INGRID BONHÊME
ALAIN ROUSTEAU
DANIEL IMBERT
ÉTIENNE SAUR
UNIVERSITÉ DES ANTILLES ET DE LA GUYANE

AG17SO68

LA FORÊT MARÉCAGEUSE À *PTEROCARPUS OFFICINALIS*

Sa situation en Guadeloupe



Agrégation de plusieurs individus de *P. officinalis* avec leurs contreforts racinaires.
A clump of several P. officinalis *trees with their buttress roots.*

Les forêts marécageuses à *Pterocarpus officinalis* constituent un élément remarquable de la végétation des Antilles. Cet article présente une synthèse des connaissances sur cette essence et sur les forêts où on la rencontre, insistant plus particulièrement sur sa situation en Guadeloupe.

Ces forêts marécageuses tropicales se rencontrent le plus souvent dans la zone climatique des forêts denses humides mais sont tributaires des caractéristiques hydriques des sols. Elles se distinguent des forêts alluviales ou rivulaires par une hydromorphie permanente, l'eau (douce ou saumâtre) stagnant au voisinage de la surface du sol. Ces forêts sont généralement dominées par une seule espèce arborescente, en liaison avec les conditions édaphiques contraignantes qui les caractérisent. En Afrique, on les rencontre essentiellement au Zaïre, au Congo, au Gabon, dans le sud du Cameroun et dans le delta du Niger (forêts à *Pandanus, Mytragyna, Symphonia*...). Elles sont largement développées en Asie, et notamment en Indonésie (« *peat swamp forests* »). En Amérique du Sud, ce sont essentiellement les forêts d'*Igapos* de la région amazonienne, mais aussi les « pinotières » de Guyane à *Euterpe oleracea*. En Amérique du Nord, la Floride abrite une formation forestière marécageuse à *Taxodium distichum* (Cyprès chauve) au sein de la région des Everglades. En Amérique Centrale et dans les Caraïbes, on trouve plusieurs types de forêts marécageuses, dont les formations à *Pterocarpus officinalis* (LUGO, 1990).

PTEROCARPUS OFFICINALIS

CARACTÈRES BOTANIQUES GÉNÉRAUX

P. officinalis Jacq. est une légumineuse de la famille des Fabacées (Papilionacées). Plusieurs synonymes ont été utilisés dans la littérature : *Pterocarpus draco* L., *Moutouchi suberosa* Aubl., *Lingoum officinale* O. Ktze.

Toutes les espèces du genre *Pterocarpus* sont arborescentes. Le genre comprendrait 20 espèces selon HOWARD (1988), distribuées à travers les tropiques, notamment en Afrique Centrale et dans l'archipel malais. La plupart d'entre elles sont inféodées aux milieux humides.



Vue générale d'un sous-bois traversé par un ancien chenal d'eau douce.
General view of an underwood with an old freshwater channel running through it.

□ Dénominations

Les noms vernaculaires font assez souvent référence à la couleur rouge sang de sa gomme, « dragon's-blood » (anglais médical ancien), « blood-wood » (Panama), « sangre de drago » ou « sangregado » (Guatemala et Nicaragua), « sangrillo » (Costa Rica), « Pallo de poyo » (Porto Rico). En Guadeloupe, il est nommé sang-dragon, mangle-médaille, palétuvier ou mangle-rivière ; en Guyane c'est le moutouchi.

□ Description de l'arbre

• *P. officinalis* est un arbre qui peut atteindre 30 m de hauteur et possède de larges contreforts s'élevant parfois à 5 m sur le tronc. Adulte, il peut avoir une base de 5 ou 6 m de largeur. Le système racinaire est toujours superficiel et limité dans son extension horizontale aux buttes générées par l'accumulation de litière au pied des grands arbres. Le modèle architectural du genre *Pterocarpus* est celui de Troll (OLDEMAN, 1974). Les arbres de ce modèle ont des axes entièrement plagiotropes, tous équivalents, ce qui entraîne une très grande souplesse morphogénétique. La croissance d'axes surnuméraires (réitérés) forme de nombreuses fourches. Pour LESCURE (1980), cette capacité à réitérer confère à *P. officinalis* un avantage sélectif en terme de restauration du couvert forestier après des dégâts de cyclone.

• Les feuilles sont alternes, composées de 5 à 9 folioles de 5 à 17 cm de longueur. Les fleurs sont petites (10 à 15 mm) marbrées de brun-rouge, regroupées en panicules lâches de 5 à 20 cm de long. Le fruit est une gousse suborbiculaire, uniséminée, brièvement pédonculée, ailée d'un côté, et d'un diamètre de 3 à 5 cm.

• Le bois ne montre pas de différence de coloration entre l'aubier et le duramen. A l'état frais, il est jaune clair alors que sec il a une couleur crème. Sa densité varie de 0,3 à 0,6 et sa rétractabilité au séchage est relativement élevée. Le bois se scie et se travaille facilement, étant tendre, léger et non siliceux. Il n'a aucune résistance vis-à-vis des insectes xylophages et des champignons de pourriture.

□ Fleurs et fruits

Le rythme de la reproduction sexuée paraît être gouverné par le régime pluviométrique. En Guadeloupe, la floraison est mentionnée en fin de saison des pluies, de fin août à mi-novembre. La survie des semis naturels est influencée par le régime hydrique et la microtopographie. La graine peut germer alors que le fruit flotte sur l'eau, mais l'enracinement ne peut se réaliser si la profondeur d'eau dépasse 3 ou 4 cm (BACON, 1990). La phase d'enracinement des plantules requiert une humidité suffisante, une faible salinité et des conditions d'éclairement faibles (ALVAREZ-LOPEZ, 1990). Leur installation se réalise de préférence à la base des arbres, sur les monticules naturels entretenus par l'accumulation de litière (BACON, 1990 ; LESCURE, 1980).

ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

□ Adaptations au déficit en oxygène et à l'instabilité du substrat

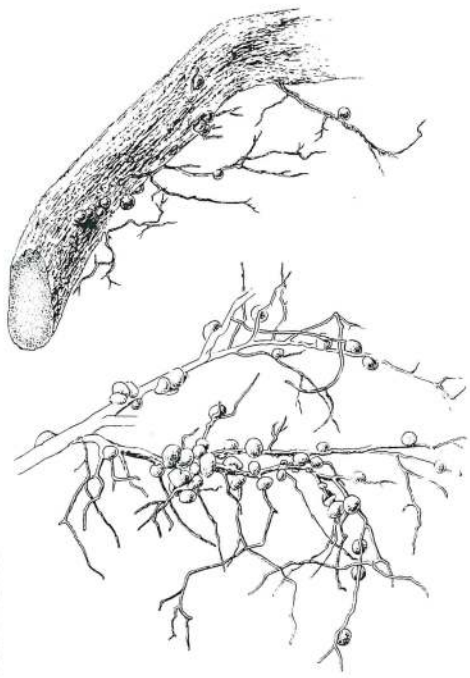
Les échanges gazeux entre l'atmosphère et la partie inondée du système racinaire s'effectuent grâce aux lenticelles situées à la surface des contreforts (ouvertures formées dans le liège permettant le passage des gaz mais interdisant une éventuelle intrusion d'eau) et par l'intermédiaire de tissus lacuneux spécialisés, les aérenchymes, qui assurent la circulation des gaz (CO_2, O_2, N_2). Les larges contreforts qui caractérisent *P. officinalis* fournissent une importante surface d'échange avec l'air. Dans les sols saturés en eau, l'oxygène n'est disponible qu'en surface (zone de contact à l'air). L'enracinement superficiel de *P. officinalis* apparaît donc comme une adaptation à l'hypoxie, permettant de maximiser l'aération des tissus racinaires. L'absorption des minéraux est également facilitée puisque les éléments nutritifs utilisables par les plantes, issus de la dégradation de la litière par les micro-organismes aérobies, sont plus abondants en surface (ALVAREZ-LOPEZ, 1990).

Les contreforts permettent d'augmenter la stabilité des arbres particulièrement dans les sols marécageux (RICHARDS, 1966 ; LUGO, 1990). En ce qui concerne *P. officinalis*, aucune relation entre direction du vent dominant et disposition des contreforts n'a été mise en évidence. Une corrélation entre longueur du contrefort et rayon de la couronne a en revanche été démontrée (LEWIS, 1988).

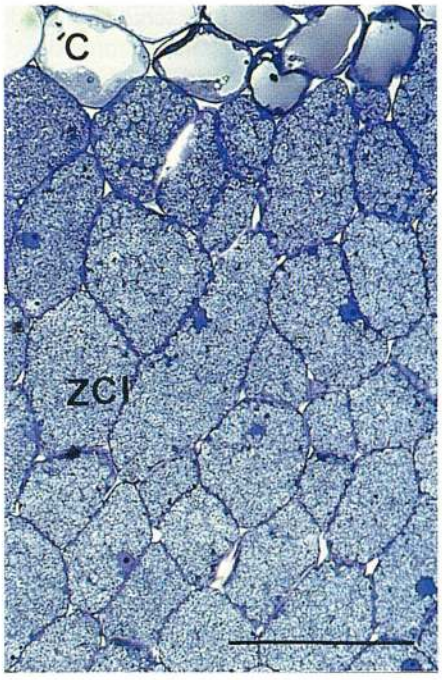
□ Adaptation à la salinité et à la carence en éléments nutritifs des sols

P. officinalis n'est pas, à proprement parler, un arbre des milieux salés (contrairement aux arbres de mangrove se développant en zone littorale), mais cette espèce tolère jusqu'à 12 g/l de sel dans le sol (IMBERT, 1985). CINTRÓN (1983) interprète le caractère superficiel du système racinaire comme une stratégie permettant à l'arbre d'éviter un stress salin violent qu'il pourrait subir en profondeur.

Des nodosités sphériques, à croissance déterminée, sont observées en abondance à la base des contreforts des gros arbres et sur les racines fines non immergées (SAUR *et al.*, accepté). Le taux de nodulation des racines semble corrélé à la combinaison de conditions hypoxiques minimales et à la prolifération des racines fines non subérisées. La fixation symbiotique de l'azote chez *P. officinalis* en conditions naturelles a été montrée par le



Dessin A. ROUSTEAU



Nodosités sur les racines de *P. officinalis*, morphologie (cf. dessin).
Nodules on P. officinalis *roots, morpholoty (see drawing).*

Coupe histologique. Les cellules du cortex (C) sont largement vacuolisées et incolores ; les cellules de la zone centrale infectée (ZCI) renferment des bactéroïdes de *Rhizobium sp.* (granulation bleue) qui assurent la fixation de l'azote atmosphérique. La barre horizontale représente 50 µm.
Histological section. The cortical cells (C) have large vacuoles and are colourless ; cells in the central infected zone (CIZ) contain Rhizobium sp. *bacteroids (blue dots) which fix the atmospheric nitrogen. The horizontal line represents 50 µm.*

test ARA (Acetylene Reduction Assay) ; la présence de bactéroïdes dans les cellules de la partie centrale des nodosités a été confirmée par observation microscopique.

La quantité d'azote fixée (estimation : 0,8 mmole éthylène/h/arbre) constitue un apport important qui peut être considéré comme un facteur d'adaptation supplémentaire de *P. officinalis* à son milieu, expliquant sa dominance dans la strate arborée des marais tropicaux des Antilles. Ces données appuient l'idée de MOREIRA et FRANCO (1994) selon laquelle les espèces réalisant une fixation symbiotique seraient favorisées en milieu inondé.

UTILISATIONS

Le bois de *P. officinalis*, blanchâtre, tendre et léger, n'a ni l'esthétique, ni la résistance, ni la valeur commerciale de certaines espèces du même genre comme *P. dalbergioides*, *P. indicus* ou *P. soyauxi*.

En Guadeloupe, DE MONTAIGNAC (1978) suggère de l'utiliser en caisserie ou en bois de déroulage. Dans cette île, la forêt à *P. officinalis* a été exploitée pour alimenter les distilleries en bois de chauffage jusqu'au milieu du siècle. A Porto Rico, cette espèce est utilisée comme bois de feu, en particulier dans les fours à chaux. La gomme de *P. officinalis* était autrefois exportée du Guatemala, du Nicaragua, de Colombie et de Porto Rico vers l'Espagne notamment, en raison de ses propriétés hémostatiques et astringentes (STANDLEY, 1928 cité par BACON, 1990).

LA FORÊT MARÉCAGEUSE À *P. OFFICINALIS*

ALVAREZ-LOPEZ (1990), dans son étude sur les forêts à *P. officinalis* de Porto Rico, suggère que ces formations constituent le système climax des conditions environnementales suivantes :

- localisation tropicale,
- sols inondables (avec des périodes d'assèchement qui permettent l'établissement des plantules),
- faible taux de salinité du sol (0-12 ‰).

Ces forêts se développent dans les plaines côtières, en arrière de la mangrove et en bordure de rivière ou bien dans des dépressions humides en altitude. Aux Antilles, les peuplements purs de *P. officinalis* sont caractéristiques des forêts côtières d'arrière-mangrove.

AMÉRIQUE CENTRALE ET AMÉRIQUE DU SUD

Hors des Antilles, *P. officinalis* se rencontre fréquemment dans des forêts dominées par d'autres espèces comme *Mora sp.* (une autre légumineuse) et des palmiers (*Euterpe, Mauritia, Raphia*) ou bien dans des peuplements mixtes (avec *Symphonia globulifera, Virola surinamensis*...). Ces formations ont des appellations variées comme « pinotières », « swamp forest », « mixed swamp forest », « marsh forest », « palm marsh forest ». Elles se développent en arriè-

re-mangrove sur les côtes atlantiques du continent, du plateau guyanais jusqu'à Belize. Elles sont décrites au Costa Rica (JANZEN, 1978 ; ALVAREZ-LOPEZ, 1990 ; MYERS, 1990), en Colombie (LAMB, 1959), en Guyane française (DE GRANVILLE, 1986 ; BACON, 1990), au Venezuela, au Suriname et à Trinidad (BACON, 1990).

ARCHIPEL ANTILLAIS

Aux Antilles, les forêts à *P. officinalis* sont décrites depuis plus d'un siècle. A Porto Rico, ces forêts n'occupent plus que 166 ha selon ALVAREZ-LOPEZ (1990), qui distingue les « coastal *Pterocarpus* forests » de la « montane riverine forest ». Dans le premier type, on rencontre plusieurs espèces arborescentes (palmiers compris) et une seule strate arborée, dominée par *P. officinalis*. Dans le deuxième type, dit de montagne, les fougères arborescentes forment une strate intermédiaire caractéristique. La strate dominante à *P. officinalis* y est plus haute que dans les forêts côtières.

De manière générale, les gaulis et les plantules occupent les zones les moins inondées du sous-bois et, en particulier, les monticules de litière accumulée au pied des arbres adultes. Dans ces milieux on rencontre, en outre, des fougères, des lianes et des épiphytes en abondance, la présence des unes ou des autres dépendant du degré d'ouverture de la canopée. Les épiphytes sont plutôt présentes dans les forêts jeunes (canopée ouverte). Ailleurs, on rencontre parfois de grandes lianes ligneuses. La surface terrière moyenne dans les cinq forêts étudiées par ALVAREZ-LOPEZ varie de 27,7 à 55 m²/ha (toutes espèces ayant un diamètre supérieur à 2,5 cm confondues). La densité de tiges est comprise entre 950 et 1 910 arbres et arbustes/ha. Les valeurs de production de litière dans les forêts côtières vont de 8,7 à 14,1 t/ha/an. La biomasse racinaire est ici principalement localisée dans les 10 premiers centimètres du sol.



Forêt marécageuse à *P. officinalis* en Guadeloupe : lisière stable recouverte d'un rideau de lianes.
P. officinalis *swamp forest in Guadeloupe : stable forest edge covered with vines.*

Les peuplements de la Jamaïque sont rares et localisés aux altitudes inférieures à 100 m. En Martinique il n'existe qu'un seul peuplement près du Galion, sur la côte est de l'île. En Dominique, des forêts quasi monospécifiques caractérisées par une strate arborescente à 18 m de hauteur sont présentes dans le nord de l'île (BACON, 1990). D'autres espèces, différentes selon que l'on se situe en pleine forêt ou en lisière, lui sont associées. Ces forêts ont un développement optimal sur les sites qui ne sont pas constamment inondés ; elles sont rabougries dans les zones à fougères.

C'est en Guadeloupe que l'on trouve la plus grande forêt à *P. officinalis* des Antilles.

EN GUADELOUPE

☐ Localisation

L'archipel guadeloupéen se situe au sein de l'arc des petites Antilles, par 61° de longitude ouest et 16° de latitude nord. La forêt marécageuse est principalement localisée autour du lagon du Grand-Cul-de-Sac Marin et, sporadiquement, le long de la côte sud de la Grande-Terre et de la côte est de la Basse-Terre, ainsi que dans l'île de Marie-Galante. Elle est située entre la mangrove, en aval, et la végétation des terres exondées, en amont. Sur la base de la cartographie effectuée par RIOUX *et al.* (1984), on peut estimer à 2 600 ha la superficie actuelle de l'ensemble des massifs forestiers à *P. officinalis* en Guadeloupe.

☐ Typologie et structure floristique de la forêt à *P. officinalis*

STEHLÉ (1945) décrit la forêt à *P. officinalis* comme « mangrove à faciès rivulaire » (15 espèces) et DULAU (1956) la considère comme une « mangrove à faciès non maritime » (palustre et rivulaire) par opposition à la « mangrove à faciès maritime » (littorale et lagunaire). En 1978, PORTECOP et CRISAN introduisent l'appellation de forêt marécageuse à *P. officinalis* et distinguent un faciès de transition saumâtre à

Pavonia scabra, un faciès-type à *Inga laurina*, un faciès sec à *Tabebuia pallida* et un faciès dégradé.

L'architecture de cette forêt a été étudiée par LESCURE (1980) à partir des faciès caractérisés par PORTECOP et CRISAN (1978). En « faciès normal », la forêt quasi monospécifique atteint 15 m de haut. *Pterocarpus officinalis* montre la formation de troncs surnuméraires qui se développent en structures conformes au modèle architectural du jeune arbre. Ce phénomène de réitération, qui assure la régénération des arbres après les traumatismes d'origine cyclonique, est particulièrement abondant à une hauteur de 8-10 m. En « faciès sec », le nombre d'espèces d'arbres ou arbustes augmente et l'architecture forestière se complique. A proximité des lisières avec les prairies pâturées, en milieu visiblement perturbé, la hauteur de la strate dominante s'abaisse jusqu'à 8-12 m (« faciès dégradé »). Ces peuplements sont parfois éclaircis pour la culture en sous-bois du madère (*Colocasia esculenta*) pratiquée par des personnes généralement âgées habitant ou exploitant des terres à proximité (BRAUX, 1980).

Les individus de *P. officinalis* colonisant les buttes en forêt marécageuse de Guadeloupe sont souvent regroupés en des touffes de l'ordre de 10 m^2. Les tiges de *P. officinalis*, qui semblent issues d'une même souche (LESCURE, 1980), appartiennent en fait le plus souvent à des individus distincts (IMBERT *et al.*, 1997). Il s'agit d'un phénomène d'agrégation spatiale lié aux conditions de germination et non à un processus de multiplication végétative.

Un inventaire phytoécologique mené sur 17 placettes de 400 m^2 échantillonnées de façon systématique sur le pourtour de la baie du Grand-Cul-de-Sac Marin (IMBERT *et al.*, 1997) montre qu'il est possible de mettre en évidence quatre grands types forestiers :

• **Le premier (type A),** représentant près du tiers de la surface échantillonnée, correspond aux peuplements du nord de l'île volcanique de Basse-Terre et se développe sur des sols plutôt acides. Ces peuplements sont caractérisés par des densités et des surfaces terrières relativement faibles, respectivement 1 200 ind./ha et 41 m^2/ha (individus ≥ 10 cm CHP) et par une hauteur dominante de 16 m en moyenne.

• **Le deuxième (type B)** s'oppose au précédent par sa localisation sur des sols riches en carbonates, au nord-ouest de l'île de la Grande-Terre d'origine sédimentaire. La diversité floristique y est plus élevée qu'ailleurs, notamment en raison de l'abondance des espèces arborescentes et des arbrisseaux.

• **Les deux autres (types C et D)** s'individualisent le long d'un gradient topographique et pédologique amont/aval. Les peuplements de type C, très denses (2 500 ind./ha) et relativement riches (24 espèces pour 400 m^2), sont situés sur des sols tourbeux très inondables. Les peuplements de type D, floristiquement plus pauvres, sont caractérisés par de fortes surfaces terrières (65 m^2/ha) et se rencontrent sur les sols argileux les plus exondés. Selon FEBVAY et KERMARREC (1978), les peuplements du type C ont également une production de litière plus importante que ceux du type D avec respectivement 12,6 et 8,4 tonnes/ha/an.

□ Flore

A côté d'un cortège floristique commun à l'ensemble des peuplements, marqué par l'omniprésence de *P. officinalis* et de la liane *Hippocratea volubilis*, un cortège particulier à chaque type forestier a été identifié (cf. tableau ci-contre). Au total 178 espèces végétales (Phanérogames et Ptéridophytes) ont été dénombrées, dont 45 % de phanérophytes (arbres et arbrisseaux), 26 % d'herbacées terrestres, 17 % de lianes et 12 % d'épiphytes (IMBERT *et al.*, 1997). Selon le type forestier, on dénombre entre 13 et 37 espèces pour 400 m^2. Les familles les mieux représentées sont celle des Polypodiacées (Fougères) avec 17 espèces,



Exemples d'espèces épiphytes : *Philodendron giganteum* (gauche), *Anthurium acaule* (centre), *Asplenium serratum* (droite).
Examples of epiphytic plants : Philodendron giganteum *(left),* Anthurium acaule *(centre),* Asplenium serratum *(right).*

PRINCIPALES ESPÈCES RENCONTRÉES DANS LES QUATRE TYPES FORESTIERS DE LA FORÊT MARÉCAGEUSE DE GUADELOUPE

Espèces	Type biologique
Fonds floristique commun	
Pterocarpus officinalis Jacq.	arbre
Dalbergia monetaria L. f.	liane
Hippocratea volubilis L.	liane
Thelypteris reticulata (L.) Proctor	herbacée terrestre
Anthurium grandifolium (Jacq.) Kunth.	épiphyte
Anthurium palmatum (L.) Schott	épiphyte
Polypodium latum T. Moore ex Sodiro	épiphyte
Espèces caractéristiques	
Type A	
Palicourea crocea (Sw.) Roemer & Schultes	arbrisseau
Coccoloba ascendens Duss ex Lindau	liane
Dioscorea altissima Lam.	liane
Heteropterys platyptera DC	liane
Omphalea diandra L.	liane
Clidemia hirta (L.) D. Don	herbacée terrestre
Dieffenbachia seguine (Jacq.) Schott	herbacée terrestre
Struchium sparganophorum (L.) Kuntze	herbacée terrestre
Type B	
Pisonia fragrans Dum.-Cours.	arbre
Chrysophyllum argenteum Jacq.	arbuste (< 8 m)
Ixora ferrea (Jacq.) Bentham.	arbuste (< 8 m)
Stylogyne lateriflora (Sw.) Mez	arbuste (< 8 m)
Tabernaemontana citrifolia L.	arbuste (< 8 m)
Marcgravia umbellata L.	liane
Thelypteris interrupta (Willd.) Iwastsuki	herbacée terrestre
Type C	
Sterculia caribaea R. Br.	arbre
Symphonia globulifera L. f.	arbre
Gonzalagunia hirsuta (Jacq.) Schum.	arbrisseau
Aristolochia trilobata L.	liane
Pisonia aculeata L.	liane
Acrostichum danaefolium Langsd. et Fisher	herbacée terrestre
Type D	
Cassipourea guianensis Aublet	arbuste (< 8 m)
Piper dilatatum Rich.	arbrisseau
Cydista aequinoctialis (L.) Miers.	liane
Tectaria incisa Cav.	herbacée terrestre
Thelypteris dentata (Forssk.) E. St John	herbacée terrestre
Monstera adansonii Schott.	épiphyte
Peperomia nigropunctata Miq.	épiphyte

celle des Aracées (13 espèces) et celle des Rubiacées (12 espèces).

❐
❐ ❐

Malgré les contraintes édaphiques fortes qu'elle subit, la forêt marécageuse recèle une étonnante richesse floristique. *P. officinalis*, légumineuse qui domine la strate arborée dans la plupart des forêts marécageuses des Antilles, permet un enrichissement naturel du sol en azote dont des espèces cultivées en sous-bois (comme *Colocasia esculenta*) peuvent bénéficier. La gomme de *P. officinalis* présente également des potentialités en matière d'extraction de colorants et de composés à propriétés pharmaceutiques.

Alors que les forêts marécageuses ont fortement régressé dans les îles de la Caraïbe, les peuplements de la Guadeloupe constituent actuellement les plus grandes étendues de forêt à *P. officinalis* en raison de conditions topographiques favorables (vastes plaines côtières inondables) et d'une pression des activités agricoles et pastorales plus faible que dans les autres îles comme Porto Rico. Au cours du dernier demi-siècle, l'extension des infrastructures urbaines, routières, portuaires et aéroportuaires n'a cependant pas cessé de grignoter et de fragmenter cette forêt comme en atteste l'inauguration toute récente d'une voie rapide sur la Rivière Salée. A une échelle de temps plus large, la salinisation des espaces côtiers résultant de l'accélération de la hausse du niveau marin pourrait aussi réduire l'aire de répartition de cette forêt. Ce biotope constitue l'habitat préférentiel ou exclusif de plusieurs espèces végétales rares des Petites Antilles : *Lonchocarpus sericeus, Hymenocallis carribaea* et *Aechmea flemingii*. Deux oiseaux insectivores à aires de distribution restreintes y sont particulièrement abondants : le Pic de Guadeloupe (*Melanerpes lherminieri*) endémique

de cet archipel et la Caféiette (*Dendroica plumbea*) endémique de l'île. La forêt marécageuse de Guadeloupe, dont environ 400 ha (soit moins du cinquième de la superficie totale) sont inclus dans la Réserve Naturelle du Grand-Cul-de-Sac Marin, est actuellement toujours menacée et mérite d'être préservée dans son ensemble ; des études complémentaires permettraient de mieux appréhender le fonctionnement de cet écosystème original. ❐

▶ I. BONHÊME, D. IMBERT
A. ROUSTEAU
Auteur à contacter : E. SAUR
Université des Antilles et de la Guyane
Laboratoire de Biologie végétale
97159 POINTRE-À-PITRE CEDEX

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALVAREZ-LOPEZ M., 1990.
Ecology of *Pterocarpus officinalis* forested wetland in Puerto Rico. *In :* Forested wetland, Ecosystems of the world 15, A.E. Lugo, M. Brinson, S. Brown, éd., Elsevier Science publishers, p. 251-265.

BACON P. R., 1990.
Ecology and management of swamp forests in the Guianas and Caribbean region. *In :* Forested wetland, Ecosystems of the world 15, A. E. Lugo, M. Brinson, S. Brown, éd., Elsevier Science publishers, p. 213-250.

BARKER H. D., DARDEAU W. S., 1930.
Flore d'Haïti, clé et description des Ordres-Familles et Genres des Spermaphytes d'Haïti avec la liste de la plupart des espèces. Port-au-Prince, Haïti, Direction du Service technique du Département de l'agriculture et de l'enseignement professionnel, 130 p.

BONHÊME I., 1997.
Etude de la forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis* de Guadeloupe, Mémoire de DESS, Université Paris XII, Val-de-Marne, et Université des Antilles et de la Guyane, 55 p.

BRAUX M., 1980.
Systèmes d'occupation des sols en arrière-mangrove. Bulletin de liaison du groupe de travail, Mangroves et zone côtière, Guadeloupe 5 : 22-24.

CINTRON (B. B.), 1983.
Coastal freshwater swamp forests : Puerto Rico's most endangered ecosystem ? *In :* Los bosques de Puerto Rico, A. E. Lugo éd., USDA, Forest Service, p. 249-282.

DE GRANVILLE J. J., 1986.
Les formations végétales de la bande côtière de la Guyane française. *In :* Le littoral guyanais, fragilité de l'environnement. Cayenne, Guyane, SÉPANGUY-SEPANRIT, p. 47-63.

DE MONTAIGNAC P., 1978.
Principaux résultats de recherche, Office National des Forêts. Bulletin de liaison du groupe de travail, Mangroves et zone côtière, Guadeloupe 4 : 37-39.

DULAU L., 1956.
Le milieu physique et les aspects actuels de la végétation de la Guadeloupe. Thèse de l'Université de Toulouse, France, 486 p.

FEBVAY G., KERMARREC A., 1978.
Formation de la litière en forêt littorale et en forêt de montagne humide. Bulletin de liaison du groupe de travail, Mangroves et zone côtière, Guadeloupe 4 : 79-80.

HOWARD R. A., 1988.
Flora of the Lesser Antilles, Leeward and Winward Islands, Dicotyledoneae, part 1, vol. 4, Arnold Arboretum, Jamaica Plain, Massachusetts, Harvard University, USA, 273 p.

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

IMBERT D., BONHÊME I., SAUR E., 1997.
Etude phyto-écologique de la forêt marécageuse de Guadeloupe. Deuxième partie : Caractérisation générale des peuplements. U.A.G.-O.N.F., 99 p.

JANZEN D. H., 1978.
Description of a *Pterocarpus officinalis (Leguminosae)* monoculture in Corcovado National Park. Brenesia 14 : 305-309.

LAMB F. B., 1959.
The coastal swamp forests of Nario, Colombia. Caribbean Forester 20 : 79-89.

LESCURE J. P., 1980.
Aperçu architectural de la mangrove guadeloupéenne. Acta Oecologica/Oecologia Generalis 1 : 249-265.

LEWIS A. R., 1988.
Buttress arrangement in *Pterocarpus officinalis (Fabaceae)* : effects of crown asymetry and wind. Biotropica 20 : 280-285.

LUGO A. E., 1990.
Introduction. *In :* Forested wetland, Ecosystems of the world 15, A. E. Lugo, M. Brinson, S. Brown, éd., Elsevier Science publishers, p. 1-14.

MOREIRA F. M. S., FRANCO A. A., 1994.
Rhizobia-host interactions in tropical ecosystems in Brazil. *In :* Advances in Legumes systematics 5 : the nitrogen factor, J. I. Sprent, D. Mc Key éd, p. 63-74.

MYERS R. L., 1990.
Palm swamps. *In :* Forested wetland, Ecosystems of the world 15, A. E. Lugo, M. Brinson, S. Brown, éd., Elsevier Science publishers, p. 267-285.

OLDEMAN R. A. A., 1974.
L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoires ORSTOM n° 73. Paris, France, ORSTOM, 204 p.

PORTECOP J., CRISAN P. A., 1978.
Cartographie phyto-écologique de la mangrove et des zones annexes. Bulletin de liaison du groupe de travail, Mangroves et zone côtière, Guadeloupe 4 : 45-50.

PORTECOP J., DE MONTAIGNAC P., 1980.

Colonisation de l'espace. Bulletin de liaison du groupe de travail, Mangroves et zone côtière, Guadeloupe 5 : 7-9.

RICHARDS P. W., 1966.

The tropical rain forest, an ecological study. Cambridge University Press, 575p.

RIOUX J. A., GABINAUD A., CORRE J. J., COUSSERANS J., JARRY D., 1984.

Mangroves et autres formations marécageuses littorales en Guadeloupe. Gîtes larvaires de moustiques. Carte des indicateurs phytoécologiques (1 : 50 000). D.G.R.S.T., France.

SAUR E., BONHÊME I., NYGREN P., IMBERT D. (accepté).

Nodulation of *Pterocarpus officinalis* in the swamp forest of Guadeloupe (West Indies). Journal of Tropical Ecology.

STEHLE H., 1945.

Les types forestiers des îles Caraïbes. The Caribbean Forester 6, suppl. : 273-474.

VAN DER SLOOTEN H. J., GONZALES M. E., 1971.

Maderas latinoamericanas VI. *Bursera simaruba, Poulsenia armata, Pterocarpus officinalis* y *Ficus werckleana*. Turrialba 21 : 69-76.

RÉSUMÉ

LA FORÊT MARÉCAGEUSE À *PTEROCARPUS OFFICINALIS* SA SITUATION EN GUADELOUPE

Les forêts marécageuses à *Pterocarpus officinalis* constituent un élément remarquable de la végétation des îles de la Caraïbe. Une synthèse des connaissances est présentée en mettant l'accent sur la situation de cette espèce en Guadeloupe où subsiste le plus beau massif forestier marécageux des Antilles (2 600 ha).

P. officinalis présente des caractères adaptatifs à la micro-aérobie, l'instabilité et la salinité du sol. Il est en outre capable de réagir aux traumatismes de brisure ; il est donc peu affecté par les cyclones ou par une exploitation forestière. La fixation symbiotique de l'azote chez *P. officinalis* a été montrée en Guadeloupe par des mesures de l'activité enzymatique (test ARA). Cette capacité peut être envisagée comme un caractère adaptatif expliquant la dominance de cette espèce dans les forêts marécageuses de la Caraïbe.

Un inventaire phytoécologique mené sur cette île a permis de mettre en évidence quatre grands types de végétation caractérisés par les conditions édaphiques et la diversité floristique.

Cet écosystème mérite une attention particulière en terme d'aménagement et de gestion de la biodiversité des milieux tropicaux humides.

Mots-clés : *Pterocarpus officinalis*. Forêt tropicale humide. Fixation de l'azote. Terre inondée. Caraïbes.

ABSTRACT

PTEROCARPUS OFFICINALIS SWAMP FOREST ITS SITUATION IN GUADELOUPE

As well as occurring in Central America and northern South America, *P. officinalis* swamp forests represent an outstanding factor of Caribbean vegetation. This summary of what is known about this species focuses on its situation in Guadeloupe, home to the finest swamp ranges in the Antilles (2,600 ha).

P. officinalis has features that are adapted to micro-aerobic, unstable and saline soil conditions. It can react to damage caused by hurricanes and logging. Symbiotic nitrogen fixing in *P. officinalis* has been observed in Guadeloupe by measuring the enzymatic activity (ARA test), which explains the predominance of this species in this region.

A phyto-ecological inventory drawn up in Guadeloupe has helped to highlight four major types of vegetation characterized by the way trees cluster. In addition, a plantlife sequence that is peculiar to each forest type has been identified.

This is an ecosystem that merits special attention in terms of biodiversity planning and management in moist tropical environments.

Key words : *Pterocarpus officinalis*. Tropical rain forest. Nitrogen fixation. Swamps. Caribbean.

RESUMEN

EL BOSQUE PANTANOSO DE *PTEROCARPUS OFFICINALIS* SU SITUACIÓN EN GUADALUPE

Los bosques pantanosos de *P. officinalis*, además de desarrollarse en América Central y en el norte de América del Sur, constituyen un destacado elemento de la vegetación caribeña. Esta síntesis de conocimientos sobre esta especie hace hincapié en su situación en Guadalupe en donde subsiste la mejor zona pantanosa de las Antillas (2 600 ha).

Se señala que *P. officinalis* presenta una adaptación a la microaerobica, la inestabilidad y la salinidad del suelo, y que es capaz de reaccionar a las lesiones ocasionadas por los huracanes o por la explotación forestal. La fijación simbiótica del nitrógeno en *P. officinalis* se observó, en Guadalupe, midiendo la actividad enzimática (test ARA), esto explica que la especie sea dominante en esta región.

Un inventario fitoecológico realizado en Guadalupe, ha permitido evidenciar cuatro grandes tipos de vegetación que se caracterizan por el modo de agregación de los árboles, y se han identificado una serie de cortejos florísticos particulares de cada tipo forestal.

Este ecosistema merece una atención particular en lo que respecta a la planificación y gestión de la biodiversidad de los medios tropicales húmedos.

Palabras clave : *Pterocarpus officinalis*. Bosque tropical húmedo. Fijación del nitrógeno. Tierras inundadas. Caribe.

SYNOPSIS

THE *PTEROCARPUS OFFICINALIS* SWAMP FOREST
Its situation in Guadeloupe

INGRID BONHÊME, DANIEL IMBERT, ALAIN ROUSTEAU, ÉTIENNE SAUR

BOTANY

Pterocarpus officinalis Jacq. is a legume (Fabaceae). Whereas almost all species of this genus (20 species) are of African or Asian origin, *Pterocarpus officinalis* is a tree of the neotropical world. It can reach a height of 30 m and has a superficial root system which is aerially extended in the form of large plank-like buttresses. The base of the trunk may be as large as 5-8 m. Its architecture, like every tree of this genus, is plagiotropic and thanks to reiterations, *P. officinalis* can produce several axes. It bears numerous lenticels on its buttress roots. The leaves are alternate, petioles 2-3 cm and folioles 5-17 cm long. The inflorescences, 5-20 cm in length, are loose panicles. The flowers are yellow with red speckles. Its wood is of poor quality and has a specific density of 0.3-05. Vernacular names often refer to the dark blood-red resin that seeps from places where the bark is damaged. In Guadeloupe it is called "sang-dragon", "palétuvier", "mangle-médaille" or "mangle-rivière". In the past, its resin was exported from Colombia to Spain for its astringent and hemostatic properties. Propagation by seed depends on seasonal rainfall and is influenced by soil microtopography because rooting of the large floating fruit does not occur if there are more than 3-4 cm of water.

ADAPTATIONS TO FLOOD CONDITIONS

On flooded soils, *P. officinalis* is subject to severe edaphic stress in terms of microaerobic and soil instability conditions. It is also often vulnerable to hurricanes. In response to these adverse conditions, *P. officinalis* develops a large range of adaptations. Lenticels, aerenchym tissues, buttress roots and a shallow root system may be considered as forms of microaerobic adaptation. Buttress roots are also an adaptation to the mechanical instability of the soil, thus ensuring good buoyancy rather than actual fixed rooting. Finally, the ability to produce reiteration after breaks certainly contributes to survival after extensive hurricane damage.

Nodule-like organs have been identified on *P. officinalis* buttress and root systems. Nodulation appears to be widely distributed through the whole forest of Guadeloupe even under conditions of permanent waterlogging. The effectiveness of symbiosis was clearly established through the nitrogenase specific activity by using the ARA (Acetylene Reduction Assay) enzymatic test and the presence of bacteroids in the central part of nodules has been confirmed by histological sections. Estimated fixation (average activity of 0.8 mmole ethylene h^{-1} per tree) may be considered a significant contribution to the tree's nitrogen uptake.

Given the nitrogen depletion in waterlogged soils, we hypothesise that the symbiotic nitrogen fixation on *P. officinalis* may be considered an additional adaptation to flooded soil and a contribution to its outstanding success in flooded areas of the neotropics.

P. OFFICINALIS SWAMP FOREST

P. officinalis swamp forest occurs along the Atlantic coast of Central America from Guyana to Belize and in most of the Caribbean islands. It develops in flooded areas from the coast right up to the mountains, in low lying areas and along coastal rivers away from the salt-water edge. Its tolerance to salt is up to 12 ‰. It is sometimes found in pure stands, especially in Caribbean coastal swamp forests.

The forest of Guadeloupe is the best preserved coastal *Pterocarpus* forest of the Antilles archipelago and covers more than 2 600 ha. A typological description based on the phytoecological survey of 17 sites randomly distributed in the whole forest was recently drawn up. The swamp forest of Guadeloupe is largely dominated by *P. officinalis* which represents 75 % of measured trees and constitutes a homogeneous canopy. Four different physiognomic types are described. Each type is related to environmental characteristics and soil parameters, in particles. The total number of species is 178 (Phanerogams, Pteridophytes) including shrubs and trees (45 %), herbaceous (26 %), vines (17 %) and epiphytes (12 %).

Extreme adaptation to waterlogging, active N-fixing symbiosis as well as the recent interest in the pharmaceutical properties of resin make the N-fixing *P. officinalis* a very special tropical tree. The ecological interest and high biodiversity of *P. officinalis* swamp forest must be taken into account for future forest management in the Antilles. ❑