulacastrum* sont très fréquents au milieu du tanne. Ils ont été observés à de nombreuses reprises lors des marches d'approche en 2003 et 2017-18. Dans le banc d'Arguin, Dahdouh-Guebas et Koedam (2001) n'ont relevé de jeunes pousses ayant germé que dans des tapis d'herbes marines desséchées. On peut supposer qu'un même rôle de piégeage pourrait être joué aujourd'hui dans le Saloum par *S. por-*

tulacastrum. La présence de la population adulte au milieu de l'estran incite à penser que cette condition n'était pas requise dans les années humides (1950-1960) de la même manière qu'elle ne l'est ni en Gambie, ni en Casamance. Ce sont donc bien les conditions hydrologiques qui, en contrôlant la flottaison ou l'enracinement, limitent la reproduction.

Par ailleurs, une part infinitésimale (0,06 %) de jeunes pousses enracinées hors des tapis de *S. portulacastrum* a été observée. C'est un signal faible d'une importance majeure. En effet, cela montre une différence avec l'absence complète en 2003 sur 40 km de relevés. La diminution de la salinité permettrait donc, de nouveau, aux propagules de couler et de s'enraciner, mais très rarement. La différence des précipitations et de la salinité entre les années 1990 et les années 2000 correspond ainsi à un seuil pour la reproduction.

Ces observations questionnent la capacité de la propagule à couler. Une absence totale de propagules ayant coulé aurait validé l'affirmation de Hogarth (1999) sur la flottaison. Les propagules d'*A. germinans* des périodes sèches dans le Saloum, comme celles d'*A. marina* en Amérique centrale, flotteraient à l'infini et auraient seulement la capacité de s'échouer en haut de l'estran. Les résultats de l'étude expérimentale du rapport salinité/flottaison (photos 6) ont par ailleurs bien montré une relation linéaire très forte, surtout pour les salinités supérieures à 35 ‰. *A priori*, l'hypothèse d'une flottaison qui dépend de la salinité (Steinke, 1975 ; Rabinowitz 1978) est plus probable ici que l'hypothèse d'une flottaison infinie

(Hogarth, 1999) ou quasi infinie (Alleman et Hester, 2011).

Cependant, si la relation linéaire est nette, les valeurs absolues questionnent le rôle de la flottaison : en effet, en deçà de 35 ‰, quasiment toutes les propagules coulent et 80 % de propagules coulent encore jusqu'à une salinité de 45 ‰. Un impact significatif d'une flottaison accrue sur le succès d'implantation des plantules ne devrait donc se ressentir qu'au-delà d'une salinité de 45 ‰, soit des salinités très fortes. Or ces salinités correspondent au dernier quartile ; ni aux conditions moyennes, ni favorables. Ce test et l'observation *in situ* de propagules ayant coulé (photos 5) ne convergent donc pas avec une hypothèse uniquement basée sur la flottaison (Hogarth, 1999 ; Alleman et Hester, 2011). L'hypothèse d'une influence sur la phase d'enracinement (Balke *et al.*, 2011 ; Krauss *et al.*, 2008) se renforce au détriment de l'hypothèse d'une influence sur la probabilité de dépôt (Hogarth, 1999 ; Alleman et Hester, 2011).

La co-occurrence entre la population adulte, l'absence de reproduction depuis 20 ans, et la corrélation positive entre salinité et flottaison laisseraient supposer que les eaux moins salées des années 1950 et 1960 permettaient aux propagules de couler et de se fixer dans la vase au milieu de l'estran et que celles de la période actuelle ne le permettent plus. De la même manière, les eaux de la Gambie et du Casamance permettent la germination, alors que celles du Saloum ne le permettent quasiment jamais. Ainsi, pour aller plus loin dans l'explication du processus biologique, il convient de discuter du point commun entre l'hydrologie (pluies et salinités) du Saloum dans les années humides (1950-1968) et du Casamance dans les années sèches (1969-1994), par opposition avec le Saloum de la période actuelle (tableau III).

Selon la ligne foncée, à 1 150 mm (figure 5), le Saloum aurait connu quelques rares années dépassant ce seuil,

années pendant lesquelles aurait pu se mettre en place la population adulte observée entre 2005 et 2018. Ce seuil n'aurait jamais été dépassé depuis 1964. Selon la ligne claire, à 1 000 mm, la période humide aurait largement permis la germination jusqu'au début des années 1970 (conformément à l'observation d'une importante population adulte non équienne). La germination aurait ensuite été impossible dans la période sèche et rarement possible dans la période actuelle, ce qui est cohérent avec l'observation (très ponctuelle) de quelques germinations récentes. Ces ordres de grandeur dans les pluviométries annuelles (entre 1 000 mm et 1 150 mm) pourraient donc correspondre à un seuil nécessaire à la reproduction. Le seuil de 1 000 mm semble plus réaliste que celui de 1 150 mm.

Cependant, les précipitations constituent un facteur de variation de l'hydrosystème dont résulte la salinité des eaux qui, au regard de la relation linéaire avec les taux de flottaison, constitue plus probablement le facteur explicatif direct. Or, il existe une différence notable entre les salinités du Saloum et du Casamance dont les distributions des valeurs mesurées en fin de saison des pluies sont données au tableau III. Le Saloum a connu, selon la campagne récente, 20 ‰ de salinité comme mesure minimale et 31 ‰ comme premier quartile. Le Casamance, en revanche, présente (pour les zones à mangrove) un minimum à 2 ‰ et un premier quartile à 17.5 ‰.

Dans la mesure où le dépôt et l'enracinement des propagules est très rapide (Hogarth, 1999), une salinité basse, même ponctuelle, devrait suffire au dépôt et à l'enracinement (Krauss *et al.*, 2008). C'est pourquoi nous nous intéressons ici aux minimas voire aux premiers quartiles. On pourrait supposer que ce minimum de 20 ‰ (minimum observé pour le Saloum) constitue le seuil entre flottaison et immersion permettant, si les salinités sont inférieures, le dépôt et la germination. En effet, il a été mesuré durant les années où ont eu lieu les très rares ensemencements observés. Si ce seuil était encore plus bas, ces germinations n'auraient pas eu lieu ; si ce seuil était plus haut, celles-ci seraient plus fréquentes.

Une série de mesures à la charnière de ces deux périodes a été réalisée par le Centre de recherches océanographiques Dakar-Thiaroye (CRODT) dans le Saloum (Diouf, 2019) et par Olivry (1987) en Casamance. L'année 1967 a pour minimum observé dans le Saloum une salinité de 13 ‰. Certains arbres et arbustes observés datent bien de cette période et les salinités inférieures à 20 ‰ permettraient donc très probablement la reproduction. Toujours selon la campagne du CRODT, aucune valeur inférieure à 20 ‰ n'a ensuite été trouvée les années suivantes (Diouf, 2019). Un seuil de salinité minimale en fin de saison des pluies entre 13 ‰ et 20 ‰ pourrait donc expliquer la fluctuation dans la reproduction. Les observations de salinité, bien que ponctuelles, semblent cohérentes avec les observations de précipitations et de la population d'*A. germinans*. En Casamance, même pendant la période sèche, dans le bolong de Baila ont été mesurées, 9 années sur 10, en saison des pluies, des valeurs inférieures à ce seuil de 20 ‰ (Olivry, 1987), ce qui est cohérent avec le maintien de l'espèce.

Tableau III.

Comparaison des salinités des eaux du Saloum et du Casamance en fin de saison des pluies (en ‰ de salinité).

	Saloum	Casamance
Minimum	20.0	2.0
Maximum	94.0	50.0
Moyenne	40.3	25.9
Médiane	38.0	28.0
Premier quartile	31.0	17.5
Dernier quartile	42.0	35.0
Écart-type	13.0	11.5

Tableau IV.

Synthèse des correspondances entre pluviosité, salinité et reproduction entre les deux deltas et les trois périodes.

	Avant 1967	1968-1994	Depuis 1994
Saloum	Reproduction efficace	Aucune reproduction	Reproduction sporadique
	Salinité minimum = 13 ‰	Salinités toujours supérieures à 20 ‰	Salinité minimum = 20 ‰
	11/17 années supérieures à 1 000 mm	Aucune année supérieure à 1 000 mm	6/23 années supérieures à 1 000 mm
Casamance	Reproduction efficace	Reproduction efficace	Reproduction efficace
	Salinité minimum inférieure à 13 ‰	Salinité minimum inférieure à 13 ‰	Salinité minimum inférieure à 13 ‰
	Toujours supérieure à 1 000 mm	15/26 années supérieures à 1 000 mm	20/23 années supérieures à 1 000 mm

Un seuil de précipitations entre 1 000 mm et 1 150 mm, correspondant à des minimas ponctuels de salinité inférieurs entre 13 et 20 ‰, permettrait de diviser la série temporelle en trois périodes :

- une période humide (plus de 1 000 mm), peu salée (minimum inférieur à 13 ‰), dans les années 1950 et 1960 permettait la germination ; durant cette période se serait mise en place la population adulte actuelle ;
- après l'année 1967, une période sèche (inférieure à 1 000 mm) et très salée (minimum supérieur à 20 ‰) ne permettait plus la germination et a, en plus, provoqué un dépérissement important de la population ;
- depuis le début des années 2000, une période relativement pluvieuse (autour de 1 000 mm) aux salinités descendant ponctuellement à 20 ‰ a induit une régénération par rejets de souche et permet, exceptionnellement, quelques germinations (tableau IV).

Cependant, aux salinités moyennes du Saloum (35-40 ‰), 80 % des propagules ont coulé dans le seau et les propagules observées sous l'eau l'étaient à une salinité de 35 ‰. Cela signifie que le facteur salinité joue probablement plus sur la possibilité d'enracinement que sur la possibilité de couler. Ici encore le rôle de *S. portulacastrum* se comprend : en piégeant la propagule, celle-ci n'est pas emportée par la marée et a le temps de s'enraciner, même dans des conditions ralentissant la croissance des racines. Il serait donc nécessaire de mieux étudier le rôle de l'hydrodynamisme (les propagules couleraient et seraient emportées par la marée descendante sans pouvoir s'enraciner), voire d'observer les vitesses de croissance des racines.

Conclusion

La campagne a révélé l'importance des processus de rejet de souche dans la résilience de la mangrove face aux fluctuations des précipitations et de la salinité. Ensuite, elle a décrit une population relictuelle ne se reproduisant pas et dont les dynamiques expliquent en grande partie les dynamiques spatiales de la mangrove dans son ensemble. Le dépérissement et la régénération déterminent, en grande partie, les fluctuations de la mangrove. Il s'agit donc bien de facteurs naturels hydroclimatiques et non d'une action humaine directe sur la mangrove. Une population importante d'*Avicennia germinans* contribue à la couverture végétale des vasières du Saloum, or celle-ci ne s'est pas reproduite durant la phase sèche et ne se reproduit qu'exceptionnellement depuis la reprise des pluies car les salinités fortes augmentent la flottaison et ralentissent la croissance des racines. Si, comme ces résultats le laissent penser, la population que la science étudie depuis les années 1970 est bien une population relictuelle issue d'une période anormalement humide, toute une littérature visant à décrire et expliquer la dégradation des mangroves du Saloum se serait donc fondée sur un état de référence particulièrement inapproprié. Toute la politique de reboisement par *Rhizophora mangle* serait aussi à rediscuter.

Références

Ackermann G., Alexandre F., Andrieu J., Mering C., Ollivier C., 2007. Dynamique des paysages et perspectives de développement durable sur la Petite Côte et dans le delta du Sine-Saloum (Sénégal). Vertigo, 7 (2). <https://doi.org/10.4000/vertigo.2206>

- Alleman L. K., Hester M. W., 2011. Reproductive ecology of black mangrove (*Avicennia germinans*) along the Louisiana coast: propagule production cycles, dispersal limitations, and establishment elevations. *Estuaries and Coasts*, 34: 1068-1077. <https://doi.org/10.1007/s12237-011-9404-8>
- Andrieu J., 2008. Dynamique des paysages dans les régions septentrionales des Rivières-du-Sud (Sénégal, Gambie, Guinée-Bissau). Thèse, Université Paris-Diderot (Paris 7), France, 534 p. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01132321>
- Andrieu J., Mering C., 2009. Cartographie par télédétection des changements de la couverture végétale sur la bande littorale ouest-africaine, l'exemple des Rivières du Sud : du Delta du Saloum (Sénégal) au Rio Geba (Guinée-Bissau). *Télédétection*, 8 (2) : 93-118. <https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-00388170/document>
- Andrieu, J., 2018. Land cover changes on the West-African coastline from the Saloum Delta (Senegal) to Rio Geba (Guinea-Bissau) between 1979 and 2015. *European Journal of Remote Sensing*, 51 (1). <https://doi.org/10.1080/22797254.2018.1432295>
- Andrieu J., Cormier-Salem M.-C., Descroix L., Diéye E. H. B., Ndour N., Sané T., 2019. Correctly assessing forest change in a priority West African mangrove ecosystem: 1986-2010. An answer to Carney *et al.*, 2014 paper "Assessing forest change in a priority West African mangrove ecosystem: 1986-2010". *Remote Sensing Applications: Society and Environment*. 13 (1): 337-347. <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2018.12.001>
- Andrieu J., Lombard F., Fall A., Thior M., Ba B. D., Dieme B. E. A., 2020. Botanical field-study and remote sensing to describe mangrove resilience in the Saloum Delta (Senegal) after 30 years of degradation narrative. *Forest Ecology and Management*, 461: 117963. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117963>
- Bâ M., Chaboud C., Barousseau J.-P., Cormier-Salem M.-C., Montoroi J.-P., Rüe O., Sow M., *et al.*, 1999. La transformation du milieu : facteurs et acteurs. In : Cormier-Salem M.-C. (éd.). *Rivières du Sud : sociétés et mangroves ouest-africaines*. Paris, France, IRD, 269-317. https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/doc34-08/010018567.pdf
- Balke T., Bouma T. J., Horstman E. M., Webb E. L., Erftemeijer P. L. A., Herman P. M. J., 2011. Windows of opportunity: thresholds to mangrove seedling establishment on tidal flats. *Marine Ecology Progress Series*, 440: 1-9. <https://doi.org/10.3354/meps09364>
- Bryan-Brown D. N., Connolly R. M., Richards D. R., 2020. Global trends in mangrove forest fragmentation. *Scientific Reports*, 10: 7117. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63880-1>
- Carney J., Gillespie T. W., Rosomoff R., 2014. Assessing forest change in a priority West African mangrove ecosystem: 1986-2010. *Geoforum*, 53: 126-135. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2014.02.013>
- Castañeda I. S., Mulitza S., Schefuß E., Lopes dos Santos R. A., Damsté J. S. S., Schouten S., 2009. Wet phases in the Sahara/Sahel region and human migration patterns in North Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (48): 20159-20163. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905771106>
- Conchedda G., Durieux L., Mayaux P., 2008. An object-based method for mapping and change analysis in mangrove ecosystems. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 63 (5): 578-589. <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2008.04.002>
- Conchedda G., Lambin E. F., Mayaux P., 2011. Between land and sea: livelihoods and environmental changes in mangrove ecosystems of Senegal. *Annals of the Association of American Geographers*, 101 (6): 1259-1284. <https://doi.org/10.1080/00045608.2011.579534>
- Dahdouh-Guebas F., Koedam N., 2001. Are the northernmost mangroves of West Africa viable? – a case study in Banc d'Arguin National Park, Mauritania. *Hydrobiologia*, 458: 241-253. <https://doi.org/10.1023/A:1013126832741>
- Descroix L., Sané Y., Thior M., Manga S.-P., Ba B. D., Mingou J., *et al.*, 2020. Inverse Estuaries in West Africa: Evidence of the Rainfall Recovery? *Water*, 12 (3): 647. <https://doi.org/10.3390/w12030647>
- Descroix L., Diongue Niang A., Panthou G., Bodian A., Sané T., Dacosta H., *et al.*, 2015. Évolution récente de la mousson en Afrique de l'Ouest à travers deux fenêtres (Sénégal et Bassin du Niger Moyen). *Climatologie*, 12 : 25-43. <http://lodel.irevues.inist.fr/climatologie/index.php?id=1105>
- Diaw A. T., Diop N., Thomas Y. F., 1990. Rupture of the spit of Sangomar. *Estuary of the Saalum, Senegal*. American Institute Aeronautics and Astronautics, Series Progress in Astronautics and Aeronautics, 170-180. <https://doi.org/10.2514/5.9781600866012.0170.0180>
- Dieye E. H. B., Diaw A. T., Sané T., Ndour N., 2013. Dynamique de la mangrove de l'estuaire du Saloum (Sénégal) entre 1972 et 2010. *Cybergeo*, 629. <https://doi.org/10.4000/cybergeo.25671>
- Diouf A. C., 2019. Dynamiques des ressources naturelles et adaptations des sociétés dans la Réserve de Biosphère du Delta du Saloum au Sénégal. Thèse, Université Gaston Bergé, Sénégal, 276 p.
- Duke N., Zuleika S., Pinzon M., 1992. Aging *Rhizophora* seedlings from leaf scar nodes: A technique for studying recruitment and growth in mangrove forests. *Biotropica*, 24 (2): 173-186. <https://doi.org/10.2307/2388671>
- FAO, 2020. The State of the World's Forests 2020. Forests, biodiversity and people. Rome, Italy, FAO, 214 p. <http://www.fao.org/3/ca8642en/ca8642en.pdf>
- FAO, 2007. The World's Mangroves 1980–2005. Food and Agricultural Organization (FAO), Rome, Italy, FAO, 75 p..
- Fent A., Bardou R., Carney J., Cavanaugh K., 2019. Transborder political ecology of mangroves in Senegal and The Gambia. *Global Environmental Change*, 54: 214-226. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2019.01.003>

Friess D. A., Yando E. S., Abuchahla G. M. O., 2020. Mangroves give cause for conservation optimism, for now. *Current Biology*, 30 (4): R153-R154. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.12.054>

Hogarth P. J., 1999. *The biology of mangroves*. Oxford, United Kingdom, Oxford University Press, ix + 228 p.

Krauss K. W., Lovelock C. E., McKee K. L., López-Hoffman L., Ewe S. M. L., Sousa W. P., 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquatic Botany*, 89 (2): 105-127. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.014>

Marius C., 1985. *Mangroves du Sénégal et de la Gambie. Écologie, pédologie, géochimie, mise en valeur et aménagement*. Paris, France, Éditions de l'ORSTOM, coll. Travaux et documents, 193, 335 p. https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_5/pt5/travaux_d/19338.pdf

Moreau N., 2004. Mise en évidence et cartographie par télédétection de l'évolution des forêts de mangrove dans les îles du Saloum au cours des trois dernières décennies (1972 à 2001). *Photo-Interprétation*, 4 : 23-55. https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers19-10/010036622.pdf

Nicholson S. E., 2013. The West African Sahel: A review of recent studies on the rainfall regime and its interannual variability. *International Scholarly Research Notices Meteorology*, 453521. <https://doi.org/10.1155/2013/453521>

Nicholson S. E., 2005. On the question of the “recovery” of the rains in the West African Sahel. *Journal of Arid Environments*, 63: 615-641. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2005.03.004>

Olivry J.-C., 1987. Les conséquences durables de la sécheresse actuelle sur l'écoulement du fleuve Sénégal et l'hypersalinisation de la Basse-Casamance. *In* : The influence of climate change and climatic variability on the hydrologic regime and water resources. *Proceedings of the Vancouver Symposium*, Vancouver, Canada, 9-22 August 1987. Wallingford, United Kingdom, IAHS Publication, 168, 501-512. http://hydrologie.org/redbooks/a168/iahs_168_0501.pdf

Petit-Maire N., 1986. Paléoclimatologie du Sahara occidental et central pendant les deux derniers optima climatiques, aux latitudes paratropicales. *In* : Changements globaux en Afrique durant le Quaternaire : passé, présent, futur. *INQUA/ASEQUA symposium international*, Dakar, 21-28 avril 1986. Paris, France, Éditions de l'ORSTOM, coll. Travaux et documents, 197, 375-379.

Rabinowitz D., 1978. Dispersal properties of mangrove propagule. *Biotropica*, 10 (1): 47-57. <https://doi.org/10.2307/2388105>

Steinke T. D., 1975. Some factors affecting dispersal and establishment of propagules of *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. *In*: Walsh G. E., Snedaker S. C., Teas H. J. (eds). *Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves*. Gainesville, USA, University of Florida, 402-414.

Taibi A. N., Ballouche A., Barry M. E. H., 2014. La mangrove du bas delta du Fleuve Sénégal en Mauritanie. Caractérisation d'une dynamique progressive aux ressorts mal connus. *In* : Les zones humides de Madagascar. Communication au congrès, Antsirabe, Madagascar, juin 2014, Centre national de recherches en environnement (CNRE). <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01108353>

Valiela I., Bowen J. L., York J. K., 2001. Mangrove Forests: One of the World's Threatened Major Tropical Environments. *Bioscience*, 51: 807-815.

Vieillefon J., 1977. *Les sols des mangroves et des tannes de Basse Casamance (Sénégal)*. Paris, France, Éditions de l'ORSTOM, coll. Mémoires, 83, 298 p. https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_2/memoires/08698.pdf

Wilkie M. L., Fortuna S., 2003. Status and trends in mangrove area extent worldwide. Rome, Italy, FAO, Forest Resources Assessment Working Paper, 63. <http://www.fao.org/3/j1533e/j1533E00.htm>

Lombard *et al.* – Contribution des auteurs

Rôle du contributeur	Noms des auteurs
Conceptualisation	J. Andrieu, F. Lombard
Gestion des données	F. Lombard, L. Descroix
Analyse formelle	J. Andrieu
Acquisition du financement	J. Andrieu
Enquête et investigation	J. Andrieu, F. Lombard, L. Descroix
Méthodologie	J. Andrieu
Gestion de projet	J. Andrieu
Ressources	L. Descroix
Logiciels	J. Andrieu, F. Lombard
Supervision	J. Andrieu
Validation	J. Andrieu, F. Lombard
Visualisation	J. Andrieu
Écriture – Préparation de l'ébauche originale	J. Andrieu
Écriture – Révision et édition	J. Andrieu, F. Lombard, L. Descroix

Bois et Forêts des Tropiques - Revue scientifique du Cirad -
© Bois et Forêts des Tropiques © Cirad



Cirad - Campus international de Baillarguet, 34398 Montpellier
Cedex 5, France - Contact : bft@cirad.fr - ISSN : L-0006-579X