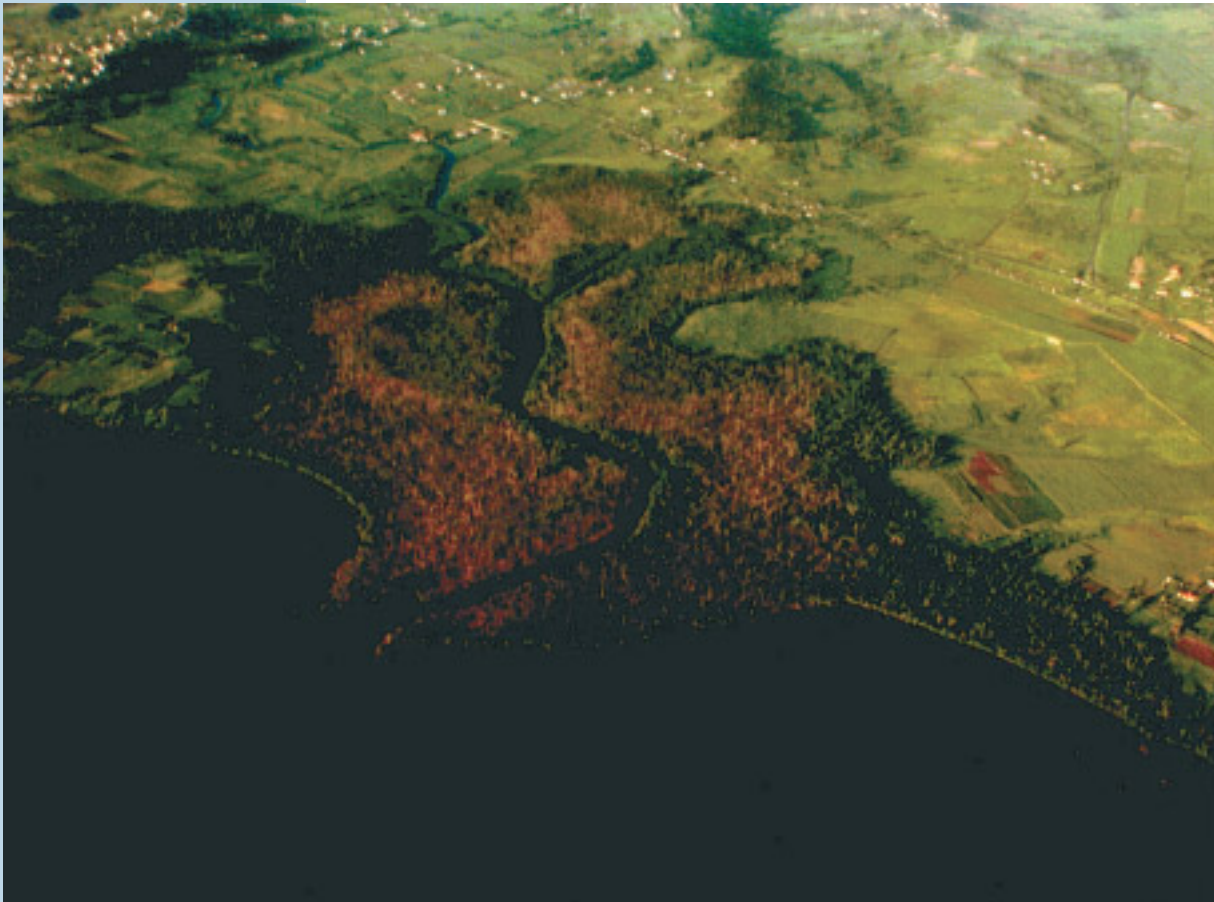


Impact des ouragans sur la structure et la dynamique forestières dans les mangroves des Antilles

Daniel IMBERT

Faculté des sciences
Laboratoire de biologie
et physiologie végétales
97159 Pointe-à-Pitre Cedex
Guadeloupe, France

Les ouragans constituent, dans les régions où ils sévissent, le principal moteur de la dynamique forestière en mangrove. Ils induisent un rajeunissement périodique des peuplements, à travers des modifications structurales (hauteur de la canopée, diamètre moyen, fréquence des rejets de souches...) qui diffèrent selon les espèces.



Vue aérienne de l'embouchure de la Lézarde (Guadeloupe), peu après le passage du cyclone Hugo. Les peuplements forestiers les plus touchés ont une teinte brune caractéristique.

Aerial view of the mouth of the river Lézarde (Guadeloupe), shortly after Hurricane Hugo had struck. The most damaged forest stands have a typical brown colour.

Photo P. Scherrer.

RÉSUMÉ

IMPACT DES OURAGANS SUR LA STRUCTURE ET LA DYNAMIQUE FORESTIÈRES DANS LES MANGROVES DES ANTILLES

L'impact du cyclone Hugo, en 1989, sur la végétation de la mangrove du Grand Cul-de-sac Marin (Guadeloupe, Antilles françaises) a été estimé dans quatre peuplements à l'aide de descripteurs qualitatifs, pour évaluer les dégâts architecturaux, et de descripteurs quantitatifs (densité, surface terrière et biomasse). Les peuplements dominés par le palétuvier rouge, *Rhizophora mangle* L., ont été les plus sévèrement touchés (jusqu'à 86 % de perte de biomasse), alors que ceux dominés par le palétuvier noir, *Avicennia germinans* [L.] Stearn, ont subi moins de dégâts malgré une assez forte mortalité différée. Huit ans après le passage du cyclone, la forêt avait retrouvé en moyenne les deux tiers de sa surface terrière initiale. Contrairement aux autres espèces de palétuviers qui reconstituent le couvert forestier principalement par réitération des axes traumatisés, le palétuvier rouge possède une stratégie de régénération fondée sur le recrutement des plantules pré-établies. Tout en se révélant globalement très efficace, cette stratégie se trouve contrariée dans certaines localisations côtières. L'action récurrente des cyclones ne semble pas influencer la répartition des espèces et l'organisation générale des peuplements de la mangrove, mais elle tend à maintenir les peuplements très en deçà de leurs potentialités de croissance.

Mots-clés : ouragan, mangrove, structure, dynamique forestière, Antilles.

ABSTRACT

THE IMPACT OF HURRICANES ON FOREST STRUCTURE AND DYNAMICS IN MANGROVE SWAMPS IN THE WEST INDIES

The impact of hurricane Hugo, in 1989, on mangrove vegetation in the Grand Cul-de-sac Marin (Guadeloupe, FWI) was assessed for four stands using qualitative (damage in relation to tree architecture) and quantitative descriptors (stem density, basal area and stand biomass). Stands dominated by the Red mangrove, *Rhizophora mangle* L., were the most heavily damaged (biomass loss up to 86%), whereas those dominated by the Black mangrove, *Avicennia germinans* (L.) Stearn, suffered less damage in spite of high delayed mortality. Eight years after the hurricane, the basal area of the forest has recovered by two thirds. Unlike the other mangrove species that contribute to forest recovery through resprouting from damaged stems, the Red mangrove bases its recovery strategy upon recruitment from the stock of pre-established seedlings. Although such a strategy appears to be very efficient in most cases, it turns out to be far less successful in some particular areas close to the sea front. The recurrent impact of hurricanes doesn't seem to influence species distribution and the general features of mangrove vegetation, but it acts as a stress factor that keeps mangrove stands well below their growth potential.

Keywords: hurricane, mangrove, structure, forest dynamic, West Indies.

RESUMEN

IMPACTO DE LOS HURACANES EN LA ESTRUCTURA Y LA DINÁMICA FORESTAL DE LOS MANGLALES DE LAS ANTILLAS

El impacto del huracán Hugo, en 1989, sobre la vegetación del manglar del Grand Cul-de-sac Marin (Guadeloupe [Antillas francesas]) se evaluó en cuatro rodales mediante descriptores cualitativos, para evaluar los daños en la arquitectura arbórea, y de descriptores cuantitativos (densidad, área basal y biomasa). Los rodales en los que predomina el mangle rojo, *Rhizophora mangle* L., fueron los más afectados (hasta un 86% de pérdida de biomasa), mientras que aquellos dominados por el mangle negro, *Avicennia germinans* [L.] Stearn, sufrieron menos daños a pesar de una mortalidad diferida post-huracán bastante alta. Ocho años después del paso del huracán, el bosque había recuperado, en promedio, los dos tercios de su área basal inicial. Contrariamente a las otras especies de mangles que reconstituyen la cubierta forestal principalmente mediante reiteración de los ejes traumatizados, el mangle rojo posee una estrategia de regeneración basada en el reclutamiento de plántulas preestablecidas. A pesar de ser globalmente eficaz, esta estrategia se ve frenada en algunas localizaciones costeras. La acción recurrente de los huracanes no parece influir en la distribución de las especies y la organización general de las masas de manglar, pero tiende a mantener los rodales muy por debajo de sus potencialidades de crecimiento.

Palabras clave: huracán, manglar, estructura, dinámica forestal, Antillas.

Introduction

Principales caractéristiques des mangroves antillaises

En raison de leur relief volcanique souvent très accusé, les îles antillaises présentent d'une manière générale une frange littorale étroite. À cette particularité géomorphologique s'ajoute la faiblesse du marottage (20 à 30 cm) lié à la situation océanique de ces îles. En conséquence, la zone intertidale propice au développement de la mangrove n'excède guère quelques centaines de mètres de largeur, dans les situations les plus favorables. Celles-ci correspondent à des bassins sédimentaires côtiers en partie submergés par la mer et protégés de la houle du large par les irrégularités du contour des terres émergées, par des cordons dunaires ou des récifs coralliens.

Sur le plan floristique, les mangroves antillaises appartiennent à l'aire biogéographique occidentale (Atlantique/Est-Pacifique), beaucoup plus pauvre que l'aire orientale (DUKE, 1992). Avec seulement cinq espèces de palétuviers, ces mangroves présentent une des plus faibles diversités floristiques au monde. Deux espèces (*Avicennia schaueriana* Stapf & Leechman, avicenniaceées, et *Conocarpus erectus* L., combrétacées) étant peu abondantes, le couvert forestier repose essentiellement sur les trois espèces suivantes : *Rhizophora mangle* L. (rhizophoracées), *Avicennia germinans* (L.) Stearn (avicenniaceées) et *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. f. (combrétacées). En raison du peu d'espèces présentes et des gradients écologiques souvent abrupts traduisant l'exiguïté de la zone littorale, le phénomène classique de zonation en ceintures parallèles au rivage, observé d'une manière générale dans la plupart des mangroves du monde, est particulièrement marqué aux Antilles. Il se traduit par la succession, de la mer vers la terre, de peuplements physionomiquement très

contrastés, souvent quasi monospécifiques (IMBERT, 1985 ; IMBERT *et al.*, 1988). Le bord de mer ainsi que les berges basses des rivières et canaux sont le domaine exclusif de *Rhizophora* (ceinture côtière). Au-delà, hors d'atteinte des marées quotidiennes, le confinement hydrologique se traduit généralement par des peuplements chétifs, voire dépérissants, où *Rhizophora* adopte un port arbusatif et où la strate arborescente, clairsemée, est dominée par *Avicennia germinans* (ceinture arbustive). Plus à l'intérieur, avec l'influence sensible des écoulements des bassins versants, on rencontre des peuplements de haute stature, souvent mélangés, mais généralement dominés par *Rhizophora* (ceinture interne). Lorsque la topographie est accusée, la transition avec l'arrière-mangrove (ceinture externe) se fait par l'intermédiaire de peuplements d'*Avicennia germinans*, l'espèce la plus halotolérante, car l'exondation prolongée du sol favorise la remontée des sels par capillarité et la sursalure des eaux interstitielles ; lorsque celle-ci dépasse 90 g/l, la mangrove fait place à des étendues dénudées où seules quelques espèces herbacées parviennent à survivre. En domaine inondable, la transition avec les milieux dulçaquicoles se fait par des peuplements dominés par *Laguncularia*.

Le climat des Antilles est globalement de type tropical humide. Cependant, en raison de leur situation géographique particulière, ces îles sont à la fois sous la dépendance des alizés, des déplacements du front intertropical de convergence et des puissants anticyclones s'établissant aux plus hautes latitudes. En conséquence, le régime des précipitations présente de fortes variations annuelles se traduisant par deux saisons principales : une saison sèche qui concerne surtout les trois premiers mois de l'année (« carême »), et une saison humide (« hivernage ») qui s'étend de juillet à novembre. Les précipitations moyennes varient également beaucoup d'un endroit du littoral à un autre, puisque les petites

îles basses et certains secteurs de côtes « sous-le-vent », soumis à l'effet de fœhn, peuvent ne recevoir que 800 mm d'eau par an, soit trois fois moins que les côtes « au-vent » des îles montagneuses. Durant la saison sèche, l'abaissement du niveau moyen de la mer, lié à l'installation des hautes pressions sur la région, se conjugue à la diminution des apports en eau douce pour provoquer l'assèchement de toute la mangrove, à l'exception d'une frange côtière de quelques mètres.

Peuplement de *Rhizophora*, deux mois après le passage du cyclone Hugo. Les arbres cassés ou renversés sont irrémédiablement perdus. Peu d'arbres restés sur pied survivront. Sous les branchages, les plantules préétablies assureront la reconstitution du peuplement. *Rhizophora stand, two months after Hurricane Hugo had struck. Snapped and fallen trees were irrevocably lost. Few trees still standing would survive. Under the branches, already established seedlings would guarantee the regeneration of the stand.*

Photo P. Scherrer.



Les ouragans tropicaux

Aux Antilles, la saison humide est aussi la saison « cyclonique ». Elle correspond à la remontée vers le nord des masses dépressionnaires d'air humide venues de l'équateur, à une période où, par ailleurs, la température superficielle de la mer est maximale. C'est dans ce contexte climatique que se forment chaque année d'immenses systèmes cycloniques, caractérisés par des pluies diluviennes mais surtout par des vents qui peuvent dépasser 200 km/h. Traditionnellement appelées cyclones dans les régions francophones, les plus puissantes de ces perturbations atmosphériques sont désignées sous le terme « ouragan » par les météorologues lorsque les vents moyens dépassent 118 km/h. Au fur et à mesure de leur apparition, les ouragans de l'année sont officiellement baptisés par le National Hurricane Center de Miami d'un prénom masculin ou féminin choisi dans l'ordre

alphabétique. Chaque année, une dizaine d'ouragans, en moyenne, traversent tout ou partie de la région Caraïbe, après avoir pris naissance au large des côtes africaines ou, plus rarement, au sein de la mer des Antilles. Aux dégâts causés par le vent s'ajoutent ceux liés aux précipitations (glissements de terrain, érosion) et, sur le littoral, au déchaînement de la mer (houle cyclonique, marée de tempête).

Mis à part des descriptions générales et quelques travaux théoriques de modélisation, l'impact de ces cataclysmes sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers tropicaux n'avait guère été étudié jusqu'à ce que trois ouragans majeurs (Gilbert et Joan respectivement en septembre et octobre 1988, Hugo en septembre 1989) traversent la région Caraïbe en l'espace d'un an, mobilisant ainsi l'attention des pouvoirs publics et des scientifiques de la région.

Le cyclone Hugo a traversé de part en part l'archipel de la Guadeloupe dans la nuit du 16 au 17 septembre 1989, avant de se diriger sur Porto Rico et de remonter vers le nord pour finir sa course en Caroline du Sud. Lorsqu'il a franchi la Guadeloupe, Hugo était un ouragan de classe 4, avec des vents maximaux soutenus de 230 km/h et des rafales atteignant 296 km/h. La trajectoire de l'œil, partie centrale de l'ouragan à la périphérie de laquelle les vents sont les plus violents, a balayé l'île de la Grande-Terre et le nord de la Basse-Terre, affectant ainsi directement le lagon du Grand Cul-de-sac Marin sur les rives duquel se rencontrent 90 % des mangroves de la Guadeloupe, soit 2 800 ha (figure 1). En plus des précipitations massives (150 à 300 mm en 24 heures), l'ouragan a généré une marée de tempête qui a atteint 3 m dans le lagon du Grand Cul-de-sac Marin et une forte houle qui a considérablement modifié le profil des côtes sableuses.

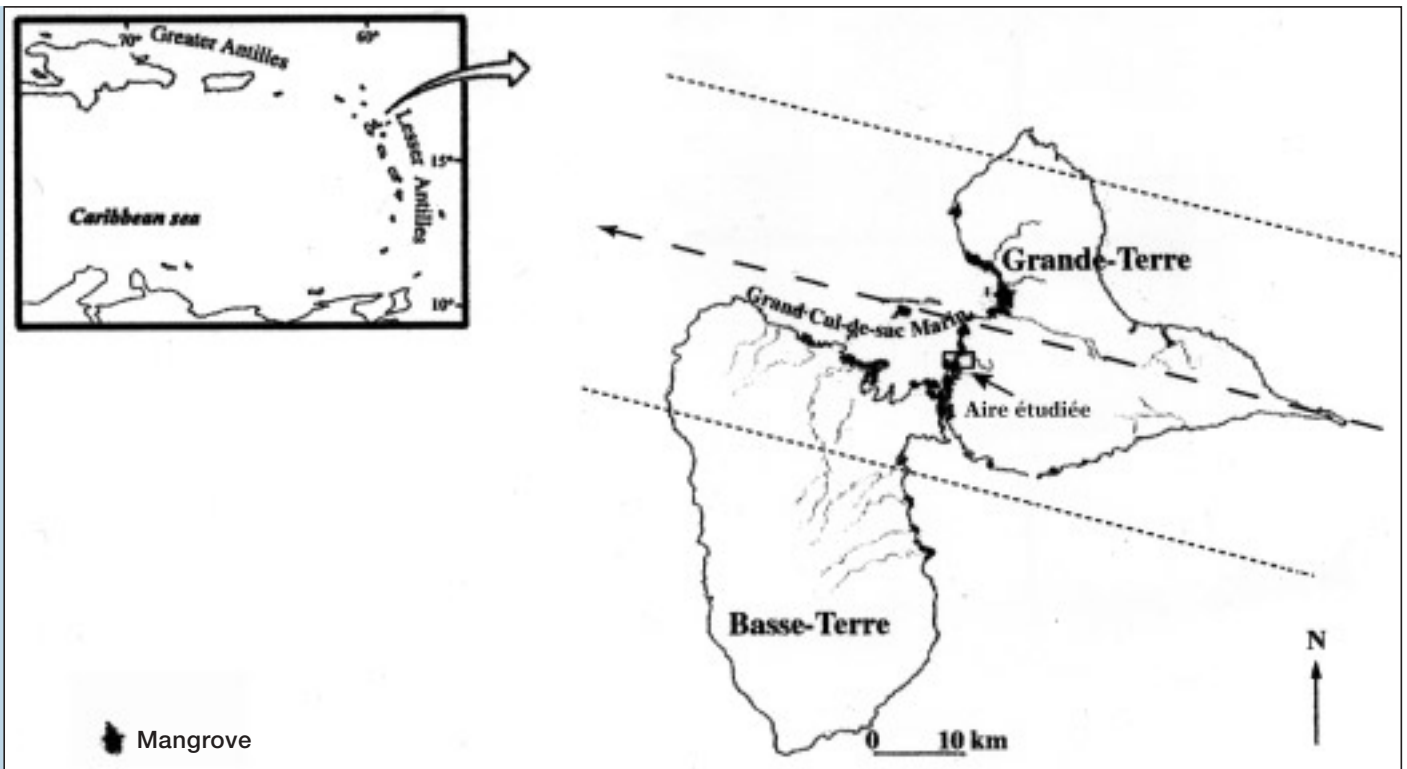


Figure 1.

Localisation des mangroves en Guadeloupe, trajectoire de l'œil du cyclone Hugo et situation du périmètre d'étude.

Mangrove areas in Guadeloupe, Hurricane Hugo's eye path, and boundaries of study site location.

Matériel et méthode

Afin d'étudier l'impact du cataclysme sur la végétation de la mangrove, tout en permettant un suivi à long terme de la reconstitution du couvert forestier, un dispositif expérimental particulier a été mis en place au début de l'année 1991 dans un secteur ayant déjà fait l'objet d'études sur l'organisation des peuplements, leur biomasse et leur production primaire (IMBERT, PORTECOP, 1986 ; IMBERT, ROLLET, 1989). Une station comportant six placettes d'inventaire a été implantée dans chacune des quatre ceintures de végétation (figure 2). En bordure de mer, à cause de l'exiguïté de la ceinture de végétation correspondante, les six placettes (5 x 5 m) ont été disposées parallèlement au rivage. Ailleurs, les placettes (10 x 10 m) ont été disposées en blocs, à 20 m de distance les unes des autres.

Les dégâts du vent sur l'architecture des arbres ont été classés en six types (figure 3) : architecture apparemment intacte (type 1), perte de petites branches (type 2), perte de branches maîtresses (type 3), perte du houppier avec cassure du tronc au-dessus (type 4 a) ou au-dessous de 1,30 m (type 4 b), arbres déracinés (type 5). Pour les arbres ayant survécu, ces dégâts ont été regroupés en deux catégories principales : dégâts mineurs (types 1 et 2) et majeurs (types 3 à 5). Les arbres dont la mort récente a pu être attribuée à l'ouragan constituent une troisième catégorie. La circonférence des troncs a été mesurée à 1,30 m (C_{130}), ou au-dessus de la plus haute racine aérienne pour *Rhizophora*, en ne prenant en compte que les circonférences supérieures ou égales à 100 mm. L'évaluation de la structure initiale des peuplements s'est appuyée sur les arbres mesurés lors du premier inventaire (1991). Pour les arbres morts, on a pris soin de reconstituer au mieux la circonférence initiale (avant cataclysme) en tenant compte de la disparition éventuelle de

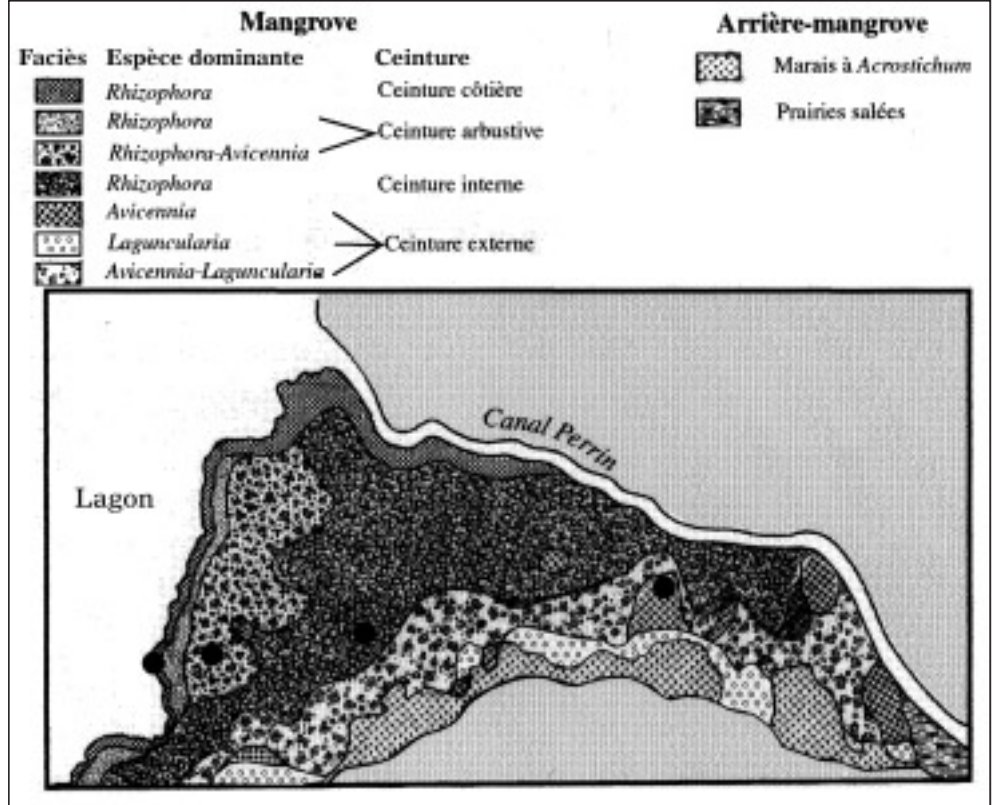


Figure 2.

Carte des types de végétation dans la mangrove du Canal Perrin et emplacement des quatre stations d'inventaire (●). D'après IMBERT, ROLLET, 1988.

Map of Perrin Canal mangrove vegetation types and location of the four inventory sites (●). From IMBERT, ROLLET, 1988.

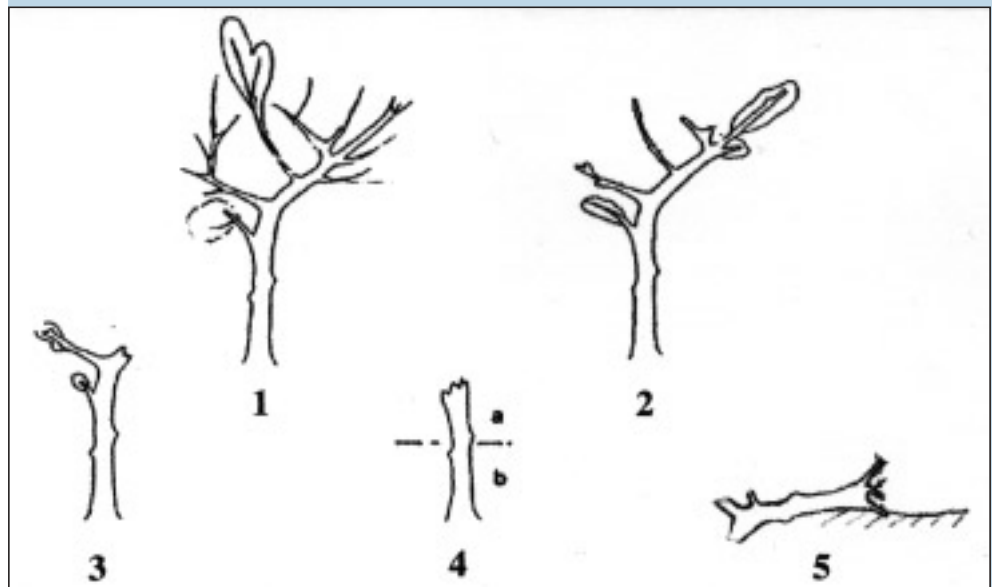


Figure 3.

Typologie des dégâts architecturaux observés sur les trois espèces de palétuviers après le passage de l'ouragan : 1 intact (effeuillé) ; 2 ébranché ; 3 étriqué ; 4 cassé ; 5 déraciné.

Types of architectural damage caused by the impact of the hurricane for the three mangrove species: 1 intact (leafless); 2 loss of small branches; loss of main branches; 4 snapped; 5 uprooted.

tout ou partie de l'écorce. Pour les arbres survivants, on a postulé que la croissance moyenne à l'échelle des peuplements a été négligeable au cours des dix-huit mois écoulés entre le passage de l'ouragan et le premier inventaire. La biomasse aérienne des peuplements avant et après le passage de l'ouragan a pu être estimée en utilisant les régressions logarithmiques entre la circonférence des troncs et la biomasse aérienne sèche issues d'un travail précédent (IMBERT, ROLLET, 1989), et en appliquant un coefficient de réduction variant avec le type de dégâts. Ce coefficient, pouvant prendre les valeurs 0 (arbres morts ou non mesurables à 1,30m, types 4 b et 5), 0,4 (type 4 a), 0,7 (type 3), 0,9 (type 2) et 1 (type 1), a été déduit des connaissances acquises sur la répartition de la biomasse au sein des différents compartiments architecturaux et des observations faites lors de l'inventaire de 1991.

L'étude de la reconstitution des peuplements qui est présentée ici porte sur une période de huit années. Elle s'appuie sur des inventaires annuels (1991, 1992, 1993) puis bis-annuels (1995, 1997). En plus de la

circonférence des troncs, la hauteur dominante du couvert a été mesurée et le recouvrement des strates de végétation (arborescente et éventuellement herbacée) apprécié à l'aide d'un indice semi-quantitatif.

Résultats

Impact sur la structure forestière

Le passage du cyclone Hugo a occasionné des dommages très variables selon les peuplements considérés. La destruction du couvert forestier a été catastrophique dans les peuplements dominés par *Rhizophora* (tableau I). Des pertes s'élevant à 68 et 74 % de la surface terrière (74 et 86 % de la biomasse aérienne) ont été calculées, respectivement, pour la ceinture côtière et pour la ceinture interne (figure 4), alors que *Rhizophora* y représentait 100 et 76 % des tiges. Beaucoup d'arbres sont morts sans avoir subi de dégâts notables dans leur architecture.

Avicennia a résisté beaucoup mieux au cataclysme, avec seulement 21 % de pertes en surface terrière dans la ceinture externe ; en revanche, beaucoup de survivants ont vu leur architecture fortement endommagée, ce même peuplement accusant une perte de biomasse deux fois supérieure à celle de la surface terrière.

Pour *Laguncularia*, trop peu d'individus étaient présents sur le dispositif avant le passage de l'ouragan pour que la vulnérabilité de cette espèce puisse être appréciée.

Reconstitution des peuplements

Huit ans après le passage de l'ouragan, la forêt a retrouvé, en moyenne, les deux tiers de sa surface terrière initiale, mais on observe de grandes différences d'un peuplement à un autre. Le peuplement de la ceinture externe, dominé par *Avicennia*, a retrouvé une structure très proche de celle de 1989 (figure 5). Toutes espèces confondues, le recrutement a permis de compenser la mortalité relativement faible, et la surface terrière approche à nouveau 30 m²/ha. Par ailleurs, la plupart des individus écimés ou ébranchés ont pu reconstituer tout ou partie de leur houppier par réitération des axes traumatisés.

Tableau I.
Impact de l'ouragan sur la densité, la surface terrière et la biomasse des espèces constituant les quatre types de végétation de la mangrove du Grand Cul-de-sac Marin.

	Avant ouragan				Après ouragan			
	<i>Rhizophora</i>	<i>Avicennia</i>	<i>Laguncularia</i>	Total	<i>Rhizophora</i>	<i>Avicennia</i>	<i>Laguncularia</i>	Total
Ceinture côtière								
Densité (tiges/ha)	5 333	0	0	5 333	2 267	0	0	2 267
Surface terrière (m ² /ha)	18,8	0,0	0,0	18,8	5,9	0,0	0,0	5,9
Biomasse (t/ha)	94,6	0,0	0,0	94,6	24,8	0,0	0,0	24,8
Ceinture arbustive								
Densité (tiges/ha)	1 283	1 767	0	3 050	700	1 217	0	1 917
Surface terrière (m ² /ha)	3,3	12,6	0,0	15,9	1,2	6,9	0,0	8,1
Biomasse (t/ha)	15,7	60,8	0,0	76,5	4,8	28,7	0,0	33,4
Ceinture interne								
Densité (tiges/ha)	1 550	383	100	2 033	100	267	50	417
Surface terrière (m ² /ha)	15,1	10,7	2,0	27,7	0,4	6,5	0,4	7,3
Biomasse (t/ha)	109,5	64,7	10,6	184,9	2,2	22,9	1,4	26,4
Ceinture externe								
Densité (tiges/ha)	17	2 850	217	3 084	17	2 350	133	2 500
Surface terrière (m ² /ha)	0,1	27,4	2,0	29,5	0,1	23,1	0,3	23,5
Biomasse (t/ha)	0,2	148,1	10,0	158,3	0,2	90,1	0,9	91,2

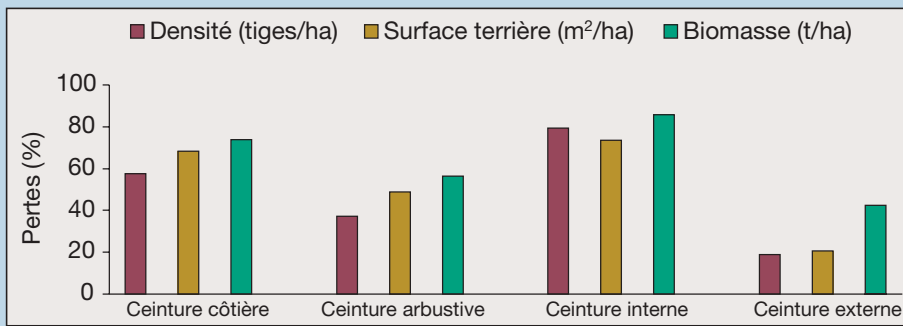


Figure 4.

Impact de l'ouragan sur la densité, la surface terrière et la biomasse des peuplements de la mangrove.

Impact of the hurricane on mangrove stand stem density, basal area and biomass.

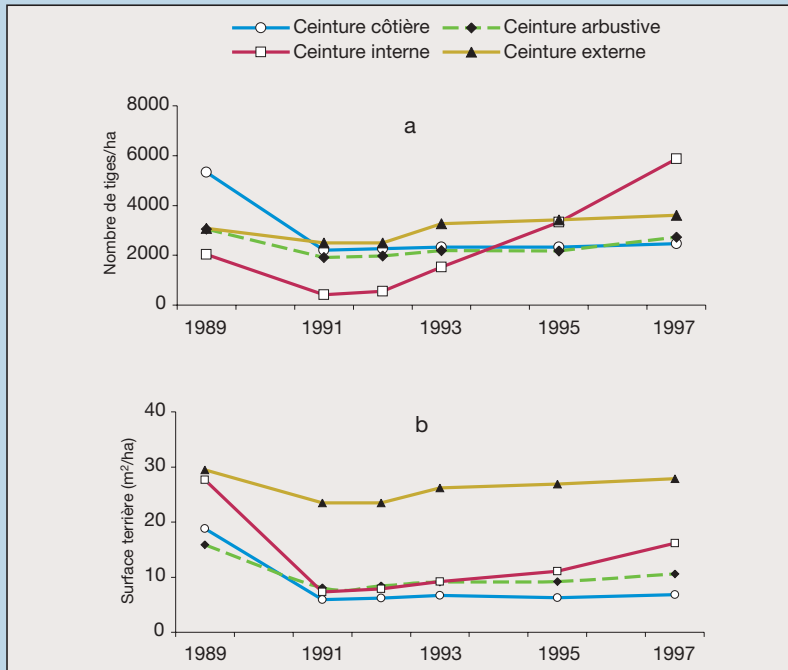


Figure 5.

Suivi de la reconstitution du couvert forestier sur huit années dans les quatre peuplements étudiés : a densité ; b surface terrière.

Eight-year monitoring of forest regeneration in the four study stands: a. stem density; b. basal area.

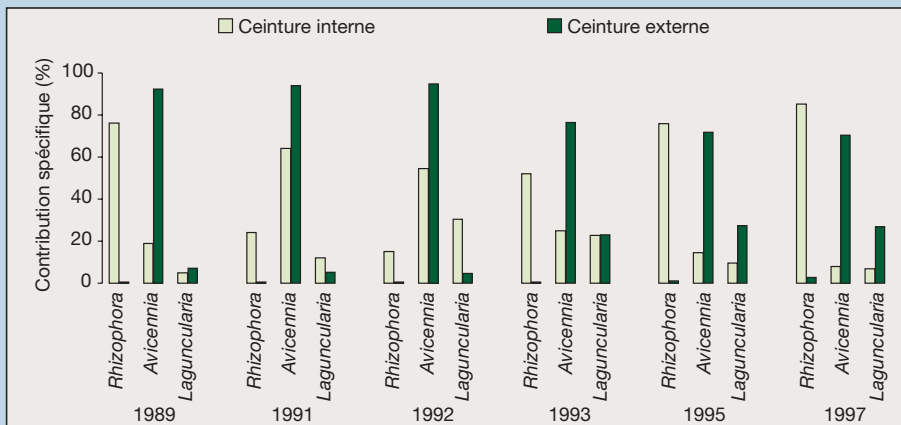


Figure 6.

Évolution de la contribution spécifique des trois espèces dominantes durant les huit premières années de la reconstitution du couvert forestier dans les deux peuplements mixtes.

Development of the specific contribution of the three predominant species in the two mixed stands during the first eight years of forest regeneration.

En ce qui concerne la composition floristique, on observe une baisse de la dominance d'*Avicennia* (figure 6) sous l'action conjuguée d'une importante mortalité retardée affectant cette espèce et d'un fort recrutement de *Laguncularia*. Il est probable que cette tendance s'inversera par la suite, dans la mesure où un certain nombre de jeunes *Laguncularia* ont été retrouvés morts ou dépérissant en 1997.

Les peuplements des ceintures côtière et arbustive, plus touchés, sont loin d'avoir retrouvé leur surface terrière initiale en raison d'une croissance très faible affectant aussi bien les survivants que les jeunes individus recrutés. Aucune modification notable n'a été observée dans la contribution des espèces à chacun de ces deux peuplements.

Le peuplement de la ceinture interne est celui qui manifeste la plus forte dynamique de reconstitution. Le couvert forestier a pu être assez rapidement rétabli grâce à un recrutement massif de *Rhizophora* opéré à partir du stock de plantules préexistantes, d'une part, et à une croissance vigoureuse en hauteur avoisinant un mètre par an, d'autre part (figure 7). Après avoir été momentanément supplanté par *Avicennia* dont les individus, peu nombreux, avaient connu un faible taux de mortalité, *Rhizophora* a finalement retrouvé la place dominante qu'il occupait dans le peuplement avant l'ouragan. La contribution de *Laguncularia*, après être passée par un maximum en 1992 grâce à un recrutement relativement abondant accompagné d'une croissance encore plus vigoureuse que celle de *Rhizophora*, est retournée à un niveau proche de 1989 par suite du dépérissement d'une partie des nouveaux individus et d'un arrêt du recrutement probablement dû à la fermeture du couvert.



Figure 7.
Peuplement de la ceinture interne de la mangrove avant l'ouragan (a), deux ans après (b) et six ans après (c).

The inner mangrove strip stand before the hurricane (a), two years later (b) and six years later (c).
Photos D. Imbert.



Discussion

Les études sur la dynamique forestière naturelle (ne résultant pas de l'action humaine) ne sont pas très nombreuses en mangrove. Cette formation constitue pourtant un cas intéressant de système écologique à très faible diversité biologique. Les stratégies communautaires et spécifiques y sont *a priori* plus aisément caractérisables que dans des systèmes plus diversifiés où de moindres contraintes abiotiques permettent des interactions plus complexes.

Sans négliger pour autant les autres causes naturelles de mortalité en mangrove, comme les fluctuations interannuelles thermiques (LUGO, PATTERSON-ZUCCA, 1977) ou pluviométriques (MEDINA *et al.*, 1989), l'action érosive des courants côtiers (WARD, 1967), la foudre (SCHERMAN *et al.*, 2000) ou les insectes phytophages (FELLER, MCKEE, 1999), les ouragans constituent très certainement, dans les régions où ils sévissent, le principal moteur de la dynamique forestière en mangrove. Avec un temps de retour sur un même site de l'ordre de 20 à 30 ans, les ouragans imposent aux mangroves des Antilles des cycles sylvigénétiques très courts qui induisent un rajeunissement périodique des structures forestières (ROTH, 1992) se traduisant par de faibles diamètres moyens et une hauteur dominante qui n'excède généralement pas 20 m.

Ce rajeunissement des peuplements s'exprime par des modifications structurales qui diffèrent selon l'espèce dominante. Dans les peuplements dominés par *Avicennia* et/ou *Laguncularia*, en raison de la grande capacité qu'ont ces deux espèces à régénérer les axes traumatisés, l'action des ouragans se traduit surtout par l'abondance d'individus fortement réitérés, souvent dès la souche. Les peuplements de *Rhizophora* présentent quant à eux une structure démographique marquée par la cohorte des individus ayant reconstitué le couvert après la dévastation du peuplement initial. Par la nette alternance (de l'ordre du quart de siècle) de générations quasi équiennes et monospécifiques, cette dynamique des peuplements de *Rhizophora* dans les mangroves antillaises sujettes aux ouragans n'est pas sans rappeler celle des peuplements d'*Avicennia* qui recolonisent massivement les bancs de vase des côtes guyanaises soumises aux cycles d'accrétion/érosion du littoral (ALLISON *et al.*, 1995).

Laguncularia est l'espèce qui manifeste le plus fort dynamisme de colonisation des espaces peu inondables : petits fruits aisément disséminés par flottaison, ou éventuellement par grand vent, croissance très

rapide, forte aptitude à rejeter à partir de troncs couchés. En dépit de ces atouts, ses tentatives pour conquérir des stations occupées par d'autres espèces sont trop éphémères et concernent une trop faible fraction du peuplement pour qu'on puisse parler de véritable phase successionnelle. En l'absence de modification notable et durable des conditions édaphiques, les peuplements établis assurent leur propre reconstitution (BALL, 1980) et conservent globalement leur structure floristique initiale, manifestant ainsi face aux ouragans une forte résilience qui semble être une caractéristique commune aux autres écosystèmes forestiers des Antilles (IMBERT *et al.*, 1998).

Références bibliographiques

Deux principales stratégies de survie sont développées par les palétuviers face aux ouragans : multiplication végétative dominante ou recours quasi exclusif à la reproduction sexuée. La seconde, qui caractérise les peuplements de *Rhizophora*, paraît être la plus aléatoire. En effet, certains peuplements de *Rhizophora* proches du rivage manifestent une reconstitution extrêmement lente (IMBERT *et al.*, 2000), vraisemblablement liée à l'absence de plantules préétablies ou à leur arrachement par la houle cyclonique. La recolonisation de ces vasières par *Rhizophora* est, par ailleurs, ralentie par les amas de bois mort freinant la dissémination des propagules. L'augmentation prévisible de la fréquence des ouragans, en raison du réchauffement planétaire des océans (GRAY, 1993), pourrait également entraver la dynamique de reconstitution des peuplements de *Rhizophora* en anéantissant la cohorte des individus recrutés avant qu'ils aient été en mesure de se reproduire (5-6 ans). Le suivi à long terme du dispositif d'étude mis en place dans la mangrove du Grand Cul-de-sac marin devrait permettre de tester une telle hypothèse et d'évaluer l'incidence de la hausse conjointe du niveau marin.

ALLISON M. A., NITTRouer C. A., FARIA J. E. C. Jr, 1995. Rates and mechanisms of shoreface progradation and retreat downdrift of the Amazon River mouth. *Marine Geology*, 125 : 373-392.

BALL M. C., 1980. Patterns of secondary succession in a mangrove forest of southern Florida. *Ecologia*, 44 : 226-235.

DUKE N. C., 1992. Mangrove floristics and biogeography. In *Tropical mangrove ecosystems*. Robertson A. I., Alongi D. M. (éd.). Washington, États-Unis, American Geophysical Union, p. 63-100.

FELLER I., MC KEE K. L., 1999. Small gap creation in Belizean mangrove forest by a wood-boring insect. *Biotropica*, 31 : 607-617.

GRAY C. R., 1993. Regional meteorology and hurricanes. In *Climatic change in the intra-Americas Sea*. Maul G. A. (éd.). Londres, Royaume-Uni, Edward Arnold Publisher, p. 87-99.

IMBERT D., 1985. Organisation spatio-temporelle des communautés végétales dans la mangrove du Grand Cul-de-sac Marin (Guadeloupe). Thèse de l'Université des sciences et techniques du Languedoc, Montpellier, France, 132 p.

IMBERT D., PORTECOP J., 1986. Production de litière dans la mangrove du Grand Cul-de-sac Marin (Guadeloupe). *Acta Oecologica / Oecologia Plantarum*, 7 : 379-396.

IMBERT D., BLAND F., RUSSIER F., 1988. Les milieux humides du littoral guadeloupéen. Basse-Terre, France, ONF, 61 p.

IMBERT D., ROLLET B., 1989. Phytomasse aérienne et production primaire dans la mangrove de Guadeloupe (Antilles françaises). *Bulletin d'Écologie*, 20 : 27-29.

IMBERT D., ROUSTEAU A., LABBE P., 1998. Ouragans et diversité biologique dans les forêts tropicales ; l'exemple de la Guadeloupe. *Acta Oecologica*, 19 : 251-262.

IMBERT D., ROUSTEAU A., SCHERRER P., 2000. Ecology of mangrove growth and recovery in the Lesser Antilles : state of knowledge and basis for restoration projects. *Restoration Ecology*, 8 : 230-236.

LUGO A. E., PATTERSON-ZUCCA C., 1977. The impact of low temperature stress on mangrove structure and growth. *Journal of Tropical Ecology*, 18 : 149-161.

MEDINA E., CRAM W. J., LEE H. S. J., LÜTTGE U., POPP M., SMITH J. A. C., DIAZ M., 1989. Ecophysiology of xeric and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. I. Site description and plant communities. *New Phytologist*, 111 : 233-243.

ROTH L. C., 1992. Hurricanes and mangrove regeneration : effects of Hurricane Joan, October 1988, on the vegetation of Isla del Venado, Bluefields, Nicaragua. *Biotropica*, 24 : 375-384.

SCHERMAN R. E., FAHEY T. J., BATTLES J. J., 2000. Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. *Journal of Ecology*, 88 : 165-178.

WARD M. J., 1967. Studies in ecology on a shell barrier beach. *Vegetatio*, 14 : 241-197.



Peuplement d'*Avicennia*, deux mois après le passage du cyclone Hugo. La plupart des axes sont déjà recouverts d'un manchon de jeunes feuilles, y compris des arbres renversés.
Stand of Avicennia, two months after Hurricane Hugo had struck. Most of the main branches were already covered by a sleeve of young leaves, including upturned trees.
Photo P. Scherrer.

Synopsis

THE IMPACT OF HURRICANES ON FOREST STRUCTURE AND DYNAMICS IN MANGROVE SWAMPS IN THE WEST INDIES

Daniel IMBERT

Generally speaking, mangrove swamps in islands in the West Indies are subject to three main biogeographical peculiarities: the narrow tidal zone associated with these territories, which are often quite mountainous; a very small flora pool due to the fact that they belong to the Atlantic basin; and a contrasting climate that means that mangrove swamps are not flooded during the dry season, and periodically gives rise to powerful cyclonic disturbances.

The very conspicuous ecological gradients result in a typical zonation of the vegetation. Mangrove swamps thus present a series of monospecific stands, arranged in strips running parallel to the shore and to water-courses. Out of the five mangrove species present, three of them form the bulk of the stands: *Rhizophora mangle* (L.) (Rhizophoraceae), which is predominant by the sea and along water-courses; *Avicennia germinans* (L.) Stearn (Avicenniaceae), the only species that survives in the most salt-rich soils; and *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn.f. (Combretaceae), the least salt-tolerant species.

Hurricanes — also known as cyclones — are characterised by average winds which exceed 118 kph. The last hurricane to have damaged mangrove swamps in the Lesser Antilles was Hurricane Hugo, which struck the Guadeloupe archipelago on 16 September 1989. Tree damage and forest recovery during the first eight years following the passage of this hurricane, are analysed in this study.

Stands affected in different ways

The experimental set-up consisted of 24 inventory plots distributed in the four main stand types. Architectural damage was categorised in six types, independently of the mortality that might have resulted from the damage. All trunks with a circumference of at least 10 cm at breast-height were inventoried. The impact of the hurricane and forest recovery were assessed by measuring stem density, basal area, stand biomass, predominant height, and vegetation cover in the stands.

The most affected stands were dominated by *Rhizophora*, with a reduction of basal area and biomass of more than two-thirds as compared with initial values. The high susceptibility of this species to lethal damage was due to its inability to resprout from damaged stems, unlike the other two species. On the other hand, this species exhibited a fast recovery of the initial stand cover because of the heavy recruitment of already established seedlings in the understorey, and because of a growth rate averaging one metre a year.

Stands dominated by *Avicennia* and *Laguncularia* suffered much less lethal damage; their cover was quickly restored by regeneration of the architecture of surviving trees. *Laguncularia* showed a distinct tendency to colonise new areas following canopy opening; but its attempts nevertheless seemed to have only a limited success especially when it is in competition with *Avicennia*.

Variable recovery strategies from place to place

Overall, it appeared that stands lying farthest inland suffered least damage and showed the fastest regeneration rate. Seaward stands had a much slower growth rate, both for recruited seedlings and for surviving individuals.

The essential effect of hurricanes on mangrove swamps appears to be a periodic rejuvenation of stands, expressed by specific structural features such as the low height of the canopy, the high frequency of resprouting stems, and the relatively even-aged structure of *Rhizophora* stands. These disturbances do not seem to introduce proper successional phases. In some locations close to the sea shore, the recovery of *Rhizophora* stands, for which regeneration processes are deficient, may be extremely slow.