

UNIVERSITE DES ANTILLES ET DE LA GUYANE

École Doctorale pluridisciplinaire :

Santé, Environnement et Sociétés des Amériques

THÈSE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de l'Université des Antilles et de la Guyane

Discipline : Science de la vie

Spécialité : Écologie végétale

préparée au Laboratoire DYNECAR

par

Félix Bompy

Année 2013

Titre :

Approche écologique et écophysiological
de l'effet des variations saisonnières sur la croissance des arbres
dans les forêts côtières inondables des Antilles

Directeur de thèse : **Daniel IMBERT**

Co encadrante : **Maguy DULORMNE**

Jury

John CHEESEMAN	Pr., University of Illinois	Rapporteur
Nico KOEDAM	Pr., Vrije Universiteit Brussel	Rapporteur
Claire DAMESIN	Pr., Université Paris Sud	Examinatrice
Maguy DULORMNE	MCF, Université des Antilles et de la Guyane	Co encadrante
Daniel IMBERT	MCF, Université des Antilles et de la Guyane	Directeur de thèse

UNIVERSITE DES ANTILLES ET DE LA GUYANE

École Doctorale pluridisciplinaire :

Santé, Environnement et Sociétés des Amériques

THÈSE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR de l'Université des Antilles et de la Guyane

Discipline : Science de la vie

Spécialité : Écologie végétale

préparée au Laboratoire DYNECAR

par

Félix Bompy

Année 2013

Titre :

Approche écologique et écophysiological
de l'effet des variations saisonnières sur la croissance des arbres
dans les forêts côtières inondables des Antilles

Directeur de thèse : **Daniel IMBERT**

Co encadrante : **Maguy DULORMNE**

Jury

John CHEESEMAN	Pr., University of Illinois	Rapporteur
Nico KOEDAM	Pr., Vrije Universiteit Brussel	Rapporteur
Claire DAMESIN	Pr., Université Paris Sud	Examinatrice
Maguy DULORMNE	MCF, Université des Antilles et de la Guyane	Co encadrante
Daniel IMBERT	MCF, Université des Antilles et de la Guyane	Directeur de thèse

Ce travail peut être cité sous la forme

Bompy, F. (2013). *Approche écologique et écophysiological de l'effet des variations saisonnières sur la croissance des arbres dans les forêts côtières inondables des Antilles* (Thèse de doctorat). Université des Antilles et de la Guyane.

Il a été soutenu le 13 décembre 2013 à l'université des Antilles et de la Guyane et a reçu la mention très honorable avec les félicitations du jury.

Remerciements

Après la Guyane, la Guinée et la Nouvelle-Calédonie, la Guadeloupe a été ma terre d'accueil tropicale. Au cours de ces trois dernières années, les forêts côtières inondables n'ont cessé de me surprendre et de m'émerveiller par leur singulière beauté et leurs paysages hors du commun.

Le travail accompli au cours de cette période porte une véritable dimension collective car il n'aurait pu se faire sans le soutien, l'aide et l'amitié de nombreuses personnes que je tiens à remercier.

Je remercie tout d'abord Daniel Imbert et Maguy Dulormne qui m'ont encadré. Ils m'ont tous les deux fait découvrir la mangrove et la forêt marécageuse et ont su guider pas-à-pas mon apprentissage de l'écologie, de l'écophysiologie et plus largement du métier de chercheur. Ils m'ont appris la rigueur et la précision du scientifique et se sont efforcés, avec patience, à améliorer mon écriture. Plus important encore, ils m'ont accordé leur confiance en me laissant prendre des initiatives et des responsabilités d'encadrement. Leurs éclairages scientifiques différents sur un même objet d'étude ont rendu particulièrement intéressantes ces trois années d'étude.

Je remercie également John Cheeseman et Nico Koedam pour avoir accepté de juger ce travail et je remercie Claire Damesin pour avoir accepté de participer au jury lors de la soutenance.

Je remercie vivement Claude Bouchon pour m'avoir accueilli dans le laboratoire Dynecar et ainsi que toutes les équipes du département de Biologie pour m'avoir véritablement hébergé dans les locaux de Biologie Marine lors de l'évacuation de l'ancien (toujours actuel) bâtiment de recherche. Je remercie la Fondation Total (Laure Fournier, Pierre Scherrer, Anne Bassères) pour avoir financé ce travail. Je remercie la Mairie des Aymes pour m'avoir permis de rencontrer Thomas Henry et pour l'aide qu'il m'a apporté. Merci au Parc National pour avoir financé le stage de Benoit Dufaÿ et permis à Guy Van Laere de nous donner un coup de main lors des campagnes de mesure.

Je remercie Hervé Cochard de l'UMR PIAF et Luc Lambs de l'UMR Ecolab pour m'avoir initié à la conductivité hydraulique et aux analyses isotopiques de l'eau. Je remercie Jean Vaillant du

département de Mathématiques, Fabien Wagner de l'UMR Ecofog, ainsi que Claude et Yolande Bouchon de Dynecar pour leur soutien dans l'analyse statistique de ma montagne de données.

Je ne peux oublier de remercier tout ceux qui m'ont accompagné dans mes sorties terrains ou au laboratoire et sans qui ce travail n'aurait pu se faire. Merci à Vanessa pour le temps passé à arroser-mesurer-compter-broyer-encapsuler..., merci à Sébastien pour avoir accepté de s'aventurer hors de l'eau et sans oxygène. Au laboratoire, merci également à Eléonore, Jean-Loup, Léa, Marion, Jonathan, Samuel, merci à tous les stagiaires qui ont osé l'aventure en bottes : Gauthier, Benoit, Lydie, Edelyn, Sébastien, Florian, Niels et merci aux amis qui ont aussi mis la main à la pâte Fabien, Edouard, Maelle, Thibault, Alice... A l'université, merci aussi à Charlotte, Nadège, Maitena, Audrey, Célia, Béatrice, Anne, Stein, Jean-Marie, Nathalie, Pedro, Alice pour avoir rendu agréables les heures de partage de bureau. Merci à Dominique, Olivier, Soazig, Cécile du laboratoire de biologie marine et à Boris, Fabienne, Jean-Fred, Marianne du laboratoire de géologie pour la bonne ambiance dans le patio.

Merci à Clément et Emile, en Guyane, grâce à qui tout a commencé. Merci à l'équipe de Port Blanc Production : Amélie, Bruno, Pierre – Yves, toujours partante pour communier avec les éléments et réaliser des projets de grande envergure. Merci à tous les amis de Guadeloupe qui ont toujours été là pour me déconnecter de la mangrove, Fanny, Gilles, Helena, Simon, Maryline, Gaëlle, Emilie, Tristan, David L., Seb, Marie, Gildwen, Morgane, Benoit, Claire, David B., François K & the pompy team. Merci aux amis de l'hexagone qui sont passés goûter aux Antilles, Julie, Nolwenn, Anne – Claire, les Potasses - Nostalgy, Yaya, Apolline, Rémi, Eve. Merci aussi à tous ceux qui m'ont permis de recharger les batteries lors de mes retours en métropole, Charlotte, Pedro, Charles, Benoit, Léopold, Karim, Nico, le coco fanfare club, TP, BEP, Gaston, et merci aussi à Véronique, Marie Lise, Philippe...

Je remercie mes parents et toute ma famille pour m'avoir toujours soutenu et avoir pensé à moi depuis la métropole : maman, papa, Théodore, Michel, Lorraine, Guillaume, Matthieu, Nissim...

Enfin et surtout, merci Charlotte pour ton amour.

Résumé

Les forêts côtières inondables (FCI) des régions tropicales et subtropicales remplissent des fonctions écologiques nécessaires aux écosystèmes marins côtiers et aux populations humaines vivant à proximité. Aux Antilles, les mangroves et les forêts marécageuses à *Pterocarpus officinalis* sont structurées par des espèces d'arbres qui ont développé des adaptations particulières à la salinité, à l'inondation et aux substrats meubles sur lesquels elles reposent. Dans des contextes climatiques à forte saisonnalité, les saisons sèches prolongées entraînent de fortes variations de la salinité et du niveau de la nappe, que le changement climatique devrait amplifier. Les modèles climatiques de la région Caraïbe prévoient des saisons sèches plus sèches liées à une baisse des précipitations de 20 à 50 %. Or, la question des capacités de résistance et d'acclimatation des arbres de FCI à des variations saisonnières marquées a été peu traitée dans la littérature scientifique.

L'objectif de ce travail de thèse a été double. Il s'est agi, d'une part, de caractériser la structure et la croissance de faciès de végétation représentatifs des FCI antillaises et de mettre en évidence leurs déterminants. A cet effet, des individus adultes, des espèces ligneuses dominantes des FCI, (*Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Pterocarpus officinalis*, *Rhizophora mangle*), dans cinq faciès de végétation sur le gradient terre-mer, ont été suivis sur l'île de Grande-Terre (Guadeloupe). D'autre part, les effets de variations salines extrêmes sur la croissance et l'écophysologie de ces quatre espèces ont été évalués au stade plantule par une expérience en conditions contrôlées.

A travers cette étude, il a été montré que les différences de salinité et de fertilité entre les stations permettent d'expliquer la composition et la structure des peuplements de FCI. Cette étude a également montré que *P. officinalis* peut se maintenir dans une gamme de salinité plus large que ne l'indiquait la littérature.

Dans le contexte des Antilles où les marnages sont faibles, la saisonnalité du climat entraîne des variations saisonnières importantes d'un ensemble de descripteurs édaphiques tels que le niveau de la nappe, la salinité du sol, le pH et le potentiel RedOx. L'inondation et la salinité des sols sont fortement corrélées aux variations mensuelles des précipitations. Les périodes sèches sont accompagnées de salinités élevées et d'une baisse du niveau de la nappe allant jusqu'à l'exondation

des sols dans toutes les stations. Les stress environnementaux liés à la saisonnalité entraînent une baisse de la production primaire. L'accroissement cambial mensuel des individus est fortement corrélé avec les précipitations et l'intensité du vent. Dans les stations de mangrove, la sécheresse édaphique régule la croissance des palétuviers. En forêt marécageuse, la part de la sécheresse atmosphérique semble plus importante pour expliquer la croissance de *P. officinalis*. Aussi, les sécheresses édaphique et atmosphérique doivent être prises en compte toutes deux pour modéliser efficacement la croissance des peuplements de FCI.

Lors de la saison sèche, le stress le plus important est le stress hydrique. Le stress hydrique est lié à la diminution de la teneur en eau du sol et à l'augmentation de la salinité, et entraîne des contraintes physiologiques sur les palétuviers (ajustements stomatiques, pertes de surface foliaire et de conductivité hydraulique). Le stress ionique, lié à la toxicité des ions Na^+ et Cl^- , permet aussi d'expliquer une partie de la contrainte sur l'assimilation en carbone. En saison sèche, l'aération des sols ne se traduit pas par une amélioration des performances de croissance chez toutes les espèces. Aussi, la croissance cambiale maximale de toutes les espèces de FCI est réalisée en saison des pluies lorsque la salinité est faible et les niveaux d'inondation élevés.

Les espèces n'ont pas toutes les mêmes capacités à retrouver un fonctionnement optimal après les épisodes secs. Dans toutes les stations, la croissance d'*A. germinans* a repris dès le retour des pluies, alors que, dans une station, les croissances de *L. racemosa* et *R. mangle* sont restées nulles pendant les trois premiers mois de la saison des pluies. Cette faible capacité à retrouver un niveau initial de croissance est corrélée à un impact plus fort de la saison sèche sur les traits physiologiques de ces deux espèces.

L'expérience en conditions contrôlées a montré que les patterns de variation de la salinité sont importants pour expliquer l'accroissement des plantules et leur résistance à la salinité. Une vitesse plus rapide d'augmentation de la salinité limite la croissance de toutes les espèces ; l'effet d'une chute ponctuelle de la salinité a mis en évidence le caractère plus ou moins opportuniste de ces espèces. Ces résultats semblent pouvoir être transposés au terrain dans la mesure où la croissance des arbres est en grande partie expliquée par les variations mensuelles des précipitations. Ces résultats suggèrent que les variations mensuelles de l'environnement peuvent avoir autant d'importance que les valeurs moyennes annuelles : la valeur des précipitations annuelles ne permet pas, à elle seule, de prédire efficacement la croissance des peuplements.

En conclusion, des différences de réponses aux conditions environnementales ont été mises en évidence entre les espèces. Une modification des patterns de variations environnementales dans le cadre du changement climatique pourrait entraîner un changement de la structure des peuplements et/ou de la répartition des faciès de végétation en FCI. Dans les peuplements futurs, la population de *R. mangle* devrait augmenter et celle de *L. racemosa* diminuer. Une augmentation de l'intensité et de la durée de la saison sèche devrait diminuer la résistance des espèces au stress hydrique et pourrait même limiter leur croissance en saison des pluies. Par ailleurs, les projections du changement climatique pour le XXI^e siècle anticipent une diminution des précipitations lors de la saison des pluies qui pourrait limiter la production primaire annuelle des peuplements et diminuer le stockage de carbone dans les FCI des Antilles.

Abstract

In tropical and subtropical regions, flooded coastal forests provide essential goods and services to local communities. In the Antilles, mangrove forests and the *Pterocarpus officinalis* swamp forest host tree species that are adapted to salinity, flooding and loose substrates. In areas where climatic seasonality is strong, dry seasons lead to strong fluctuations of soil salinity and water table level; that climate change is likely to make stronger again. For the Caribbean, climate models project drier dry seasons with a decrease of 20 to 50 % in annual rainfall amounts. However, resistance and acclimation ability of flooded coastal forest's species to strong environmental fluctuations still remain poorly studied.

This thesis aims two objectives. On the one hand, it aims to characterize the forest structure and monthly growth of vegetation structures representative of the Antillean flooded coastal forests and to highlight their determinants. In this respect, adult trees of the four dominant species of local flooded coastal forest (*Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Pterocarpus officinalis*, *Rhizophora mangle*), in five stations along a sea – land gradient were monitored on the Grande-Terre island (Guadeloupe). On the other hand, the effects of salinity variation patterns and salinity levels on growth performances and physiology of seedlings from the four same species were investigated through a greenhouse experiment.

This study shows that differences among average salinity and soil fertility explain the vegetation structure of flooded coastal forest. It also extends, in the literature, the range of salinity in which *P. officinalis* can stand at the tree stage.

In the Antilles where tidal range is small, climate seasonality leads to strong edaphic seasonal variations in water table level, soil salinity, pH and RedOx potential. Flooding and soil salinity are strongly correlated to monthly rainfall amounts: dry periods lead to high salinity and to a decrease in water table level under the soil surface. Seasonal environmental stresses lead to a decrease of primary production. Cambial growth was strongly correlated to monthly precipitation and average wind speed. In mangrove stations, edaphic drought determines primary production of mangrove trees, whereas, in swamp forest stations, atmospheric drought determines an important part of *P. officinalis*' primary production.

During the dry season, water stress is the more important environmental stress, both by the decrease in soil humidity and the increase in soil salinity, and leads to physiological strains (stomatal adjustment, loss of leaf area and hydraulic conductivity) for mangrove trees. Ionic toxicity of ions Na^+ and Cl^- also explains a part of the strain on carbon assimilation. During the dry season, re oxygenation of soils *via* low water table level does not lead to an increase of physiological traits. Thus, maximum cambial growth of all species is observed during the rainy season, when salinity is low and water table level is high.

Flooded coastal forest's species do not have the same ability to recover after a dry episode. In all the studied stations, *A. germinans*' cambial growth rises back as soon as the rainy season starts, when, for one station, cambial growth of *L. racemosa* and *R. mangle* stay null during the three first month of the rainy season. This low ability to recover after a dry episode is correlated to a stronger impact of the dry season on the physiological traits of these two species.

The greenhouse experiment shows that salinity variation patterns are to be taken into consideration for explaining seedlings' growth and salinity tolerance. A stronger salinity increase impacts the growth of all the studied species; a punctual drop of salinity highlights that flooded coastal forest's species differ in ability to take advantage of a low salinity episode. These results are coherent with field observations as cambial growth was fairly explained by monthly precipitation. These results suggest that monthly environmental variations can be as important as annual averages: for instance, annual rainfall amounts do not allow to predict precisely cambial growth.

In conclusion, responses of physiological traits and growth to environmental variations remain species specific. A change in sea level and environmental fluctuation patterns because of climate change is likely to impact vegetation structure along the sea land gradient in Caribbean flooded coastal forests. In the future, *R. mangle* population is expected to increase and dominate mangrove forests, while *L. racemosa* population is likely to decrease. Drier and longer dry season is likely to decrease water stress tolerance and may even impact growth during the beginning of the rainy season. Moreover, climate change projections in the Caribbean predict a decrease in precipitation during the rainy season that is very likely to decrease primary production and carbon storage in Caribbean flooded coastal forests.

Resumen

En las regiones tropicales y subtropicales, los bosques inundados costeros (BIC) realizan funciones ecológicas necesarias para los ecosistemas marinos costeros y las poblaciones humanas que viven cerca. En las Antillas, los manglares y los bosques de pantano con *Pterocarpus officinalis* se estructuran por especies forestales que han desarrollado adaptaciones especiales a la salinidad, las inundaciones y los sustratos blandos. En contextos climáticos con importantes variaciones estacionales, estaciones secas prolongadas conducen a grandes variaciones de salinidad y del nivel de agua. Se espera que el cambio climático aumente estas variaciones. Los modelos climáticos predicen, por la región del Caribe, una disminución de las precipitaciones y épocas secas del 20 al 50 % más secas. La cuestión de la capacidad de recuperación y de aclimatación de los árboles en los BIC a variaciones estacionales marcadas fue poco abordado en la literatura.

El objetivo de esta tesis era doble. Primero, para caracterizar la estructura y el crecimiento de tipos de vegetación representativos de los BIC del Caribe y destacar sus determinantes. Por eso, los árboles adultos de las especies dominantes de los BIC (*Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Pterocarpus officinalis*, *Rhizophora mangle*) en cinco facies de vegetación en el gradiente tierra-mar fueron seguidos en la isla de Grande-Terre (Guadalupe). Por otro lado, los efectos de las variaciones extremas de solución salina en el crecimiento y en la ecofisiología de estas cuatro especies fueron evaluados como plántula por un experimento bajo condiciones controladas.

A través de este estudio, se demostró que las diferencias en la salinidad y la fertilidad entre las estaciones pueden explicar la composición y la estructura de los tipos de vegetación de los BIC. Este estudio también mostró que *P. officinalis* puede mantenerse en una gama de salinidad más amplia que la indicada en la literatura.

En el contexto del Caribe, donde la amplitud de las mareas es pequeña, el clima estacional causa variaciones estacionales en un conjunto de descriptores, como el nivel de agua, la salinidad del suelo, el pH y el potencial redox. Las inundaciones y la salinidad están fuertemente correlacionados con los cambios mensuales en las precipitaciones. Los períodos secos se acompañan de altas salinidades y exposición del suelo en todas las estaciones. El estrés ambiental relacionado con los

periodos secos reduce la producción primaria. El aumento del diámetro está altamente correlacionado con las precipitaciones y la intensidad del viento. En las estaciones de manglar, la sequía edáfica regula el crecimiento de los manglares. En el bosque de pantano, la sequía atmosférica parece más importante para explicar el crecimiento de *P. officinalis*. Además, las sequías edáficas y atmosféricas deben considerarse tanto para modelar eficazmente el crecimiento de los árboles de los BIC.

Durante la estación seca, el estrés más importante es el estrés hídrico. El estrés hídrico está relacionado con la disminución del contenido de agua en el suelo y el aumento de la salinidad, este estrés causa un estrés fisiológico en los manglares (ajustes de los estomas, pérdida de área foliar y de conductividad hidráulica). Un estrés iónico, ligado a la toxicidad de Na^+ y los iones Cl^- , también puede explicar algo de la asimilación de carbono. En la estación seca, la aireación del suelo no se traduce en un crecimiento más importante en todas las especies. Además, el crecimiento cambial máximo de todas las especies de los BIC se lleva a cabo durante la estación de lluvias, cuando la salinidad es baja y los niveles de inundación altos.

Las especies no tienen todas la misma capacidad de encontrar un funcionamiento óptimo después de la estación seca. En todas las estaciones, el crecimiento de *A. germinans* ha reanudado pronto después de las lluvias, mientras que en una estación, el crecimiento de *L. racemosa* y de *R. mangle* permaneció cero durante los tres primeros meses de la estación de lluvias. Esta baja capacidad de renovación del nivel inicial de crecimiento se correlaciona con un mayor impacto de la estación seca sobre las características fisiológicas de estas dos especies.

El experimento bajo condiciones controladas ha demostrado que los patrones de variación de la salinidad son importantes para explicar el crecimiento de las plántulas y su resistencia a la salinidad. Una tasa más rápida de aumento de la salinidad limita el crecimiento de cualquier especie; el efecto de una reducción puntual de la salinidad mostró que las especies están más o menos oportunistas. Estos resultados parecen igualmente válidos en el campo en la medida en que el crecimiento del árbol se explica principalmente por los cambios mensuales en las precipitaciones. Estos resultados sugieren que los cambios mensuales del medio ambiente pueden ser tan importantes como los valores medios anuales: el valor de las precipitaciones anuales no permite, por sí sola, predecir con eficacia el crecimiento de los árboles.

En conclusión, se encontraron diferencias en las respuestas a las condiciones ambientales entre las especies. Un cambio en los patrones de variación ambiental en el contexto del cambio climático pudiera dar lugar a un cambio de la estructura forestal y / o distribución de los tipos de vegetación de los BIC. En el futuro, se espera que la población de *R. mangle* aumente y la de *L. racemosa* disminuya . Se espera un aumento en la intensidad y en la duración de la estación seca, que deberían disminuir la resistencia de las especies al estrés hídrico y podría limitar su crecimiento durante la estación lluviosa. Además, las proyecciones de cambio climático para el siglo XXI prevén una disminución de las precipitaciones durante la estación de lluvias, lo que podría limitar la producción primaria anual y reducir el almacenamiento de carbono en los BIC del Caribe.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
Chapitre I : OBJETS D’ETUDE, CONTEXTE BIOGEOGRAPHIQUE, PROBLEMATIQUE SCIENTIFIQUE	
1 LES FORETS COTIERES INONDABLES	6
1.1 Définitions	6
1.2 Biogéographie des forêts côtières inondables	8
1.3 Services et produits des forêts côtières inondables	12
1.4 Déforestation et restauration des forêts côtières inondables	16
2 CONTEXTE REGIONAL : LE CLIMAT ET LES ESPECES DES FORETS COTIERES INONDABLES DES ANTILLES	18
2.1 Environnement climatique	19
2.2 La végétation et les sols des forêts côtières inondables des Antilles	26
3 STRESS ENVIRONNEMENTAUX, CONTRAINTES PHYSIOLOGIQUES ET ADAPTATIONS DES ESPECES DE FORETS COTIERES INONDABLES	36
3.1 Définitions	36
3.2 Inondation et hypoxie des sols	39
3.3 Salinité	40
3.4 Carences en nutriments	46
3.5 Forts rayonnements	46
3.6 Stress combinés	47
3.7 Menaces du changement climatique pour les forêts côtières inondables	47
4 PROBLEMATIQUE - INFLUENCE DES FLUCTUATIONS SAISONNIERES DU CLIMAT SUR L’ENVIRONNEMENT EDAPHIQUE ET LE FONCTIONNEMENT DES ARBRES DE FORETS COTIERES INONDABLES	51
5 MAIN OBJECTIVES	53

Chapitre II : CONTEXTE EDOCLIMATIQUE DE L'ETUDE, SAISONNALITE CLIMATIQUE ET DIVERSITE DES CONDITIONS EDAPHIQUES EN FORET COTIERE INONDABLE

1	INTRODUCTION.....	57
2	MATERIEL & METHODES	58
2.1	Dispositif d'étude, stations.....	58
2.2	Saisonnalité climatique et variations du niveau de la mer.....	60
2.3	Topographie du secteur d'étude	60
2.4	Profil textural et composition des sols.....	61
2.5	Suivi des descripteurs édaphiques.....	62
2.6	Mise en relation des descripteurs édaphiques et climatiques.....	63
2.7	Mesures de la composition isotopique de l'eau du sol.....	63
3	RESULTATS & DISCUSSION	66
3.1	Saisonnalité climatique	66
3.2	Topographie et sols du secteur d'étude	73
3.3	Suivi mensuel des descripteurs de l'environnement édaphique	78
3.4	Relation entre les descripteurs climatiques et édaphiques.....	92
3.5	Variations du niveau de la nappe et de la salinité de surface du sol.....	97
3.6	Variations dans l'espace et le temps de l'approvisionnement en eau et de l'évaporation en forêt côtière inondable – apport des isotopes stables de l'eau	103
3.7	Propositions de mécanisme d'évolution de la salinité et de la hauteur de nappe en forêt côtière inondable.....	107
4	RESUME DU CHAPITRE II.....	114
5	SUMMARY OF CHAPTER II :	116

Chapitre III : STRUCTURE ET PRODUCTION SAISONNIERE DES FORETS COTIERES INONDABLES

1	INTRODUCTION.....	119
2	MATERIEL ET METHODES.....	120
2.1	Site d'étude	120
2.2	Structure de la végétation	120
2.3	Accroissement cambial.....	123
2.4	Méthode de calcul de la biomasse	125
2.5	Production de litière.....	125
2.6	Dynamique de la population des plantules	125
2.7	Analyse des données.....	126
3	RESULTATS	132
3.1	Structure de la végétation de forêt côtière inondable	132
3.2	Production primaire : accroissement cambial et production de litière.....	138
3.3	Dynamique des populations de plantules	162
4	DISCUSSION	166
4.1	Variation spatiale de la structure de la végétation dans les forêts côtières inondables	166
4.2	Variation spatiale de la production primaire	170
4.3	Variations saisonnières de la productivité en forêt côtière inondable.....	177
4.4	Dynamique de la végétation dans les stations étudiées	184
5	CONCLUSION DU CHAPITRE III.....	188
6	SUMMARY OF CHAPTER III	190

Chapitre IV : EFFETS DE LA SAISONNALITE SUR LES PERFORMANCES ECOPHYSIOLOGIQUES DES ESPECES DE FORETS COTIERES INONDABLES

1	INTRODUCTION.....	195
2	MATERIEL ET METHODES.....	198
2.1	Caractérisation des saisons	198
2.2	Sélection et mesures sur les arbres	198
2.3	Anatomie du bois et conductivité hydraulique.....	200
2.4	Méthodes spécifiques à l'étude des stations de forêt marécageuse	202
2.5	Analyse des données des stations de mangrove plurispécifiques	203
2.6	Caractérisation des effets fixes (saison, station, espèce) sur les traits physiologiques pour l'analyse des stations de mangrove et de forêt marécageuse.....	204
3	LES ECHANGES GAZEUX FOLIAIRES EXPLIQUENT LES VARIATIONS SAISONNIERES D'ACCROISSEMENT EN MANGROVE	205
3.1	Résultats.....	205
3.2	Discussion.....	221
4	MAINTIEN DU STATUT HYDRIQUE PENDANT LA SAISON SECHE, MAIS BAISSSE DES ECHANGES GAZEUX FOLIAIRE DE <i>P. OFFICINALIS</i> DANS LES DEUX STATIONS DE FORET MARECAGEUSE	229
4.1	Résultats.....	229
4.2	Discussion.....	233
5	CONCLUSION DU CHAPITRE IV.....	236
6	SUMMARY OF CHAPTER IV.....	238

Chapitre V : EFFET DE VARIATIONS DE LA SALINITE SUR LA CROISSANCE ET L'ECOPHYSIOLOGIE DES ESPECES DE FORET COTIERE INONDABLE AU STADE PLANTULE

INTRODUCTION.....	241
INCREASING FLUCTUATIONS OF SOIL SALINITY AFFECT SEEDLING GROWTH PERFORMANCES AND PHYSIOLOGY IN THREE NEOTROPICAL MANGROVE SPECIES	244
Abstract.....	245
Résumé.....	246
Introduction	247
Materials and methods	248
Results	252
Discussion	262
Acknowledgements.....	267
References.....	267
IMPACT PATTERNS OF SOIL SALINITY VARIATIONS ON THE SURVIVAL RATE, GROWTH PERFORMANCES AND PHYSIOLOGY OF <i>PTEROCARPUS OFFICINALIS</i> SEEDLINGS.....	271
Abstract.....	272
Résumé.....	273
Introduction	274
Material and methods	275
Results	279
Discussion	285

Conclusion.....	289
Acknowledgments.....	290
References.....	290
CONCLUSION DU CHAPITRE V.....	294
SUMMARY OF CHAPTER V.....	296
SYNTHESE ET PERSPECTIVES.....	299
SYNTHESE	301
PERSPECTIVES	305
Modéliser les forêts côtières inondables de demain.....	305
Réaliser un bilan carbone des forêts côtières inondables	307
Caractériser la plasticité de la vulnérabilité hydraulique et les stratégies d’approvisionnement en eau des plantes	307
Tester l’impact de la sécheresse atmosphérique.....	308
Vérifier sur le terrain les effets des variations saisonnières de l’environnement sur les performances des jeunes stades de développement.....	309
REFERENCES.....	301
ANNEXES	

Liste des figures

Figure 1. Carte des répartitions des mangroves dans le monde, tirée et modifiée de Spalding et al. (2010).	8
Figure 2. Diversité des géomorphologies dans lesquelles se trouvent les mangroves.	9
Figure 3. Carte de situation des Antilles	18
Figure 4. Mouvements saisonniers de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC).	20
Figure 5. Précipitations moyennes mensuelles (station météorologique du Raizet, Guadeloupe, altitude 11 m) depuis 1951 (Météo-France).	22
Figure 6. Variabilité inter annuelles des précipitations. Ecart annuel aux précipitations moyennes (1730 mm) calculées entre 1951 et 2012 (Météo France).	22
Figure 7. Carte de la variabilité spatiale des précipitations (mm) en Guadeloupe.	23
Figure 8. Schéma des grands types de peuplement de forêt côtière inondable en fonction du gradient mer-terre, de la texture majoritaire du sol et des variations spatiales de la salinité (d'après Imbert et al., 1988).	29
Figure 9. Photographies d'ensemble et de détails de <i>R. mangle</i> . A : peuplement monospécifique de <i>R. mangle</i> en bordure de chenal, B : racines échasses de <i>R. mangle</i> dans un peuplement de mangrove haute, C : feuilles, D : fleur, E : fruit.	31
Figure 10. Photographies d'ensemble et de détail d' <i>A. germinans</i> . A : individus d' <i>A. germinans</i> dominants des <i>R. mangle</i> arbustifs, B : fleur d' <i>A. germinans</i> , C : feuille, D : racines aériennes, E : pneumatophores, F : plantule.	32
Figure 11. Photographies d'ensemble et de détails et dessin de <i>L. racemosa</i> . A : peuplement de <i>L. racemosa</i> en mélange avec <i>R. mangle</i> , B : feuille, C : inflorescence, D : fruits, E : détail de l'écorce, F : pneumatophores.	33
Figure 12. Photographies d'ensemble et de détails de <i>P. officinalis</i> . A : peuplement monospécifique de <i>P. officinalis</i> adultes dont le sol est tapissé de plantules, B : semis groupé de plantules de <i>P. officinalis</i> , C : contreforts, D : feuille composée, E : fleurs, F : graine.	35
Figure 13. Variation théorique de performances de croissance en fonction de l'intensité d'un stress pour une espèce.	37
Figure 14. Représentation théorique des différentes réponses des performances de croissance d'une espèce ou d'un individu à un stress prolongé (A), ou à un stress ponctuel (B).	38
Figure 15. Positionnement des stations selon la structure de la végétation et les gradients de salinité.	58
Figure 16. Localisation des stations d'étude sur la carte de la Guadeloupe.	59
Figure 17. Température moyenne mensuelle de l'air et rayonnement global mensuel de janvier 2011 à décembre 2012.	66
Figure 18. Durée d'ensoleillement mensuelle de janvier 2011 à décembre 2012.	67
Figure 19. Moyennes mensuelles de pression atmosphérique et d'humidité relative de l'air de 2011 à 2012.	68

Figure 20. Précipitations moyennes mensuelles (1951-2012) et précipitations mensuelles sur la période de suivi.	69
Figure 21. Evolution horaire du niveau de la mer à Pointe à Pitre au cours d'une journée type.	70
Figure 22. Niveau de la mer moyen mensuel au marégraphe de Pointe à Pitre.	71
Figure 23. Relation entre le niveau moyen de la mer et les pressions atmosphériques entre les mois de novembre 2010 et de mai 2011.	71
Figure 24. Evolutions de différentes variables liées aux précipitations (annuelles, du premier semestre (1 ^{er} S), du second semestre (2 nd S) et nombre de mois par an avec moins de 100 mm).	72
Figure 25. Profil textural des sols des stations de la surface jusqu'à 1 m de profondeur.	74
Figure 26. Schéma synthèse de la localisation des stations d'étude sur le gradient mer – terre.	76
Figure 27. Variations du niveau d'inondation par rapport à la surface du sol, de la température et de la salinité dans la nappe à 60 cm de profondeur pour les cinq stations.	78
Figure 28. Evolution des pH et des potentiels RedOx à 5 et 60 cm de profondeur dans les stations d'étude de janvier 2011 à octobre 2012.	83
Figure 29. Evolution de la salinité du sol et de la teneur en eau et à 5 et 60 cm de profondeur de janvier 2011 à octobre 2012.	86
Figure 30. Dendrogramme effectué sur la matrice des probabilités associées aux tests de Mantel.	88
Figure 31. Relations entre les différents descripteurs édaphiques de la nappe, du sol en surface et en profondeur.	91
Figure 32. Evolution des coefficients de corrélation entre niveau de nappe et somme des précipitations en fonction de la largeur de la fenêtre climatique (jours) précédant les mesures de niveau de nappe.	93
Figure 33. Schéma des interactions entre descripteurs climatiques et descripteurs édaphiques de surface du sol.	96
Figure 34. Proportion de variance de la hauteur de nappe et de la salinité de surface expliquée par les effets « station » et « période de mesure ».	97
Figure 36. Proportions de variance du niveau de nappe et de la salinité de surface du sol expliquées par les précipitations et le niveau de la mer dans chacune des stations.	100
Figure 37. Positionnement des prélèvements d'eau dans les stations en octobre (A et B, à gauche) et en mai (C et D, à droite) 2012, sur les plans $\delta^{18}O$ x salinité (A et C, en haut) et $\delta^{18}O$ x δ^2H (B et D, en bas).	104
Figure 38. Proportion de l'approvisionnement en eau des stations issue de l'eau de mer ou de l'eau de pluie.	105
Figure 39. Schéma des relations saisonnières entre niveau de la mer, précipitations, hauteur de nappe et salinité de surface dans les stations de mangrove.	109
Figure 40. Schéma des relations saisonnières entre niveau de la mer, précipitations, hauteur de nappe et salinité de surface dans les stations de forêt marécageuse.	111

Figure 41. Schéma du dispositif d'inventaire et de suivi de la production primaire. Exemple pour la station MAO.	122
Figure 42. Localisation dans le temps des 18 suivis de croissance en diamètre (flèches simples).	124
Figure 43. Log ₁₀ de la densité de tiges vivantes (valeurs positives, en noir) et mortes (valeurs négatives, en gris) en fonction des classes de diamètres (dbh >3) dans chaque station.	134
Figure 44. Relation entre le rayonnement transmis à 1,5 m au sol et la surface terrière mesurée sur chaque station.	135
Figure 45. Log ₁₀ de la densité de tiges vivantes et mortes en fonction des classes de diamètres (dbh >3 cm) pour chaque espèce dans les stations de mangrove mixte.	138
Figure 46. Proportion de la variance de l'accroissement cambial expliquée par les effets fixes (station, espèce, session), par les variables climatiques retenue dans le modèle BIC et par la variance résiduelle.	140
Figure 48. Boxplots des accroissements mensuels en diamètre (mm mois ⁻¹) pour chaque espèce dans les stations de mangrove plurispécifiques.	141
Figure 49. Boxplots des accroissements mensuels en diamètre (mm mois ⁻¹) pour chaque espèce dans les cinq stations.	142
Figure 50. Accroissement mensuel moyen du diamètre des troncs pour chaque espèce dans les cinq stations.	143
Figure 51. Proportions de la variance de l'accroissement cambial expliquées par l'effet de l'individu, l'effet de la session de mesure lié ou non aux variables environnementales et variance résiduelle pour chaque station - espèce.	144
Figure 52. Proportion de la variance d'accroissement cambial expliquée par les variables environnementales mesurées pour chaque station-espèce.	145
Figure 53. Proportion de la variance de la production de litière expliquée par les effets station, espèce, session de récolte et variance résiduelle.	149
Figure 54. Production de litière totale par unité de surface pour chaque station.	150
Figure 55. Production de litière de feuilles (kg ha ⁻¹ jour ⁻¹) par site pour chaque espèce.	151
Figure 56. Productivité de litière de feuilles (kg t ⁻¹ mois ⁻¹) par espèce dans les deux stations de mangrove plurispécifique.	152
Figure 57. Production de litière de feuille par station mesurée mensuellement pendant de février 2011 à février 2012) pour les quatre espèces.	153
Figure 58. Partition de la variance de la production de litière.	154
Figure 59. Proportion de la variance de production de litière expliquée par les effets des différentes variables environnementales mesurées pour chaque station-espèce.	155
Figure 60. Productivité de litière d'organes reproducteurs en (kg t ⁻¹ mois ⁻¹) pour chaque espèce dans les cinq stations d'étude.	158

Figure 61. Evolution de l'allocation des ressources entre la croissance en diamètre, la production de litière de feuilles et d'organes reproducteurs.....	160
Figure 62. Variation de la densité moyenne de plantule (échelle en \log_{10}) de chaque espèce sur les cinq stations tout au long de l'étude.....	162
Figure 63. Densité du recrutement de plantules pour chaque espèce dans les différentes stations.	163
Figure 64. Taux de survie des plantules recrutées en décembre 2011 pour chaque espèce dans les différentes stations.....	164
Figure 65. Variations saisonnières mensuelles des précipitations (histogramme) et bilan hydrique (cercles).	198
Figure 66. Exemples de photographies à la loupe binoculaire de coupes transversales des carottes de bois pour l'étude de l'anatomie du xylème des quatre espèces étudiées.....	201
Figure 69. Partition de la variance de chaque trait foliaire selon les effets liés aux stations, aux espèces, aux individus, aux saisons.....	210
Figure 71. Différence entre la saison des pluies et la saison sèche en assimilation (A), teneur en chlorophylle (B), SLA (C), potentiel hydrique minimum (D), conductance stomatique (E) et efficacité d'utilisation de l'eau (F) entre la saison des pluies et la saison sèche pour chaque station – espèce.	212
Figure 72. Différences d'anatomie du xylème et de conductivité hydraulique entre les stations-espèces.....	218
Figure 73. Relation entre accroissement en diamètre et assimilation. En saison des pluies (PS) et en saison sèche (SS), pour TAS, MAO et MAS.	219
Figure 74. Différences d'anatomie des xylèmes et de conductivité hydraulique entre les A. germinans des différentes stations.....	220
Figure 75. Photographie d'individus de <i>L. racemosa</i> entre la campagne de mesure en saison sèche et 8 mois après lors de la saison des pluies 2012.	224
Figure 76. Différences de traits entre la saison sèche et la saison des pluies.....	231
Figure 77. Différences d'anatomie des xylèmes et de conductivité hydraulique entre les stations.	232
Figure 78. Composition isotopique de la sève et des sources de prélèvement d'eau potentielle dans les deux stations de forêt marécageuse, les 17 et 26 octobre 2012.....	233
Figure 79. Distribution actuelle des espèces de mangrove dans le sud de la Floride et de leurs migrations prédites selon trois scénarii de l'IPCC (1996).	306
Figure 81. Test d'échanges gazeux foliaires sur des branches excisées. Assimilation _t est l'assimilation au temps t rapportée à l'assimilation à t ₀	xx
Figure 82. Cinétique journalière de l'assimilation pour les 4 espèces de forêt côtière inondable des Antilles.....	xxi

Liste des Tables

Table 1. Principales caractéristiques climatiques des îles des Antilles. Températures maximales (T_{\max}) et minimales (T_{\min}) journalières, précipitations annuelles (mm) et nombre de jours de pluie par an (n.c. données non communiquées)	19
Table 2. Coordonnées géographiques des stations étudiées.....	59
Table 3. Descripteurs (pente, r , F , p value) de la relation entre le temps (années) et différentes variables liées aux précipitations.....	73
Table 4. Caractérisation des stations. Distance à la mer, altitudes relatives et intervalle de variation de la microtopographie (I_{var}).	73
Table 5. Caractéristiques édaphiques des stations d'étude. Densité apparente et composition chimique de la surface du sol (min : max, $n = 3$).	77
Table 6. Paramètres des tests de pente (Fisher) de l'évolution de la salinité en fonction du temps dans les différentes stations.....	81
Table 7. Salinité du sol à 5 et 60 cm de profondeur dans les cinq stations.	85
Table 8. Matrice des probabilités associées aux tests de Mantel entre les stations. Ces tests reposent sur la comparaison des matrices de corrélations des descripteurs édaphiques pour chaque station. Les valeurs inférieures à 0,05 (en gras) indiquent qu'un lien fort existe entre les matrices de corrélation des descripteurs édaphiques des stations.....	87
Table 9. Matrice des corrélations (r de Spearman) entre descripteurs édaphiques dans les différents groupes de stations. Le sens de corrélation est indiqué par les couleurs des cases (vert : corrélation positive, rouge : corrélation négative) et l'intensité de la couleur donne le niveau de corrélation. Les r de Spearman supérieur à 0,4 sont considérés comme décrivant une corrélation significative entre les deux descripteurs.....	90
Table 10. Surface unitaire des placettes d'inventaire dans les différentes stations pour les deux stades de développement. Dans chaque station l'inventaire a été conduit sur 6 placettes.	123
Table 11. Equations allométriques d'estimation de la biomasse à partir du diamètre pour les espèces étudiées.....	125
Table 12. Caractéristiques de la structure des peuplements dans les cinq stations d'étude. Valeur moyenne \pm erreur standard. Pour un même variable, les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les stations. Les proportions d'arbres morts sont exprimées en pourcentage d'effectif (#) et de surface terrière (G).....	132
Table 13. Participation des différentes espèces à la structure des peuplements des cinq stations d'étude. Valeur moyenne \pm erreur standard. Pour un même variable, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre deux espèces. La contribution de chaque espèce est exprimée en pourcentage d'effectif (#) et de surface terrière (G). Pour chaque espèce, les proportions d'arbres morts sont exprimés en pourcentage de l'effectif (#) et de la surface terrière (G).	136
Table 14. Paramètres des modèles m_0 et m_{BIC} pour l'ensemble des stations et espèces. Df donne le degré de liberté, Pente + ou - indique le sens de la relation entre les variables explicatives retenue par le modèle BIC et l'accroissement, F donne le paramètre de Fisher et p sa significativité. ...	140

Table 15. Paramètres des modèles m_{BIC} pour chaque station espèce. Seules les variables sélectionnées par la procédure glmulti sont renseignées. Df donne le degré de liberté, Pente + ou – indique le sens de la relation entre les variables explicatives et l'accroissement (Table sur deux pages). Le nombre d'étoiles donne le degré de significativité, l'absence d'étoile signifie que la relation n'est pas significative.....	147
Table 16. Paramètres des modèles m_0 et m_{BIC} pour l'ensemble des stations et espèces. Df donne le degré de liberté, F le paramètre de Fisher, p sa significativité et BIC l'indice de critère Bayésien du modèle.....	149
Table 17. Paramètres des modèles m_{BIC} pour chaque station espèce. Pente + ou – indique le sens de la relation entre les variables explicatives et la production de litière. Le nombre d'étoiles donne la significativité, son absence d'étoile signifie que la relation n'est pas significative.	156
Table 18. Paramètres des relations entre accroissement cambial et production de litière pour l'ensemble des stations – espèces (Tt sp station) puis pour chaque station – espèce.....	159
Table 19. Analyse de la covariance des effets des stations, espèces et de la production de litière sur l'accroissement cambial à l'échelle de l'ensemble des forêts côtières inondables.	160
Table 20. Densité de la production de plantules, mortalité avant le recrutement et mortalité des plantules pour chaque espèce - station. nd : donnée non disponible.....	165
Table 21. Données de structure des peuplements de mangrove et de forêt marécageuse à <i>P. officinalis</i> dans les Néotropiques issues de la littérature et de cette étude.....	169
Table 22. Comparaison de l'accroissement cambial des peuplements étudiés avec celui des autres formations de mangrove et de forêts marécageuses du Bassin caraïbes et du Golf du Mexique.	171
Table 23. Comparaison de la production de litière mesurée dans les stations de cette étude avec celle d'autres formations de mangrove et de forêts marécageuses de la Caraïbe et du Golf du Mexique.....	176
Table 24. Relations entre l'indice chlorophyllien et la teneur en chlorophylle pour chaque espèce	200
Table 25. Résultats des inventaires forestiers pour la caractérisation de MAO et MAS. Moyenne \pm erreur type. Les valeurs avec la même lettre ne sont pas significativement différentes (Mann & Whitney).....	205
Table 26. Précipitations cumulées des quatre derniers mois précédents les campagnes, et moyennes des paramètres météorologiques sur la période de la campagne de mesure pendant la saison des pluies (SP) et la saison sèche (SS). Les différences saisonnières de chaque paramètre météorologique ont été testées avec un test de Mann-Whitney, p donne la significativité de la différence entre saison. PAR : Rayonnement photosynthétique actif.....	206
Table 27. Paramètres du sol pendant les campagnes au moment de la saison des pluies (SP) et de la saison sèche (SS) dans les deux stations (MAO, MAS).....	206
Table 28. Accroissement, échange gazeux, teneur en chlorophylle et état hydrique des palétuviers mesurés pendant la saison des pluies (SP) et la saison sèche (SS). Les lettres différentes pour un trait indiquent des différences significatives (Mann & Whitney, $p < 0,05$, $n=10$ pour l'accroissement en diamètre, $n=5$ pour les autres traits).	207

Table 29. Paramètres des modèles à effets fixes pour chaque trait physiologique. <i>df</i> : degré de liberté, <i>F</i> , <i>p.value</i> et <i>r</i> ² . Les symboles donnent le niveau de significativité.....	209
Table 30. Résultats des tests de Kruskal-Wallis pour déterminer l'effet de la saison sur les traits physiologiques et les effets des interactions entre les saisons, les stations et les espèces. Les symboles donnent le niveau de significativité.....	211
Table 31. Résultats des tests de Kruskal-Wallis pour déterminer l'effet espèce sur les différents traits physiologiques en saison des pluies et en saison sèche. Les symboles donnent les niveaux de significativité de la <i>p</i> value (<i>p</i> > 0,05 : ns. ; 0,05 > <i>p</i> > 0,01 : * ; 0,01 > <i>p</i> > 0,001 : ** ; 0,001 > <i>p</i> : ***).	214
Table 32. Effet des stations en saison des pluies pour chaque trait physiologique. Résultats des tests de Mann & Whitney (toutes espèces confondues) et de Kruskal-Wallis (pour chaque station-espèce). Les symboles donnent le niveau de significativité.....	216
Table 33. Effet des stations en saison sèche pour chaque trait physiologique. Résultats des tests de Mann & Whitney (toutes espèces confondues) et de Kruskal-Wallis (pour chaque station-espèce). Les symboles donnent le niveau de significativité.....	216
Table 34. Valeurs moyennes des traits physiologiques mesurés chez <i>A. germinans</i> pendant la saison des pluies et la saison sèche dans TAS. Les valeurs mesurées dans MAO et MAS sont rappelées. Les valeurs moyennes de station-espèce-saison avec la même lettre ne sont pas significativement différentes (tests de Mann Whitney, <i>p</i> <0,05, <i>n</i> =5).....	219
Table 35. Paramètres du sol pendant la saison des pluies (RS) et la saison sèche (DS) au moment des deux campagnes de mesures des traits physiologiques dans les deux stations d'étude de forêt marécageuse.	229
Table 36. Valeurs moyennes des traits physiologiques mesurés de <i>P. officinalis</i> pendant la saison des pluies et la saison sèche dans les deux stations d'étude (FMO et FMS). Les valeurs moyennes de station-espèce-saison avec la même lettre ne sont pas significativement différentes (tests de Mann Whiney, <i>p</i> < 0,05, <i>n</i> = 10 pour l'accroissement en diamètre et 5 pour les autres traits)....	230
Table 37. Matrice des corrélations (<i>r</i>) entre les variables édaphiques mesurés dans MAS. <i>SC</i> : somme des carrés des coefficients de corrélation par variable	iv
Table 38. Matrice des corrélations (<i>r</i>) entre les variables édaphiques mesurés dans MAO. <i>SC</i> : somme des carrés des coefficients de corrélation par variable	v
Table 39. Matrice des corrélations (<i>r</i>) entre les variables édaphiques mesurés dans TAS. <i>SC</i> : somme des carrés des coefficients de corrélation par variable	vii
Table 40. Matrice des corrélations (<i>r</i>) entre les variables édaphiques mesurés dans FMS. <i>SC</i> : somme des carrés des coefficients de corrélation par variable	viii
Table 41. Matrice des corrélations (<i>r</i>) entre les variables édaphiques mesurés dans FMO. <i>SC</i> : somme des carrés des coefficients de corrélation par variable	ix
Table 42. Coefficient de corrélation entre variables édaphiques et variables climatiques dans la station MAS. Les coefficients de corrélation en gras correspondent à des pentes significatives. Les symboles précisent le niveau de la <i>p</i> .value (* : 0,01< <i>p</i> <0,05 ; ** : 0,001< <i>p</i> <0,01 ; *** : <i>p</i> <0,001).	xiii

Table 43. Coefficient de corrélation entre variables édaphiques et variables climatiques dans la station MAO. Les coefficients de corrélation en gras correspondent à des pentes significatives. Les symboles précisent le niveau de la p.value (* : $0,01 < p < 0,05$; ** : $0,001 < p < 0,01$; *** : $p < 0,001$). xiii

Table 44. Coefficient de corrélation entre variables édaphiques et variables climatiques dans la station TAS. Les coefficients de corrélation en gras correspondent à des pentes significatives. Les symboles précisent le niveau de la p.value (* : $0,01 < p < 0,05$; ** : $0,001 < p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).xiv

Table 45. Coefficient de corrélation entre variables édaphiques et variables climatiques dans la station FMS. Les coefficients de corrélation en gras correspondent à des pentes significatives. Les symboles précisent le niveau de la p.value (* : $0,01 < p < 0,05$; ** : $0,001 < p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).xiv

Table 46. Coefficient de corrélation entre variables édaphiques et variables climatiques dans la station FMO. Les coefficients de corrélation en gras correspondent à des pentes significatives. Les symboles précisent le niveau de la p.value (* : $0,01 < p < 0,05$; ** : $0,001 < p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).xv

Table 47. Table d'analyse de la variance de la hauteur de nappe (hnap) et de la salinité du sol (sal5sol) en fonction des effets station et période de mesure.xvi

Table 48. Table d'analyse de la covariance de la hauteur de nappe (hnap) et de la salinité de surface du sol (sal5sol) en fonction des précipitations (pluie) et du niveau marin (h mer) dans chacune des stations. La colonne Estimate donne le signe des relations entre la variable et les facteurs explicatifs. xvii

Table 49. Coefficient de corrélation de Spearman entre l'accroissement en diamètre et les différentes variables environnementales pour chaque espèce, station et station-espèce. Les coefficients en gras indiquent des relations significatives (test de pente de Fisher, $p < 0,05$)... xviii

Table 50. Coefficient de corrélation de Spearman entre la production de litière et les différentes variables environnementales pour chaque espèce, station et station-espèce. Les coefficients en gras indiquent des relations significatives (test de pente de Fisher, $p < 0,05$).....xix

INTRODUCTION

Les forêts côtières inondables

Dans les régions tropicales et subtropicales, les mangroves et les forêts marécageuses implantées le long du littoral constituent les principaux types de forêts côtières inondables (Lugo et al., 1989; Spalding et al., 2010). Ces écosystèmes forestiers sont composés d'espèces ligneuses ayant toutes développées des adaptations particulières à l'inondation et aux substrats meubles sur lesquels elles reposent (Tomlinson, 1986). La mangrove se caractérise par la salinité parfois élevée de ses sols (>20 g l⁻¹) liée à sa connexion hydrologique avec le milieu marin. Les forêts marécageuses côtières sont principalement alimentées par de l'eau douce, mais elles peuvent être influencées par des intrusions d'eau saline, principalement dans les secteurs où elles sont en contact avec la mangrove (Alvarez-Lopez, 1990). Les forêts côtières inondables se répartissent le long de 25 % des côtes tropicales et couvrent plus de 15 millions d'hectares (Spalding et al., 2010). Elles assurent plusieurs services écosystémiques vis-à-vis des écosystèmes marins côtiers situés en aval et des populations humaines vivant à proximité (Walters et al., 2008). Elles participent au stockage du carbone atmosphérique dans les sols tourbeux (Alongi, 2012) et leur forte production primaire contribue à alimenter les réseaux trophiques littoraux ; elles assurent la qualité des eaux côtières en limitant l'apport sédimentaire des eaux de ruissellement (Koshiha et al., 2013); elles protègent le trait de côte de l'érosion par la houle (Kathiresan and Rajendran, 2005), permettent le développement d'activités économiques (pêcheries (Mumby et al., 2004), tourisme (Desvergne, 2008)) et fournissent du bois ainsi que des produits forestiers non ligneux (Walters et al., 2008; Migeot, 2010).

Etat des connaissances scientifiques

La mangrove a très tôt intrigué les hommes qui ont, dès l'Antiquité, commencé à décrire ses particularités, pour, peu à peu, l'étudier et tenter de mieux comprendre son originalité. L'intérêt scientifique pour les forêts marécageuses côtières de zone tropicale a été plus tardif (seconde moitié du XX^e siècle) et la littérature scientifique spécifique à cet écosystème est également moindre¹. En ce qui concerne la mangrove, la plus ancienne mention écrite date des chroniques de Nearchus (325 av. J-C.), cité par Bowman (1917). Le travail d'inventaire et de description des

¹ On compte aujourd'hui 23 fois moins d'articles scientifiques sur les forêts marécageuses tropicales que sur les mangroves. Résultats de recherche du nombre d'articles scientifiques pour « mangrove » (8827) et « tropical swamp forest » (384) sur Scopos en Octobre 2013.

espèces de forêt côtière inondable s'est achevé dans la seconde moitié du XX^e siècle (Macnae, 1969; Tomlinson, 1986). Au cours du XX^e siècle, les recherches sur les forêts côtières inondables ont permis de dresser des typologies selon les gradients environnementaux (Beschel and Webber, 1962), le régime hydrologique (Lugo and Snedaker, 1974) et la géomorphologie côtière (Thom, 1984).

En caractérisant les types de forêts côtières inondables, les scientifiques ont rapidement compris l'existence d'un lien fort entre caractéristiques édaphiques et structure de la végétation. En mangrove, la succession des différentes espèces en ceintures monospécifiques sur un gradient terre-mer a été décrite dès 1928 par Watson, puis par Davis (1940). L'impact de la salinité sur le fonctionnement des espèces de forêt côtière inondable est l'un des axes de recherche majeurs de l'étude de ces milieux (Rivera-Ocasio et al., 2007; Dulorme et al., 2010; Parida and Jha, 2010). La nature facultative ou obligatoire du sel pour la croissance des espèces halophytes peuplant ces milieux a été débattue dès 1950 (Egler, 1948; Larue and Muzik, 1954; Stern and Voigt, 1959) et la question reste encore discutée aujourd'hui (Wang et al., 2011; Krauss and Ball, 2013). La littérature scientifique a été prolifique quant aux effets de la salinité sur le métabolisme des halophytes; les principaux mécanismes de tolérance au stress salin sont aujourd'hui connus et l'identification de leurs déterminants génétiques est un axe de la recherche actuel (Parida and Jha, 2010). Une part importante des expériences testant l'effet de la salinité sur la physiologie des plantes a consisté à exposer les organismes à des salinités stables dans le temps (Wang et al., 2011) et très peu d'études ont documenté l'effet de variations de la salinité sur leur physiologie (Ball and Farquhar, 1984a; Lin and Sternberg, 1993).

Saisonnalité et changement climatique

Dans des contextes climatiques à forte saisonnalité, les saisons sèches prolongées entraînent une forte évapotranspiration, et les variations de la salinité et du niveau de la nappe peuvent atteindre de grandes amplitudes en un même lieu. En saison des pluies, les apports d'eau par les précipitations diluent le sel et la salinité est au plus bas, en revanche, en saison sèche, la hauteur de nappe diminue et la salinité atteint ses niveaux maximums. Par exemple, en Colombie, des fluctuations extrêmes de plus de 100 g l⁻¹ dans le sol ont été décrites dans un ancien site de mangrove (Elster, 2000). En Australie, Ridd et Stieglitz (2002) font part de fluctuations de 35 g l⁻¹ dans une mangrove d'estuaire et, en Guadeloupe, Flower (2004) donne des amplitudes de variations de la sali-

nité allant de 55 à 80 g l⁻¹ dans trois situations distinctes du point de vue géomorphologique. Les espèces structurantes de ces milieux doivent donc faire face à ces fluctuations environnementales saisonnières.

Par ailleurs, le changement climatique devrait impacter ces fluctuations de l'environnement édaphique en forêt côtière inondable. Les projections actuelles prévoient une augmentation du niveau de la mer entre 18 et 42 cm d'ici 2100 (IPCC, 2007), une augmentation des températures mensuelles de 1 à 4°C et une baisse des précipitations annuelles dans certaines régions. Aux Antilles par exemple, la saison sèche qui concerne généralement les mois de janvier à juin devrait être plus sèche encore, avec une baisse de 20 à 50% des précipitations et le second semestre de l'année pourrait lui aussi connaître une réduction des précipitations (Campbell et al., 2011). Or, les capacités de résistance, d'acclimatation et d'adaptation des espèces à des variations saisonnières plus marquées de leur environnement édaphique est très peu traitée dans la littérature scientifique ; ces aspects méritent d'être renseignés afin d'anticiper les réponses futures de ces écosystèmes au changement climatique.

Objectifs de la thèse

D'une part, il s'agit de caractériser la structure et la croissance de faciès de végétation représentatifs des forêts côtières inondables des Antilles et de mettre en évidence leurs déterminants. A cet effet, quatre espèces d'arbres et cinq faciès de végétation ont été choisis sur un site expérimental localisé sur l'île de Grande-Terre (Guadeloupe). Les variations saisonnières édaphiques et climatiques ont été décrites dans chacun de ces faciès et les réponses des espèces en termes de production primaire et de physiologie ont été étudiées.

D'autre part, ce travail cherche à évaluer les effets de variations salines extrêmes sur ces quatre espèces prises au stade plantule, afin d'apporter de nouveaux éléments de discussion sur les effets du changement climatique. L'essentiel de ces aspects ont été traités en conditions contrôlées, dans les locaux de la faculté des Sciences de l'Université des Antilles et de la Guyane.

Organisation du manuscrit

Ce manuscrit est organisé en cinq chapitres. Le premier définit les objets d'étude (les forêts côtières inondables des Antilles et leurs principales espèces), leur importance écologique, et donne l'état des connaissances sur le comportement écologique des espèces par rapport aux contraintes

de leur environnement. Le deuxième présente le cadre physico-chimique des stations d'étude, les variations climatiques et édaphiques durant la période étudiée, et propose un modèle de fonctionnement hydrologique pour le secteur d'étude. Un troisième chapitre présente la structure de la végétation des stations étudiées et fait état de l'impact de variations saisonnières de l'environnement sur la croissance et la production des arbres. Un quatrième chapitre dresse une comparaison des réponses physiologiques des plantes en saison des pluies et en saison sèche. Enfin, le cinquième chapitre expose les résultats d'une expérience qui révèle les effets de différents patterns de variation de la salinité sur le fonctionnement des plantules des espèces de forêt côtière inondable. Une synthèse mettant en perspectives les différentes approches de ce travail de thèse termine ce manuscrit.

CHAPITRE I :
OBJETS D'ETUDE, CONTEXTE BIOGEOGRAPHIQUE,
PROBLEMATIQUE SCIENTIFIQUE

1 Les forêts côtières inondables

Cette première partie vise à définir les objets d'étude que constituent les mangroves et les forêts marécageuses et à rappeler la place que ces forêts occupent dans le monde en termes de géographie, de biodiversité et de services.

1.1 Définitions

Les mangroves (*mangroves* ou *mangrove forests* en anglais) sont des écosystèmes à dominante forestière ou arbustive se développant dans la zone intertidale des côtes tropicales et subtropicales. Leur définition (Tomlinson, 1986) précise qu'elles sont composées d'espèces végétales ligneuses qui ont développé des adaptations particulières aux conditions de salinité, d'hypoxie et aux substrats meubles sur lesquels elles reposent : les palétuviers (*mangroves* ou *mangrove trees* en anglais et *manglares* en espagnol). Toutes les côtes tropicales et subtropicales n'hébergent pas de mangroves car celles-ci ne peuvent s'installer que le long des côtes à faible énergie, protégées par des récifs, ou dans les estuaires.

Les forêts marécageuses (*swamp forests* en anglais) sont des écosystèmes forestiers caractérisés par l'inondation de leur sol durant tout ou partie de l'année. Les organismes qui y vivent ont ainsi développé des adaptations aux sols hypoxiques voire anoxiques (Lugo, 1990). On les retrouve dans les zones inondables, le long des fleuves jusqu'aux côtes, à toutes les latitudes : dans les milieux boréaux (Finlande : Heikuranen (1960), Russie : Isakov (1968)) tempérés (Etats-Unis : Wright & Wright (1932)), subtropicaux (delta du Mississippi et Floride : Monk & Brown (1965)) et tropicaux (Ghana : Ahn (1958), Trinidad : Beard (1946), Brésil Ratter & Richards (1973), Inde : Deva & Singh Aswal (1974)). Les forêts marécageuses proches des côtes peuvent être influencées par des intrusions d'eau saline, principalement dans les secteurs où elles sont en contact avec la mangrove.

Autour du globe, différentes formations de forêt marécageuses côtières, ou situées le long de fleuves et sous l'influence des marées, ont été décrites. Aux Etats-Unis, les forêts des Everglades à *Taxodium distichum* forment des peuplements forestiers marécageux à proximité de mangroves

(Lugo et al., 1988). Au Mexique, des forêts de *Metopium brownei* en mélange avec *Haematoxylum campechianum* et *Bucida buceras* peuvent être retrouvées dans des zones côtières, encore salées, proches de la mangrove (Vazquez, 1963). Des formations monospécifiques à *Pachira aquatica* peuvent également être retrouvées à l'interface entre la mangrove et les infiltrations d'eau douce (West, 1966). Le long de l'Amazone, dans la zone influencée par les marées, des palmiers (*Raphia taedigera*, *Euterpe oleracea* et *Mauritia flexuosa*) peuvent prendre la place de la mangrove et former des ceintures monospécifiques parallèles aux cours d'eau (Myers, 1990). En Nouvelle-Guinée, des peuplements de *Metroxylon sagu* prennent une place analogue aux formations de *R. taedigera* d'Amérique (Myers, 1990) et, lorsque les eaux deviennent saumâtres, *M. sagu* est progressivement remplacé par *Nypa fruticans* et des espèces du genre *Pandanus* (Taylor, 1964). A Borneo de hautes forêts marécageuses à dicotylédones (*Gonystylus bancanus*, *Copaifera palustris*, *Dactylocladus stenostachys* et *Shorea* spp.) occupent l'espace côtier (Bruenig, 1990).

Enfin, dans les Antilles, mais aussi en Amérique centrale et au nord de l'Amérique du Sud, un type de forêt marécageuse côtière se situe en continuité et à l'amont de la mangrove et se caractérise par la dominance d'une espèce d'arbre : *Pterocarpus officinalis* Jacq (Bacon, 1990). Cette forêt constitue l'un des objets d'étude de ce document et on la désignera comme la *forêt marécageuse à P. officinalis*.

Ainsi, dans la zone tropicale, différentes formations forestières côtières occupent l'espace côtier d'arrière mangrove. Ces formations forestières sont toutes inondées pendant une grande partie de l'année et des flux d'eau assurent une connexion avec la mangrove. Les eaux de ruissellement transitent par ces forêts marécageuses côtières avant de rejoindre la mangrove et, lors de grandes marées ou d'évènements cycloniques majeurs, l'eau de mer peut atteindre ces forêts marécageuses (Malaizé et al., 2011). Malgré ce lien apparent, mangroves et forêts marécageuses côtières ont toujours, à de rares exceptions près (Lugo et al., 1988; Medina et al., 2007), été traitées de manière indépendante. Dans la suite du document elles seront regroupées sous l'appellation *forêts côtières inondables* (FCI) en posant l'hypothèse que leur étude conjointe permettra d'améliorer la compréhension du fonctionnement de ces écosystèmes côtiers.

1.2 Biogéographie des forêts côtières inondables

1.2.1 Mangroves et forêts côtières inondables des tropiques

Les forêts de mangrove se répartissent sur plus de 15 millions d'hectares de littoral à travers le monde (Spalding et al., 2010) essentiellement dans la ceinture intertropicale (Figure 1). Les deux principales familles de palétuviers, en termes de nombre d'espèces et de répartition géographique, sont les *Rhizophoraceae* et les *Avicenniaceae*.

Aucune synthèse donnant l'estimation de la surface occupée par les forêts marécageuses côtières n'a été réalisée. A titre d'exemple, en Floride, les formations côtières à *T. distichum* occupent 456 000 ha (Lugo et al., 1990), dans les Antilles les forêts à *P. officinalis* se répartissent sur 2 700 ha (Alvarez-Lopez, 1990; Imbert et al., 2000a). Les forêts marécageuses sur tourbe d'Asie du sud est, (qui ne sont pas exclusivement côtières) couvrent 27 millions d'hectares (Bruenig, 1990).

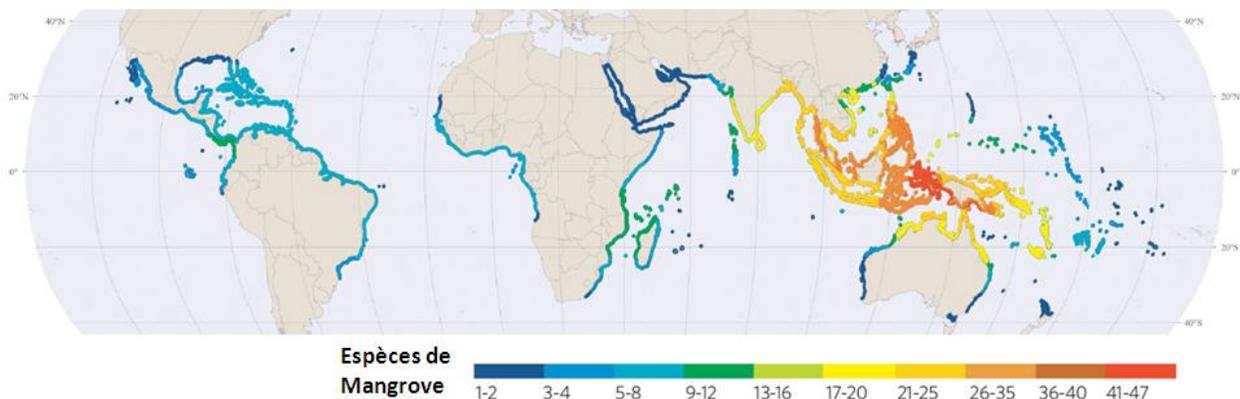


Figure 1. Carte des répartitions des mangroves dans le monde, tirée et modifiée de Spalding et al. (2010). La gradation de couleur donne la diversité d'espèces de mangrove.

1.2.2 Géomorphologie des côtes abritant des forêts côtières inondables

Le long des côtes tropicales et intertropicales, les forêts de mangrove se retrouvent dans des situations géomorphologiques variées. On peut relever de nombreuses configurations géomorphologiques côtières associées aux mangroves, qui ont toutes en commun de constituer des sites à faible énergie, abritées des vagues. Trois grands types de géomorphologie côtière abritant l'essentiel des mangroves peuvent être notés (Figure 2) : il s'agit de sites dominés par l'influence (i) de rivières, (ii) de la marée ou encore (iii) de la submersion de la mer au dessus d'un cordon sableux lors de fortes houles (Woodroffe, 1992).

Les mangroves dominées par l'influence des rivières se développent dans les deltas des grands fleuves tropicaux. Ces fleuves charrient d'importantes quantités d'eau douce et de sédiments et abritent les plus grandes superficies de mangrove dans le monde. Les Sundarbans, en Inde, qui couvrent 1 000 000 ha dans le delta du Bramapoutre illustrent bien ce type de mangrove (Giri et al., 2007). Dans ces systèmes, la géomorphologie de la côte est assez dynamique avec une progradation ou une érosion du trait de côte de l'ordre de centaines de mètres par an (*e.g.* Sundarbans, Guyane française) (Coleman, 1969; Woodroffe, 1992; Proisy et al., 2009).

Les mangroves dominées par l'influence des marées sont inondées quotidiennement par la marée ; elles se rencontrent dans des zones où le gradient d'élévation du littoral est faible et où le marnage est important (> 4 m) (Woodroffe, 1992). Ces mangroves peuvent se situer le long d'estuaires qui n'ont pas la conformation des deltas avec de multiples chenaux tels que décrits précédemment ou encore dans des zones d'anciens deltas (Thom et al., 1975).

Enfin, les mangroves dominées par l'influence des vagues se retrouvent dans des zones de faible marnage et hors de l'influence de grands fleuves. Ce type de mangrove se retrouve dans des lagons abrités de l'effet de la houle par une barrière de corail ou dans des bassins littoraux séparés de la mer par un banc de sable et mis en connexion lors de fortes houles lorsque le niveau de la mer dépasse le cordon sableux. Dans ces systèmes le substrat n'est pas quotidiennement mis en contact avec l'eau de mer par des marées ou avec l'eau douce des fleuves et l'influence des saisons et de l'apport d'eau douce par les précipitations y est déterminante. Il s'agit d'un système de mangrove très présent dans la région néo-tropicale (Schaeffer-Noveli et al., 1990), notamment dans les Antilles.

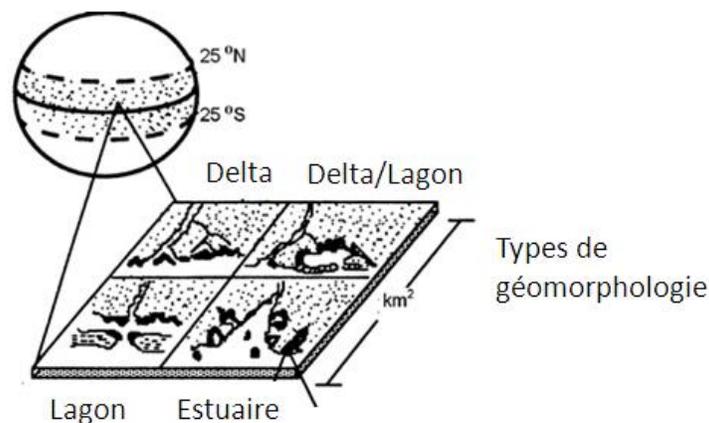


Figure 2. Diversité des géomorphologies dans lesquelles se trouvent les mangroves. Tiré et adapté de Woodroffe (1992).

En règle générale, les forêts marécageuses côtières sont présentes dans des sites d'eau stagnante. Il peut s'agir de plaines alluviales plus ou moins proches de la mer ou de deltas, les forêts marécageuses sont à proximité de marais herbacés ou en arrière mangrove (Bacon, 1990). Dans les Antilles, on retrouve les forêts marécageuses à *P. officinalis* le long des cours d'eau, des fleuves, en amont de l'estuaire où le biseau salin ne provoque pas de salinité trop élevées ($< 10 \text{ g l}^{-1}$ de salinité moyenne annuelle), et/ou en amont de la mangrove sur les façades littorales (Imbert et al., 2000a).

1.2.3 Origines des espèces de mangrove et de forêt marécageuse

Deux groupes biogéographiques de mangroves dans deux régions distinctes peuvent être définis (Duke, 1995; Maumont et al., 2002). Un groupe occidental qui occupe les bords est et ouest de l'Océan Atlantique ainsi que les côtes américaines de l'Océan Pacifique. Un groupe oriental qui occupe une région située entre l'Océan Indien et les côtes ouest de l'Océan Pacifique, jusque dans les îles polynésiennes. Ces deux groupes sont séparés par deux barrières biogéographiques de nature différente : l'Océan Pacifique et le bloc continental Afrique-Europe. Le mode de dissémination par flottaison des propagules (commun à la plupart des palétuviers), fait des océans des vecteurs de dissémination et des continents des barrières infranchissables. L'immensité de l'Océan Pacifique constitue toutefois une exception, les propagules de palétuviers ne pouvant le traverser d'une côte à l'autre tout en restant viables (Rabinowitz, 1978).

La plus forte biodiversité en nombre d'espèces de palétuvier se rencontre dans le groupe oriental, en Indonésie et Asie du Sud Est avec plus de 47 espèces de palétuviers vrais et associés (Spalding et al., 2010) alors que le groupe occidental ne compte que 8 espèces dans ses mangroves les plus riches. Certains genres tels qu'*Avicennia* (*Avicenniaceae*) et *Rhizophora* (*Rhizophoraceae*) se retrouvent cependant dans les deux groupes biogéographiques.

Les plus anciens fossiles (pollens) de palétuviers ont été datés à plus de 50 millions d'années avant notre ère sur à peu près tous les continents (Maumont et al., 2002). Le plus ancien fossile des *Rhizophoraceae* a été retrouvé en Australie et daté à -60 millions d'années, la plus ancienne trace d'*Avicenniaceae* en Amérique à -54 millions d'années. Les études sur la paléogéographie des palétuviers donnent leurs origines à l'est de la Théthys (continent asiatique) pour la famille des *Rhizophoraceae* (Muller and Caratini, 1977), ou à l'ouest (continent américain) pour les *Avicenniaceae* (Duke et al., 1998b) de la mer de Théthys. Aussi, il semblerait que les caractères

morphologiques et physiologiques aient convergé malgré des origines géographiques diverses. Différentes espèces végétales, dans différentes parties du globe ont évolué et développé les adaptations nécessaires pour occuper la zone de battement des marées propre à la mangrove.

En ce qui concerne les forêts marécageuses de très nombreuses espèces appartenant à des familles différentes sont rencontrées. Il est toutefois intéressant de noter que, sur tous les continents, des formations d'Areceaceae (*Raphia taedigera*, *Euterpe oleracea*, *Metroxylon sagu*, *Nypa fruticans*) parviennent à dominer les zones marécageuses d'arrière mangrove.

Le genre *Pterocarpus* est présent en Afrique et en Asie et, dans les Antilles, les origines de *P. officinalis* viendraient du continent africain (Rojo, 1977). L'espèce aurait rejoint le continent américain pendant le Quaternaire (entre 10 000 et 1,8 Ma) en traversant l'Océan Atlantique par le courant de Benguela (Rojo, 1977). Elle serait arrivée entre le nord-est du Brésil et Trinidad puis aurait ensuite colonisé les côtes caraïbes de l'Amérique du Sud et de l'Amérique Centrale d'une part et les îles de l'arc antillais d'autre part menant à deux populations génétiquement bien distinctes (Rivera-Ocasio et al., 2002; Muller et al., 2009b).

L'espèce *P. officinalis* se retrouve dans une large part de la zone néotropicale entre 20° Nord et 2° Sud. Elle se distribue sur tout l'arc antillais, à Porto Rico, en République Dominicaine, dans la partie sud du Mexique, dans tous les pays d'Amérique centrale et dans la partie nord est de l'Amérique du Sud (de la Colombie au Nord du Brésil) (Weaver, 1997; Migeot, 2010). Cependant les formations quasi monospécifiques à *P. officinalis* sont caractéristiques des Petites Antilles et de Porto Rico (Alvarez-Lopez, 1990; Imbert et al., 2000a).

1.3 Services et produits des forêts côtières inondables

Les principales fonctions des forêts côtières inondables sont (i) la provision de services écosystémiques essentiels, (ii) la provision de bois et (iii) le soutien des pêcheries (Spalding et al., 2010).

1.3.1 Services

1.3.1.1 Stockage de carbone

Les forêts côtières inondables constituent d'importants stocks de carbone nécessaires à prendre en compte dans l'étude des grands cycles géochimiques. Les mangroves font partie des écosystèmes avec les plus forts stocks de carbone à l'hectare, elles comptent en moyenne 1 023 tC ha⁻¹, leurs sols contenant entre 49 et 98 % du carbone stocké (Donato et al., 2011). Les forêts inondées sur tourbe d'Indonésie constituent un autre exemple de forêt riche en carbone et comptent entre 1 100 et 2 100 tC ha⁻¹ (Page et al., 2009). A titre de comparaison les forêts tropicales de terre ferme comprennent entre 100 et 225 tC ha⁻¹ (Lal, 2005; IPCC, 2006; Gibbs et al., 2007). Cette différence de stock de carbone entre écosystèmes inondés et écosystèmes de terre ferme s'explique par le fait que les conditions anoxiques des sols inondés rendent difficile la dégradation de la matière organique par les micro-organismes du sol. Par ailleurs, les mangroves font également parties des écosystèmes avec les plus fortes productivités primaires. Elles peuvent stocker dans leurs parties aériennes 1,7 tC ha⁻¹ an⁻¹ (Ray et al., 2011) ce qui est supérieur aux 0,63 tC ha⁻¹ an⁻¹ mesurés pour des forêts tropicales de terre ferme (Lewis et al., 2009). Aussi, les forêts côtières inondables sont particulièrement intéressantes pour les différentes initiatives liées à la réduction des émissions de dioxyde de carbone. L'arrêt de leur déforestation assurerait le maintien d'importants stocks de C et garantirait la poursuite d'une séquestration de grandes quantités de CO₂. Aussi des projets de type réduction des émissions de carbone liées à la déforestation et à la dégradation des forêts (REDD+) sont en cours de réalisation au Kenya (Swahili Seas – Ecosystem Services for Poverty Alleviation²) en Equateur et en Indonésie (BlueCarbon Project³).

² <http://www.espa.ac.uk/projects/ne-i003401-1>

³ <http://www.thebluecarbonproject.com/>

Toutefois, une partie non négligeable du carbone assimilé par les forêts côtières inondables est finalement réexportée vers les océans et les mers (env. 25 %) et joue un rôle important dans réseaux trophiques à proximités (Robertson et al., 1992). Dans le bilan carbone des forêts côtières inondables, il faut également noter que ces écosystèmes inondés sont producteurs de méthane, un gaz à effet de serre au pouvoir réchauffant 24 fois plus élevé que le CO₂. Ces émissions seraient cependant négligeables⁴ par rapport à la quantité de carbone séquestré ou par rapport à d'autres milieux (Chauhan et al., 2008; Couwenberg et al., 2010).

1.3.1.2 Biofiltration par les mangroves

La densité du réseau de racines aériennes ralentit les mouvements de l'eau et piège une grande partie (30 %) des sédiments (Koshiba et al., 2013). Par ailleurs, la forte capacité de croissance de beaucoup de mangrove leur permet d'extraire une grande quantité de nutriments des eaux qui les traversent. Aussi, l'utilisation des mangroves en tant que systèmes naturels pour le traitement des eaux usées a été étudié et proposé dans de nombreuses régions tropicales (Corredor and Morell, 1994; Herteman et al., 2011). Cette fonction participe à la qualité des eaux côtières en assurant des eaux claires et peu eutrophisées favorables au développement des réseaux trophiques des lagons et des estuaires.

1.3.1.3 Protection côtière par les mangroves

Les mangroves jouent un rôle important dans l'atténuation de l'érosion du trait de côte par leur capacité à ralentir les flux d'eau ce qui permet de lier et de consolider les sédiments. Les mangroves ont également un rôle de premier ordre dans l'atténuation et le ralentissement de la houle (Alongi, 2008). De nombreuses études ont montré que la présence de mangrove avait localement réduit les dégâts matériels et humains lors du tsunami qui a touché l'Asie du Sud Est en décembre 2004 (Dahdouh-Guebas et al., 2005; Kathiresan and Rajendran, 2005).

1.3.1.4 Usage récréatif, valorisation touristique

Les forêts côtières inondables possèdent également une valeur récréationnelle importante. Longtemps fuies à cause de leur mauvaise réputation (moustiques, odeurs soufrées), elles attirent au-

⁴ 3 mg CH₄ m⁻² heure⁻¹ en mangrove et forêt marécageuse sur tourbe contre des valeurs cinq fois plus élevées en milieu tempérés et boréaux

aujourd'hui de plus en plus de touristes désireux de découvrir les singuliers paysages qu'elles offrent. Les sorties touristiques prennent la forme de tours en bateau, en kayak, ou de sentiers de découverte de la faune et la flore sur des platelages. Cette nouvelle forme d'usage de ces écosystèmes offre aux populations environnantes l'opportunité de développer de nouvelles activités. Les afflux de touristes peuvent atteindre plus de 60 000 visiteurs par site et par an (Chine, Venezuela, Guadeloupe) (Desvergne, 2008; Spalding et al., 2010).

1.3.2 Bois et produits forestiers non ligneux

Les palétuviers étant le plus souvent de petite stature, les produits de bois issus de la mangrove les plus courants sont des perches (Walters et al., 2009). Les bois les plus denses sont utilisés dans la construction des maisons et des bateaux, alors que les autres sont utilisés pour confectionner du matériel durable de pêche, notamment grâce à la longévité du bois dans l'eau salée. De grandes quantités de bois pour le feu sont issues des mangroves pour les villages et villes environnantes, la densité des bois de mangrove permettant d'élaborer un charbon de bonne qualité.

Historiquement le bois de *P. officinalis* a surtout servi en tant que bois énergie pour le fonctionnement des distilleries (Migeot, 2010). Certains auteurs précisent que son bois aurait été utilisé dans la confection de radeaux de pêche à Porto Rico et d'objets d'art en Guyane (Migeot, 2010).

Dans les mangroves d'Asie, les palmes du palmier *Nypa* sont couramment utilisées pour couvrir les toitures. L'écorce de quelques espèces de Rhizophoraceae est riche en tanin et a joué historiquement un rôle important dans la confection de pièces en cuir. Aujourd'hui les tanins sont essentiellement industriels, mais quelques usages persistent localement comme en Guyane ou aux îles Tonga (Spalding et al., 2010).

Quelques communautés utilisent des fruits des genres *Sonneratia* et *Avicennia* pour la cuisine, même si une préparation est nécessaire pour rendre le fruit comestible. Les feuilles de certaines espèces peuvent être mises en tisane et il est fait état de quelques produits transformés comme des boissons et de la glace à partir de *Sonneratia*. Un autre usage commun du *Nypa* consiste à recueillir du pédoncule floral un liquide légèrement sucré qui est mis à fermenter pour l'élaboration d'une boisson alcoolisée.

Dans l'ensemble des tropiques, les communautés locales utilisent des feuilles, de l'écorce ou des fruits issus de la mangrove pour produire des médicaments. Les fonctions obtenus par ces médi-

caments sont larges et vont du traitement des désordres intestinaux, des ulcères d'estomacs, des hémorragies à des remèdes contraceptifs ou encore permettant de traiter l'asthme (Bandaranayake, 1998; Berenguer et al., 2006; Agra et al., 2008). La résine de *P. officinalis* possède également des vertus cicatrisantes et anti herpès (Bacon, 1990).

1.3.3 Soutien aux pêcheries

Les mangroves sont l'un des habitats de l'espace intertidal les plus importants pour les pêcheries de la région tropicale (Walters et al., 2008). La présence de mangrove augmente la biomasse des poissons de récifs en jouant le rôle de nurserie et en augmentant la survie des jeunes poissons (Robertson and Duke, 1990). Dans les Caraïbes, il a été montré que la biomasse de quelques espèces commerciales importantes doublait lorsque leur habitat à l'âge adulte était en connexion avec de la mangrove (Mumby et al., 2004). En Australie, il semblerait que les mangroves abritent 75 % des espèces commerciales au moins à un stade de leur vie (Manson et al., 2005). Des poissons à forte valeur pour la consommation et/ou la pêche sportive tels que mérours, pagres, mulets, *bonefish* et tarpons sont associés pendant toute, ou une partie, de leur vie avec la mangrove (Nagelkerken et al., 2008).

La riche structure tri-dimensionnelle de l'habitat, entre larges bancs de vase et réseaux complexes de chenaux et de racines fournissent un refuge important aux poissons juvéniles contre leurs prédateurs (Cocheret de La Morinière et al., 2004). La forte productivité de l'écosystème est également favorable au développement des juvéniles en leur assurant un apport en nutriments (Cocheret de La Morinière et al., 2004). Au-delà du rôle direct de protection des juvéniles, la mangrove participe également à l'accroissement des populations de poissons qui n'y pénètrent jamais. En effet, les mangroves sont souvent associées avec des herbiers sous marins et des récifs coralliens pour former des écosystèmes à forte productivité. Dans ce contexte, la capacité des mangroves à réguler la qualité de l'eau est essentielle pour le fonctionnement des récifs coralliens (Walters et al., 2008). L'eau moins chargée en particule laisse pénétrer la lumière pour le développement des zooxanthelles, évite l'asphyxie liée à l'hypersédimentation et l'eutrophisation liée à un excès d'azote dans le milieu.

Des espèces commerciales de crevettes (*Penaeus vannamei* et *Penaeus monodon*) se développent des stades post larvaires aux stades subadultes dans la mangrove avant de terminer leur cycle de

vie au large (Newell et al., 1995) ou dans des parcs aquacoles. Divers crabes de terre (genres *Neosarmatium*, *Goniopsis*, *Ucides*) utilisent également la mangrove et la forêt marécageuse comme habitat pendant au moins un stade de leur vie (Hartnoll, 1988). Leur capture présente une dimension microéconomique et culturelle importante (Magalhaes et al., 2007).

1.3.4 Evaluation économique des forêts côtières inondables

Un nombre important d'études a cherché à quantifier les valeurs économiques des différentes productions et services associés à la mangrove (Spalding et al., 2010). Les valeurs données par hectare de mangrove et par an varient de manière importante en fonction des situations économiques et sociales des pays et des zones d'étude. Une estimation globale de la valeur économique de la mangrove a été chiffrée entre 1 500 et 7 000 € ha⁻¹ an⁻¹ (Wells et al., 2006). Une étude menée par le Parc National de la Guadeloupe a chiffré à 2 500 € ha⁻¹ an⁻¹ sa valeur liée à l'écotourisme (Desvergne and Vincent, 2010) sans tenir compte des autres services et produits. La forêt marécageuse de Louisiane à *T. distichum* a été évaluée entre 1 400 et 9 800⁵ € ha⁻¹ an⁻¹ (Costanza et al., 1989) soit un ordre de grandeur de valeur économique équivalent à celui des mangroves.

1.4 Déforestation et restauration des forêts côtières inondables

Malgré les nombreux services et produits fournis par les forêts côtières inondables, leur déforestation et leur dégradation ont été de grande ampleur tout au long du XX^e siècle (Egler, 1948; Larue and Muzik, 1954; Polidoro et al., 2010).

A l'échelle mondiale, entre 20 et 35 % de la surface de mangrove ont été perdus depuis 1980 (Valiela et al., 2001; FAO, 2003, 2007). Les surfaces de mangrove continuent à disparaître au taux d'au moins 1 % an⁻¹ (FAO, 2003, 2007) et pouvant localement atteindre 2 à 8 % an⁻¹ (Miththapala, 2008). Dans les surfaces de mangrove restantes, il a été estimé que 26 % seraient sévèrement dégradées à cause de leur surexploitation pour le bois de feu et de construction (Valiela et al., 2001).

Une proportion importante des forêts marécageuses a été perdue en Asie du Sud Est avec la déforestation de 31 000 km² de forêt sur tourbe (non exclusivement côtière) en seulement 20 ans entre

⁵ Valeurs actualisées avec un taux d'inflation de 92 % sur la période 1989 – 2013 et un cours de l'euro de 1,35 \$ US

1990 et 2010, soit un taux de 5 % an⁻¹ (Miettinen et al., 2012). Dans les Antilles, la forêt marécageuse qui couvrait de vastes étendues à Porto Rico a été sévèrement réduite au cours du siècle dernier (Eusse and Aide, 1999) et en Martinique 14 % de la forêt marécageuse rélictuelle aurait été sévèrement dégradée voire détruite depuis les années 50 (Imbert and Leblond, 2004). Aujourd'hui encore, le taux de perte des forêts côtières inondables serait d'1 à 2 % par an (Spalding et al., 2010).

Au-delà de cette déforestation d'origine anthropique, les forêts côtières inondables sont sous la menace des changements climatiques, par l'augmentation du niveau de la mer et, dans les Caraïbes, l'augmentation de l'intensité des ouragans (Knutson et al., 2010; Vecchi et al., 2013). Il est estimé que les mangroves pourraient encore perdre 10 à 15 % de leur surface à cause des seules modifications du contexte climatique (Alongi, 2008).

Pour lutter contre la perte de ces milieux, des recherches ont été initiées dès les années 90 afin de proposer des premiers protocoles de restauration (Chakrapani and Reddy, 1992; Kogo and Kogo, 1997; Stevenson, 1997). La question de la restauration des mangroves a également fait l'objet d'un numéro spécial de la revue *Restoration Ecology* en 2000 qui souligne l'émergence de cette question dans le monde scientifique (Ellison, 2000; Imbert et al., 2000b; McKee and Faulkner, 2000). Dans les années 2000, les dégâts humains et les destructions massives provoquées par le tsunami du 26 décembre 2004 dans l'Océan Indien ont suscité un renouvellement de l'intérêt pour les mangroves. En effet, plusieurs travaux ont montré que les territoires situés en arrière de la mangrove avaient connues moins de dégâts (Kathiresan and Rajendran, 2005; Chang et al., 2006) et une grande initiative de plantation et de conservation des mangroves a été lancée par les Nations Unies et des organisations non gouvernementales (Mangrove for future)⁶. Concernant la forêt marécageuse à *P. officinalis*, il est attendu que l'augmentation du niveau de la mer augmente l'apport d'eau salée au-delà de ce que peut tolérer *P. officinalis*. Dans ces conditions, les espèces de mangrove devraient rentrer en compétition avec *P. officinalis* et le remplacer peu à peu. Aussi, une conservation des surfaces actuelles de forêt marécageuse ne sera possible que si l'aménagement du territoire prévoit en amont des conditions favorables à son expansion (Eusse and Aide, 1999). La capacité de colonisation des milieux adjacents à la forêt marécageuse par *P.*

⁶ <http://www.mangrovesforthefuture.org/>

officinalis est un champ d'étude actuellement en cours dans le cadre du programme INTERREG Caraïbes IV mené au laboratoire DYNECAR (Imbert and Dulormne, 2013).

Les questions sur les impacts du changement climatique, sur l'adaptation des espèces et sur la résilience des forêts côtières inondables alimentent un champ de recherche important auquel ce travail cherche à contribuer.

2 Contexte régional : le climat et les espèces des forêts côtières inondables des Antilles

Cette partie introductive cherche à définir le contexte climatique et biologique spécifique aux forêts côtières inondables des Antilles, en prenant comme exemple le cas de la Guadeloupe.

Les Antilles constituent un archipel délimité par la Mer des Caraïbes au sud et à l'ouest, par le Golf du Mexique à l'ouest et par l'Océan Atlantique à l'est. Les Antilles sont divisées en deux sous ensembles : les Grandes Antilles formées par les plus grandes îles, au nord, (Cuba, Jamaïque, Porto Rico, Haïti et la République Dominicaine) et les Petites Antilles formées par les îles allant des Iles Vierges, au nord, jusqu'à Grenade, au sud (Figure 3).



Figure 3. Carte de situation des Antilles⁷

⁷ Carte tirée depuis : <http://en.wikipedia.org/wiki/Antilles>

2.1 Environnement climatique

Les îles des Antilles sont presque toutes soumises au même climat et les variations de température ou de précipitations entre les îles sont relativement faibles (Table 1). Les températures maximales sont toutes comprises entre 29 et 32°C et interviennent aux mois d'août, les températures minimales sont observées aux mois de janvier et février entre 21 et 25°C. Dans les Grandes Antilles et les îles des Petites Antilles au relief montagneux les précipitations dépendent étroitement du relief et de la position de la station météorologique. Dans les Petites Antilles volcaniques (Dominique, Martinique, Guadeloupe, Sainte Lucie) les précipitations sont supérieures à 1400 mm. Dans les îles des Petites Antilles au relief moins prononcé (Antigua, St Barthélémy, St Martin) les précipitations sont de l'ordre de 1000 mm par an.

Table 1. Principales caractéristiques climatiques des îles des Antilles. Températures maximales (T_{\max}) et minimales (T_{\min}) journalières, précipitations annuelles (mm) et nombre de jours de pluie par an (n.c. données non communiquées)⁸

Ile	Lieu	T_{\max} (°C)	T_{\min} (°C)	Précipitations annuelles (mm)	Nombre de jours de pluie
Antigua	St.John's	30	24	1052	127
Bahamas	Nassau	29	21	1389	140
Iles Cayman	n.c.	32	21	1435	172
Cuba	Havana	29	22	1189	80
Dominique	Aéroport	29	23	2575	n.c.
R. dominicaine	Punta Cana	29	23	1103	113
Guadeloupe	Pointe à Pitre	31	22	1730	176
Jamaïque	Kingston	31	23	813	93
Martinique	Lamentin	30	23	2030	206
Puerto Rico	San Juan	30	24	1431	199
St.Barthelemy	Gustavia	30	24	1029	132
St.John	Cruz Bay	30	23	1115	180
Ste.Lucie	Vieux Fort	30	25	1400	208
St.Martin	Aéroport	30	25	1047	142
Trinidad	Port of Spain	32	22	1408	166
Tobago	Scarborough	30	23	1503	142
Moyenne \pm erreur type		30 \pm 0,2	23 \pm 0,3	1394 \pm 109	152 \pm 10

⁸ Source des données : <http://www.currentresults.com/Weather/Caribbean/average-annual-temperature-rainfall-metric.php>

2.1.1 Caractéristiques générales du climat des Antilles

Le climat des Antilles est de type tropical océanique, à régime d'Alizés. Ses variations saisonnières sont étroitement liées à la position latitudinale de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC). Cette zone de basses pressions est formée par la convergence de masses d'air chaudes et humides sur quelques centaines de kilomètres de largeur.

Les activités des l'anticyclone des Açores (hémisphère nord) et de l'anticyclone de Sainte-Hélène (hémisphère sud) régissent les mouvements d'oscillation latitudinale de la ZIC au niveau des Antilles par l'élaboration de courants atmosphériques variant en intensité en fonction de la période de l'année. Les six premiers mois de l'année, la ZIC est au Sud des Antilles, proche de l'équateur et elle remonte au Nord pour atteindre sa position septentrionale au cours des mois de septembre- octobre au niveau des Petites Antilles (Figure 4). Lorsque la ZIC est proche des îles, les passages de dépressions tropicales d'intensité plus ou moins fortes sont fréquents.

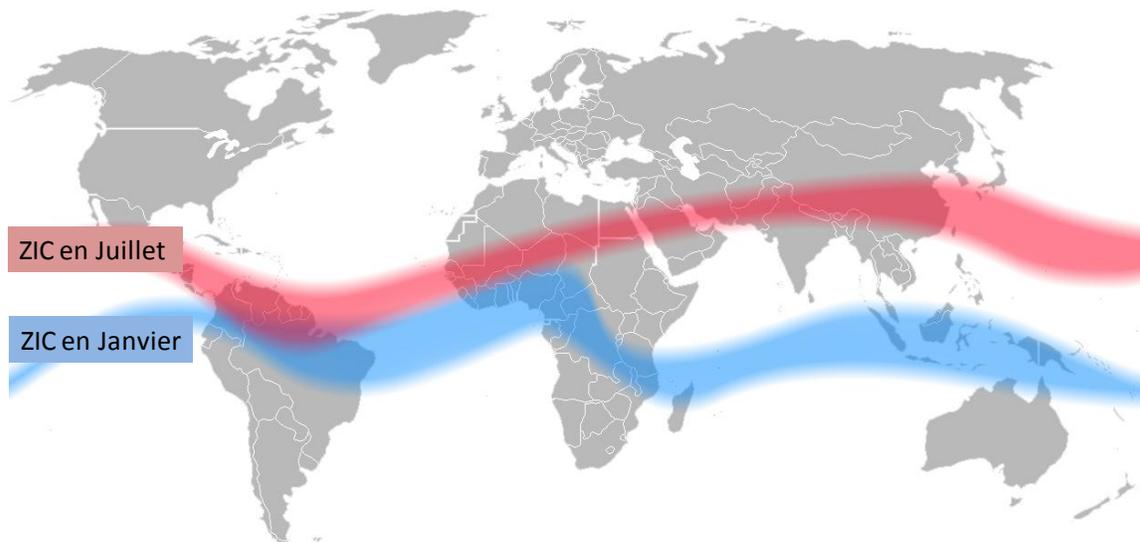


Figure 4. Mouvements saisonniers de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC)⁹.

⁹ Carte tirée et modifiée depuis : <http://blogs.swa-jkt.com/swa/10474/2012/09/20/568/>

2.1.2 Variations temporelles des précipitations

Dans les Antilles, les températures moyennes journalières étant stables tout au long de l'année (25 ± 1 °C), ce sont les précipitations qui marquent les saisons. Deux saisons et deux inter-saisons liées à la position de la ZIC sont remarquables.

Le début de l'année se caractérise par un régime de temps sec, appelé « carême » dans les Antilles françaises. Les précipitations sont faibles et des fronts froids issus des latitudes tempérées ondulent jusqu'aux Antilles. C'est à cette époque de l'année que surviennent des périodes de sécheresse qui peuvent être importantes certaines années (précipitations inférieures à 50 mm par mois).

De mi-avril à juin, les Antilles connaissent une saison intermédiaire marquée par une augmentation progressive des précipitations liée à des températures de la mer plus élevées. Les orages restent assez rares et les précipitations modérées, mais elles peuvent être épisodiquement plus intenses. De plus cette saison voit les derniers passages des fronts froids venus des latitudes tempérées. Le mois de juin est épisodiquement un mois plus sec au cours duquel de courtes mais intenses sécheresses peuvent survenir.

De juillet jusqu'à mi-novembre vient la saison des pluies, appelée « saison cyclonique » ou « hivernage » dans les Antilles françaises. Durant cette période des dépressions tropicales traversent l'Océan Atlantique entraînent des précipitations abondantes (>1500 mm mois⁻¹) et peuvent atteindre le stade de cyclones. La température de la mer et celle de l'air sont plus élevées (de l'ordre de 28°C).

On retrouve une seconde saison de transition, de courte durée, de mi-novembre à décembre. Cette saison est marquée par une diminution de la température de la mer associée à une chute rapide des précipitations.

Les déplacements latitudinaux de la ZIC induisent un pattern saisonnier de précipitations qui est régulier d'une année à l'autre. La Figure 5 présente les données mensuelles de précipitations en Guadeloupe à la station du Raizet, le régime de précipitations dans les autres îles des Petites Antilles est très proche.

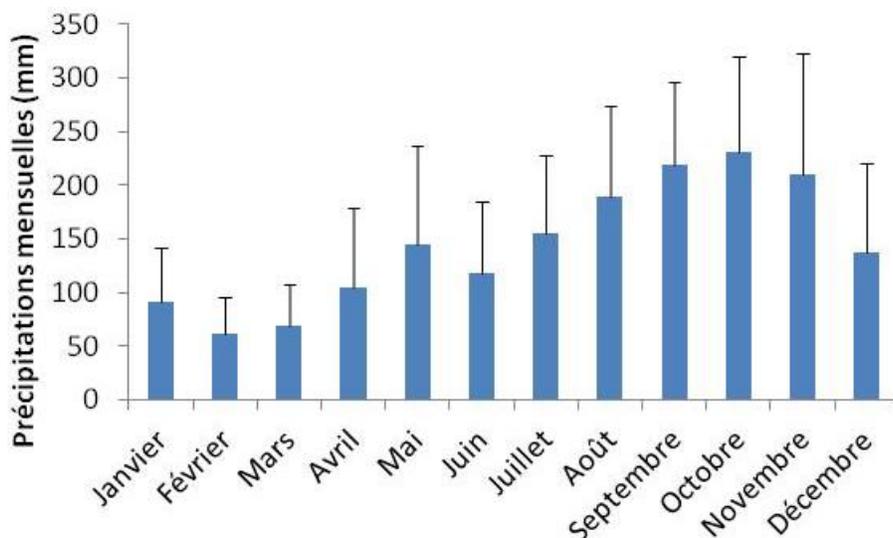


Figure 5. Précipitations moyennes mensuelles (station météorologique du Raizet, Guadeloupe, altitude 11 m) depuis 1951 (Météo-France). Les barres d’erreur figurent les erreurs types ($n = 62$).

Cependant, cette constance saisonnière contraste avec la variabilité inter annuelle des précipitations, les années pouvant être successivement très pluvieuses ou très sèches. A titre d’exemple, les records de précipitations et de sécheresse comptent 800 mm d’écart aux 1730 mm de précipitations moyennes enregistrées à la station du Raizet de 1951 à 2012 (Figure 6) ; sur cette même période, le coefficient de variation des précipitations annuelles est de 20 %.

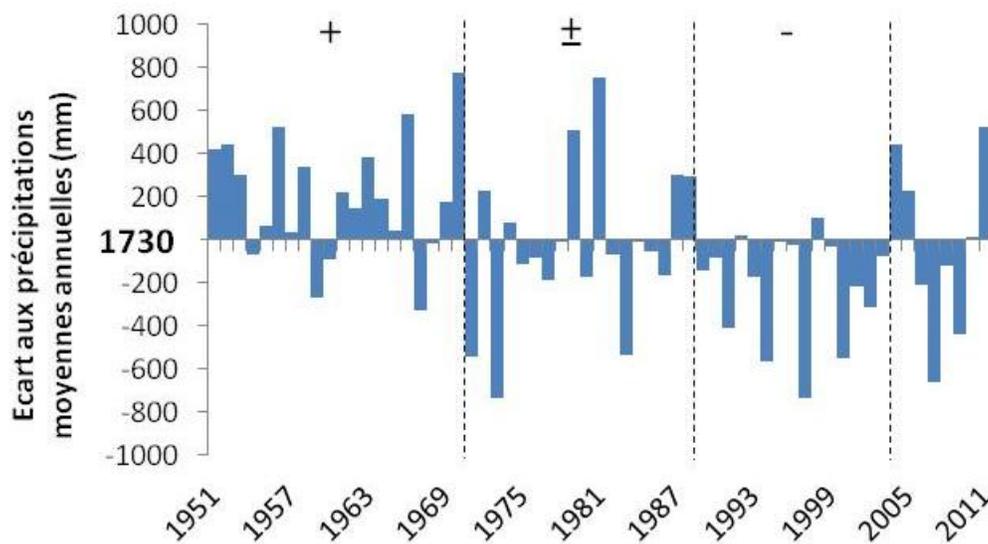


Figure 6. Variabilité inter annuelles des précipitations. Ecart annuel aux précipitations moyennes (1730 mm) calculées entre 1951 et 2012 (Météo France). Les symboles (+, -, ±) indiquent des périodes pluriannuelles plus ou moins pluvieuses.

2.1.3 Variabilité spatiale des précipitations dans les îles antillaises

En raison de la diversité des reliefs des îles antillaises, les précipitations constituent la variable climatique qui varie le plus fortement dans l'espace. Les masses humides et chaudes transportées par les alizés s'élèvent localement au niveau des différents reliefs et induisent différents régimes de pluviosité (Corre, 1981). Par exemple, en Guadeloupe (Figure 7), le nord et l'est de la Grande-Terre reçoivent dix fois moins de pluies (1 200 mm) que les plus hauts sommets de la chaîne de la Basse-Terre (10 000 mm). La station Météo France du Raizet, située à la jonction entre les deux principales îles de la Guadeloupe, reçoit en moyenne 1 730 mm par an.

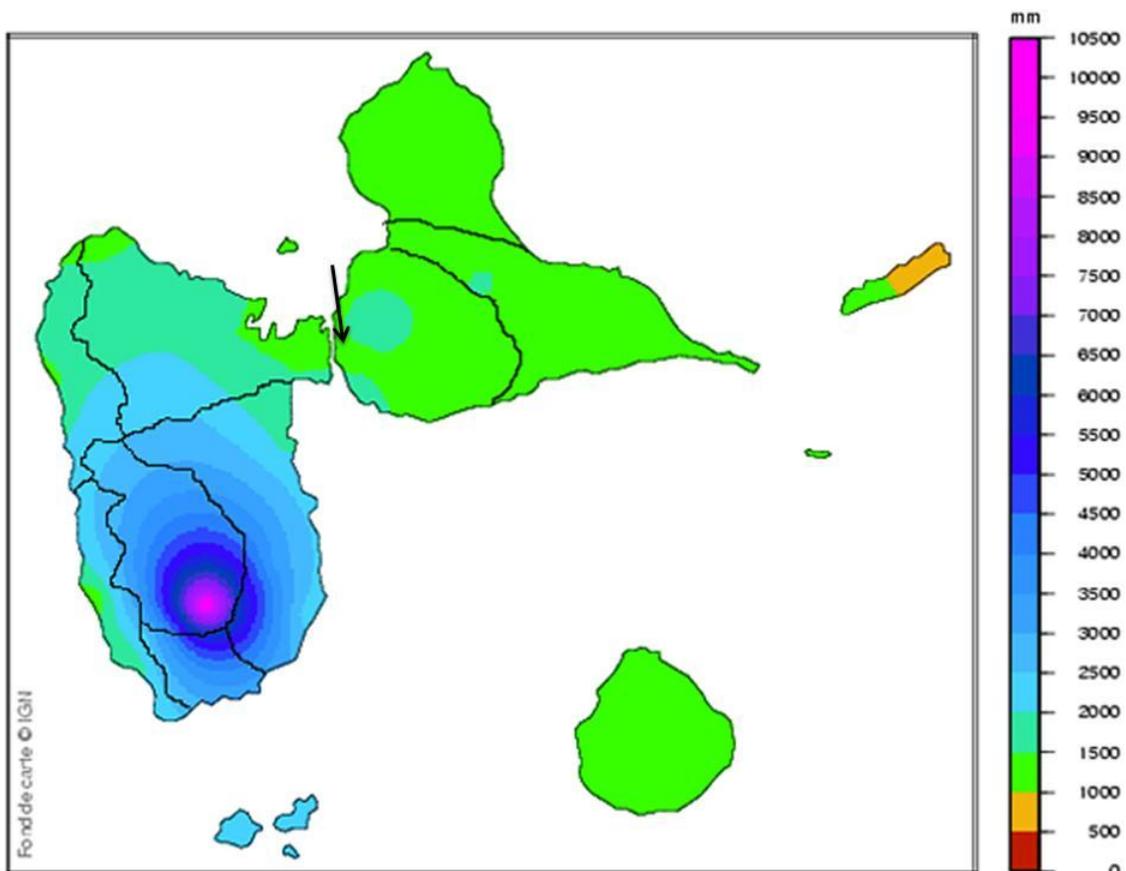


Figure 7. Carte de la variabilité spatiale des précipitations (mm) en Guadeloupe. La flèche indique la position de la station météorologique du Raizet (données Météo France)¹⁰.

¹⁰ Carte tirée et modifiée depuis : <http://www.meteo.gp/Climat/index.php>

2.1.4 Autres descripteurs climatiques

2.1.4.1 Insolation et rayonnement

La période la plus ensoleillée de l'année est la saison sèche avec, en moyenne moins de 5 journées sans aucune éclaircie (insolation nulle). A la latitude de la Guadeloupe (16°N), le soleil atteint des positions au zénith au début du mois de mai et au début du mois d'août et ne descend pas à moins de 50° au dessus de l'horizon au cours de l'hiver. Les valeurs de rayonnement global varient entre 460 et 630 J m⁻², les plus faibles valeurs étant hivernales et les plus fortes valeurs coïncidant avec les positions zénithales du soleil.

2.1.4.2 Humidité et température de l'air

L'humidité et la température de l'air évoluent peu au cours de l'année. La température moyenne annuelle est de 26°C (Météo France, Raizet, 1951-2011) et l'écart entre la température moyenne des mois les plus frais (janvier) et les plus chauds (août) varient entre 3 et 4 °C et restent bien inférieurs aux écarts journaliers de température (5,7 °C). L'humidité relative de l'air suit le même pattern saisonnier que les précipitations ; au Raizet, en Guadeloupe elle évolue de 73 à 82 % entre les mois de mars et d'octobre.

2.1.4.3 Vents

Les vents dominants sont de secteur est à nord est, mais ils connaissent eux aussi un pattern saisonnier. Pendant la saison sèche, ils soufflent régulièrement avec des vitesses comprises entre 30 et 50 km h⁻¹. Pendant la saison des pluies, ils sont moins réguliers, plus faibles et orientés est, sud-est. Lors du passage de dépressions tropicales, les vents enregistrés atteignent des valeurs très importantes. Ainsi pendant un cyclone les vents peuvent atteindre 100 à 200 km h⁻¹ : le record enregistré en Guadeloupe étant de 270 km h⁻¹ lors du passage du cyclone Hugo en 1989 (Bouchon et al., 1991).

2.1.4.4 Pression atmosphérique

La pression atmosphérique suit également un pattern saisonnier autour d'une pression moyenne de 1013 hPa. Elle est généralement élevée lors du premier semestre de l'année (> 1015 hPa) et

diminue lors de la saison des pluies pour atteindre des valeurs proches de 1012 hPa. Le passage de cyclones peut générer temporairement de très basses pressions (jusqu'à 920 hPa)

2.1.5 Niveau de la mer

Les Antilles se caractérisent par un faible marnage (env. 60 cm). En effet, la marée est générée au large et est accentuée en arrivant sur les côtes, essentiellement lorsqu'il y a un plateau continental important (cas dans le golfe de Gascogne par exemple) et localement par la forme même des côtes (cas de la baie du Mont-Saint-Michel). Dans les Antilles, ces deux conditions ne sont pas remplies, d'où la faible amplitude des marées. Par contre le niveau des mers peut être influencé par d'autres phénomènes tels que les cyclones et le régime de pression atmosphérique. Ainsi, au mois de mars, au cœur de la saison sèche, le niveau de la mer est sensiblement plus bas (-15 cm) qu'au moment des passages de dépressions tropicales en juillet. Le passage de cyclone occasionne des marées de tempête liées aux très basses pressions au centre du phénomène qui peuvent atteindre 2 à 3 m d'amplitude. Ceci provoque un afflux d'eau de mer dans les formations côtières inondables.

2.1.6 Projections climatiques

Les modèles de projections climatiques actuellement étudiés sont à l'échelle du bassin des Caraïbes avec une résolution de 278 km. Ils ne sont donc pas particulièrement applicables à l'échelle d'une île mais donnent des tendances générales sur la quantité de précipitations potentielles dans le siècle à venir. Pour la période 2071-2100, les projections des modèles climatiques régionaux prévoient une augmentation des températures mensuelles de 1 à 4°C et une baisse de 10 à 20% des précipitations annuelles pour le sud de la Caraïbe. Les mois de janvier à juin seraient plus secs avec une baisse de 20 à 50% des précipitations et le second semestre de l'année pourrait lui aussi connaître une réduction des précipitations (Campbell et al., 2011). La température des eaux de surface devrait augmenter de 1°C ce qui engendrerait des conditions favorables pour une augmentation de la fréquence des dépressions tropicales (Angeles et al., 2007). Les projections du changement climatique prévoient également une augmentation du niveau de la mer entre 20 et 60 cm d'ici 2100 (IPCC, 2007).

2.2 La végétation et les sols des forêts côtières inondables des Antilles

2.2.1 Sols et contexte sédimentaire

Les forêts côtières inondables se développent dans des contextes sédimentaires variés entre des zones alluviales avec d'abondants apports sédimentaires minéraux et des îles océaniques avec très peu ou pas d'apports allochtones de sédiments (Woodroffe, 1992). Les îles des Antilles en général, et des Petites Antilles en particulier, sont de petites dimensions avec des bassins versants de petites tailles. En conséquence, sur leurs côtes, les apports sédimentaires allochtones sont faibles comparés aux grands systèmes continentaux de delta ou d'estuaire. Lorsque les apports sédimentaires sont faibles la mangrove peut se développer à même des substrats sableux, coralliens rocheux ou encore sur du sédiment autochtone : de la tourbe produite par la mangrove elle-même (Woodroffe, 1983). Ces mangroves forment peu à peu leur propre substrat par la production de biomasse racinaire, transformée progressivement en matière organique. Les marées étant de faible amplitude dans les Antilles, les sols restent inondés la plus grande partie de l'année dans des conditions d'anoxie telles que la matière organique se minéralise très peu. Aussi, de grandes quantités de tourbes racinaires de mangrove et de forêt marécageuse (jusqu'à 10 m de haut) ont été retrouvées dans différentes îles des Antilles et également sur les côtes caraïbes (Belize (McKee et al., 2007), Floride (Scholl, 1964), Guadeloupe (Feller et al., 1990), Jamaïque (Robinson, 1977), Panama (Phillips and Bustin, 1996), Puerto Rico (Medina et al., 2010)). Ce type de mangrove sur tourbe concernerait 780 000 ha dans les Caraïbes (FAO, 2003; McKee et al., 2007). Toutefois les forêts côtières inondables ne sont pas uniquement sur des substrats tourbeux et la sédimentation allochtone peut générer des sols argileux (Parra et al., 1986) sur lesquels des formations de mangrove se sont installées (Imbert et al., 1988; Turenne, 1997).

2.2.2 Faciès de végétation et gradient écologique

Les forêts côtières inondables antillaises offrent une grande diversité de paysages répondant à chaque contexte hydrologique particulier par une structure de végétation différente (Figure 8, p29). On peut distinguer quatre principales ceintures de végétation (Lugo and Snedaker, 1974; Imbert et al., 1988; Imbert and Ménard, 1997).

La mangrove du « bord de mer » (*fringe mangrove* au sens de Lugo et Snedaker (1974)), haute de moins d'une dizaine de mètre, est constituée par une ceinture de 5-30 m de large, structurée par le palétuvier rouge (*Rhizophora mangle*, *Rhizophoraceae*), et l'enchevêtrement de ses racines aériennes. Cette mangrove se retrouve sur les tout premiers mètres du littoral et le long des canaux qui remontent dans les terres.

En arrière de cette mangrove les peuplements de mangrove prennent une forme « arbustive » (*scrub*) sur des surfaces plus ou moins étendues. *R. mangle* y forme des fourrés très denses, ne dépassant pas 2 m de haut, d'où émergent quelques palétuviers noirs (*Avicennia germinans* et *Avicennia schauerianna*, *Avicenniaceae*) pouvant atteindre 6 – 7 m de haut. Ces deux types de végétations sont dus aux conditions édaphiques extrêmes dans lesquelles poussent les palétuviers : isolement hydrologique et peu d'apports sédimentaires, substrat constitué de tourbe racinaire, carence en phosphore (Lovelock et al., 2006a), salinité élevée, pH acide et potentiels RedOx très négatifs. Dans certains cas, d'origines naturelle ou anthropique (sur-salinité en saison sèche, affaissement et inondation d'une zone, coupure de l'hydrologie naturelle par un aménagement), les conditions de tolérance de ces espèces peuvent être dépassées et un dépérissement large touche l'ensemble de la communauté végétale. L'ensemble constitue en quelques années un paysage composé de troncs morts défeuillés sans régénération apparente au sol. Le phénomène d'« étang bois sec » décrit par Flower (2004) fait référence à un dépérissement d'origine naturelle dont les déterminants restent aujourd'hui mal compris.

En amont de ces faciès arbustifs, lorsque l'apport en élément terrigènes devient plus important, le sol est plus fertile et les peuplements de mangrove gagnent en hauteur pour atteindre 20 m de haut. Il s'agit de la mangrove « haute mixte » ou « ceinture forestière interne » (*bassin mangrove*), composée majoritairement de *R. mangle* en mélange avec *A. germinans* et/ou *Laguncularia racemosa* (*Combretaceae*). Deux strates de végétation peuvent généralement être identifiées : la strate des arbres adultes, sous forme de perchis/gaulis aux troncs élancés et dont les houppiers occupent l'espace entre 12 et 20 m de haut ; la strate des juvéniles, qui ne dépasse pas 2 m de haut et constitue, entre les racines échasses et les pneumatophores, un tapis plus ou moins dense de plantules à l'affut d'un chablis pour poursuivre leur croissance en hauteur.

Lorsque l'on poursuit le trajet depuis le lagon vers l'intérieur des terres, plusieurs faciès de végétation peuvent se rencontrer.

- A mesure que le niveau topographique s'élève, la fréquence des submersions diminue et le substrat devient essentiellement argileux avec un mince horizon tourbeux en surface. Les conditions importantes d'évapotranspiration durant la saison sèche favorisent alors la concentration du sel dans le sol et la salinité de ces sites atteint des valeurs très élevées. Au fur et à mesure que la salinité augmente, la voute de la mangrove s'abaisse et les peuplements sont de plus en plus dominés par *A. germinans* pour devenir monospécifiques. En arrière de ces peuplements la salinité devient telle qu'aucun ligneux ne parvient à s'installer de manière pérenne. Le sol y est argileux, pulvérulent et dépourvu de toute végétation. Ces sols rappellent les profils de tanne observés à proximité de la mangrove au Sénégal (Vieillefon, 1977).
- Dans les plaines inondables et le long des estuaires, la baisse de la salinité des eaux interstitielles liée à l'éloignement de la côte conduit à des peuplements progressivement dominés par *L. racemosa* sur argiles et tourbes, jusqu'à aboutir à de rares peuplements monospécifiques de *L. racemosa*.
- En arrière de certaines mangroves, lorsque la salinité continue de diminuer, l'écotone entre mangrove et forêt marécageuse se caractérise par un enchevêtrement de lianes (*Rhabdadenia biflora*, *Cydista aequinoctialis*, *Hippocratea volubilis*) sur une largeur d'une dizaine de mètre. La forêt marécageuse à *Pterocarpus officinalis* (*Papillonaceae*) se développe ensuite sur des sols tourbeux dont la salinité diminue de 20 à 0 g l⁻¹, la hauteur de sa voute et la surface terrière augmentent progressivement.
- Il est également possible de trouver des étendues marécageuses non arborées sous forme de marais à *Cladium jamaicense* (*Cyperaceae*) (Imbert and Delbé, 2006) dont la hauteur et la richesse diminuent avec l'augmentation des niveaux d'eau, salinité et de potentiels RedOx.

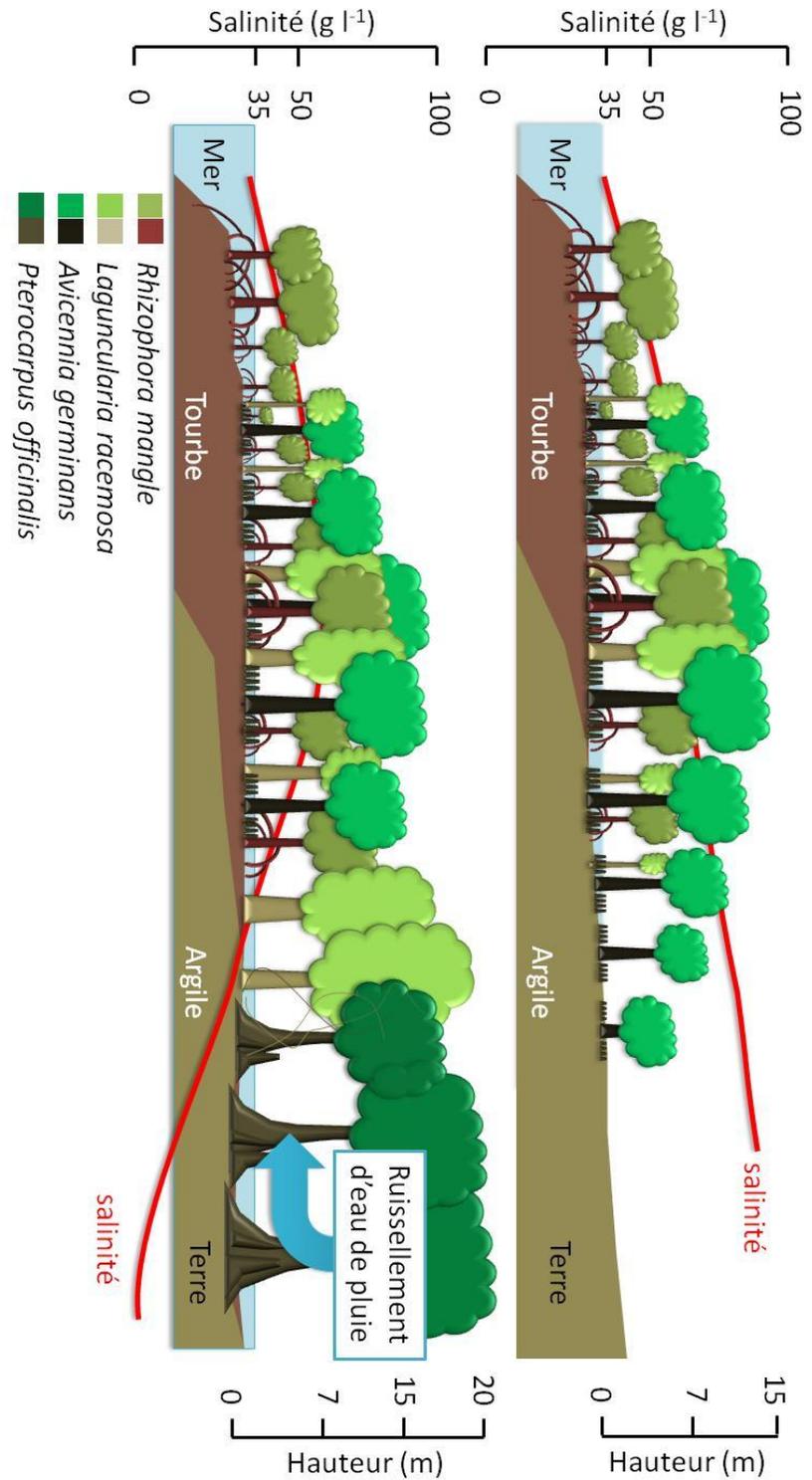


Figure 8. Schéma des grands types de peuplement de forêt côtière inondable en fonction du gradient mer-terre, de la texture majoritaire du sol et des variations spatiales de la salinité (d'après Imbert et al., 1988).

2.2.3 Les principales espèces ligneuses des forêts côtières inondables antillaises

La flore de mangrove est relativement pauvre par rapport aux forêts de terre ferme situées aux mêmes latitudes. Dans les Antilles, elle ne compte que trois espèces ligneuses dominantes (*R. mangle*, *A. germinans*, *L. racemosa*) auxquelles est associée *A. schaueriana* dans le faciès arbustif (Davis, 1940).

La forêt marécageuse à *P. officinalis* est essentiellement composée de *P. officinalis* (56 et 99 % des effectifs) (Migeot, 2010). De nombreuses autres espèces accompagnent *P. officinalis* en forêt marécageuse, Imbert et al. (2000a) donne un total de 178 espèces de plantes vasculaires dans ces forêts. *P. officinalis* mis à part, une seule autre espèce est ubiquiste, une liane : *Hippocratea volubilis*. La forêt marécageuse à *P. officinalis* héberge quelques espèces végétales rares dans les Antilles, voire endémiques de la Guadeloupe (e.g. *Aechmea flemingii*, *Broméliaceae*).

Les paragraphes qui suivent présentent une à une les espèces principales des formations côtières inondables.

2.2.3.1 *Rhizophora mangle*

Rhizophora mangle L. (1753) (*Rhizophoraceae*) ou palétuvier rouge se caractérise par des racines échasses caractéristiques en forme d'arcs (Figure 9). Cette espèce sempervirente peut atteindre plus 20 m de haut et développer, lorsque le sol est salé et oligotrophe, un port arbustif, avec des individus inférieurs à 2 m. Les feuilles sont opposées décussées, avec un limbe de 4-5 cm de large sur 11 cm de long, dont l'extrémité apicale est arrondie. Le pétiole de 2 cm de long est de couleur vert clair. Le fruit constitue prend une forme en olive verte de 2 cm de long. Dès la fécondation, l'embryon ne cesse de s'allonger pour devenir une plantule qui reste accrochée à l'arbre mère jusqu'à atteindre 20-30 cm de long. La plantule est photosynthétiquement active, mûrit et finit par se détacher de l'arbre mère. Selon Rabinowitz (1978), la plantule de *R. mangle* (improprement appelée « propagule ») pourrait rester en flottaison entre 20 et 100 jours et rester viable plus d'un an dans l'eau de mer.

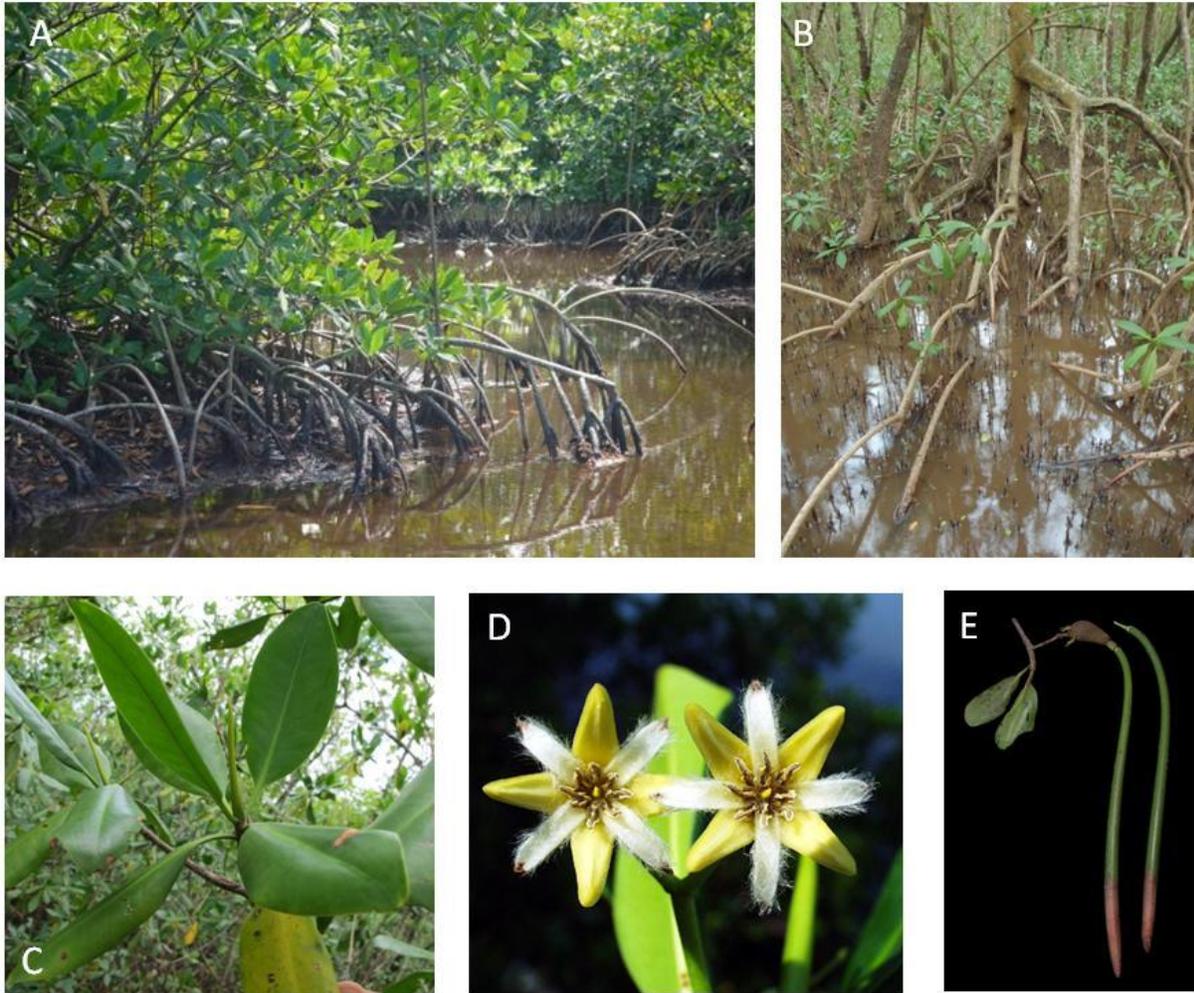


Figure 9. Photographies d'ensemble et de détails de *R. mangle*. A : peuplement monospécifique de *R. mangle* en bordure de chenal, B : racines échasses de *R. mangle* dans un peuplement de mangrove haute, C : feuilles, D : fleur, E : fruit.

2.2.3.2 *Avicennia germinans*

Avicennia germinans (L.) L. (1764) (*Avicenniaceae* ou *Acanthaceae*) est appelé localement « palétuvier noir » à cause de son tronc à l'apparence noire due à la fixation sur son écorce d'une algue de couleur foncée (Figure 10). Cette espèce peut atteindre plus de 20 m de haut. Lorsqu'elle croît dans des conditions très contraignantes, elle peut prendre un port bas et buissonnant. Les racines se développent horizontalement à quelques dizaines de centimètres sous le sol et produisent à intervalles réguliers des pneumatophores et des racines absorbantes. Une coupe transversale du tronc révèle des tissus secondaires très particuliers, avec une alternance de xylème et de phloème rappelant les cernes de croissance. Les feuilles sont opposées décussés, de forme lancéolée (3 cm de large et 11 cm de long) avec des pétioles courts (inférieurs à 2 cm), prolongés

par une nervure centrale très résistante. Les limbes portent des glandes spécialisées dans l'excrétion de sel. En période sèche, il est fréquent d'observer de petits cristaux de sel sur la face supérieure des feuilles. Les fleurs sont petites, blanches et portent 4 pétales disposés en croix. Le fruit en ellipse mesure environ 3 cm de long à maturité. Dès sa chute, le fruit perd son péricarpe et manifeste le caractère vivipare de son genre : l'embryon apparaît entouré de deux cotylédons charnus chlorophylliens repliés en « V » et la radicule, bien développée, est dotée sur sa partie distale de fines soies retroxes qui contribuent à son ancrage dans le substrat. La plantule d'*A. germinans* ainsi disséminée peut flotter et rester viable après 110 jours passés dans l'eau de mer (Rabinowitz, 1978).

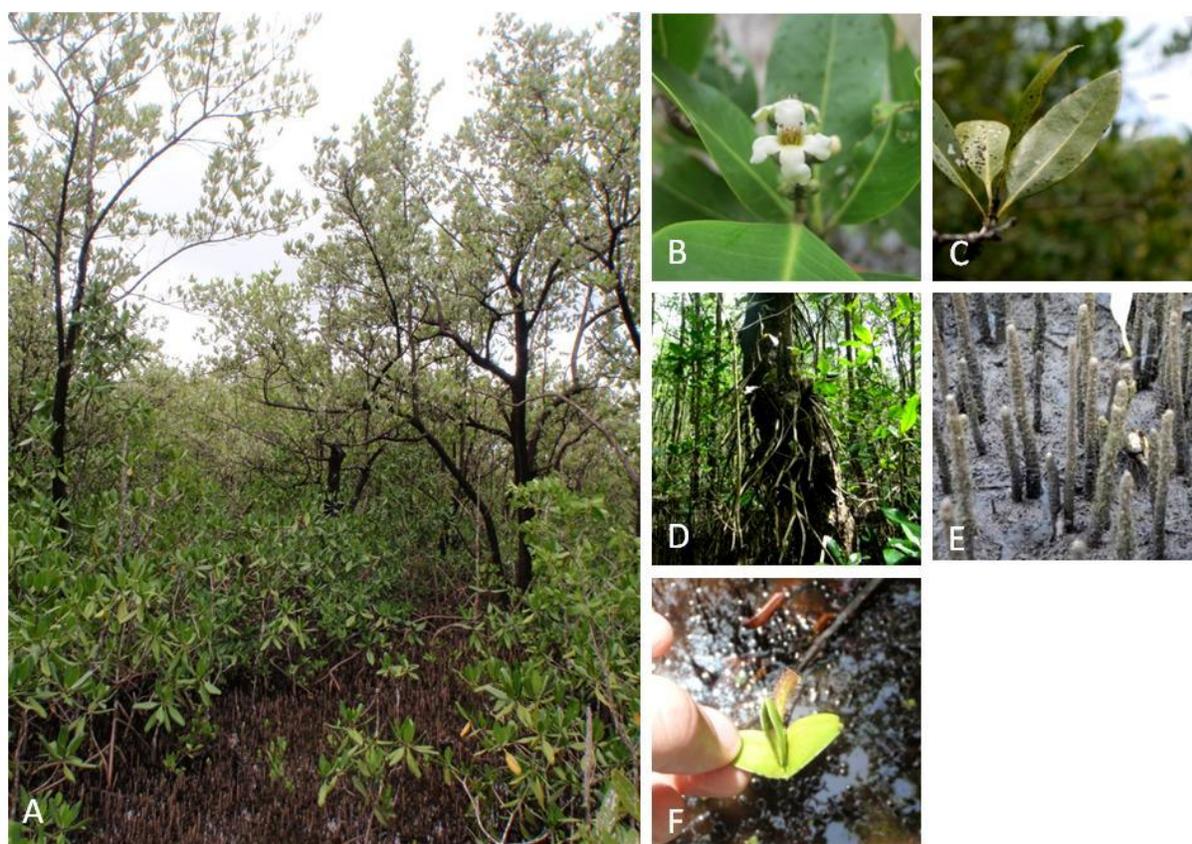


Figure 10. Photographies d'ensemble et de détail d'*A. germinans*. A : individus d'*A. germinans* dominants des *R. mangle* arbustifs, B : fleur d'*A. germinans*, C : feuille, D : racines aériennes, E : pneumatophores, F : plantule.

2.2.3.3 *Laguncularia racemosa*

Laguncularia racemosa (L.) C.F.Gaertn. (1807) (*Combretaceae*) ou « palétuvier blanc » est une espèce typique des endroits les moins salés de la mangrove où il peut s'établir en peuplement monospécifique (Figure 11). Des pneumatophores, renflés à leur extrémité, sont émis en quantité variable selon la fréquence d'inondation et peuvent être complètement absents dans certaines situations exondées. Les feuilles ovales (3 cm de large et 8 cm de long), strictement opposées décussées, et les paires de glandes aux extrémités d'un pétiole rouge constituent d'efficaces critères d'identification de l'espèce sur le terrain. Les glandes présentes sur le pétiole constituent une source extra florale de nectar (Tomlinson, 1986) et d'autres glandes dans le limbe remplissent une fonction d'excrétion de sel (Sobrado, 2004). L'écorce est rugueuse, fissurée verticalement et plutôt claire (portant fréquemment des lichens de couleur orangé, gris ou blancs). Les fleurs, blanches, font entre 4 et 5 mm de diamètre et sont agrégées en panicules. Le fruit de 2 cm de long est oblong et cannelé longitudinalement. Il peut flotter une trentaine de jours dans l'eau de mer et rester viable (Rabinowitz, 1978).

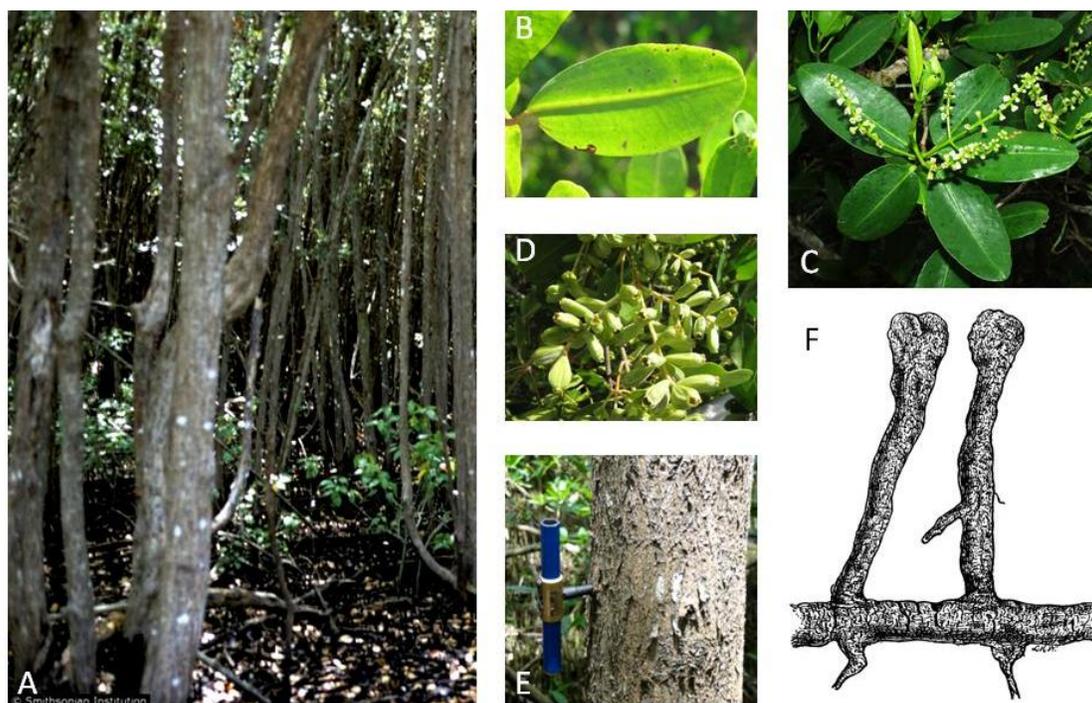


Figure 11. Photographies d'ensemble et de détails et dessin de *L. racemosa*. A : peuplement de *L. racemosa* en mélange avec *R. mangle*, B : feuille, C : inflorescence, D : fruits, E : détail de l'écorce, F : pneumatophores¹¹.

¹¹ Photographies C et F de la Figure 11 tirées respectivement depuis <http://eol.org/pages/487142/overview> et <http://etc.usf.edu/clipart>

2.2.3.4 *Pterocarpus officinalis*

En forêt marécageuse, *Pterocarpus officinalis* Jacq. (1763) (*Fabaceae*) est facilement reconnaissable à la structure de son tronc qui développe de grands contreforts drapés, pouvant atteindre 5 m de hauteur (Figure 12). L'arbre atteint à son maximum 40 m de haut avec un diamètre de 90 cm à hauteur de poitrine (Weaver, 1997). Les feuilles sont alternes, composées de 5 à 11 folioles mesurant 5 à 21 cm de longueur. Le pétiole est long de 3 à 10 cm et renflé au niveau de son insertion sur la tige. Les fleurs sont jaunes marbrées de brun-rouge, petites et regroupées en panicule d'une dizaine de centimètres de long. Le fruit est une gousse ailée de 3 à 5 cm de diamètre, le plus souvent comportant une seule graine. Cette gousse est capable de germer alors qu'elle flotte sur l'eau, mais l'appareil racinaire ne se développe que lorsque la gousse s'échoue sur le sol humide. Les tiges peuvent présenter de nombreux axes en raison d'une forte capacité de réitération qui confère à *P. officinalis* un avantage sélectif pour restaurer la canopée (Lescure, 1980), en particulier après le passage de cyclone (Bouchon et al., 1991). Cette particularité peut expliquer le caractère monospécifique de ces peuplements dans lesquels la salinité, lorsqu'elle est faible, ne constitue pas toujours un facteur limitant pour d'autres espèces (e.g. *Symphonia globulifera*) (Imbert et al., 2000a). En forêt, la régénération de *P. officinalis* se constitue en patch épars, avec des densités très importantes au niveau des zones où le sol est peu fréquemment inondé. Les graines se dispersent par flottaison, dérivent et échouent notamment au pied des arbres adultes où le sol est surélevé par l'accumulation de litière (Alvarez-Lopez, 1990).



Figure 12. Photographies d'ensemble et de détails de *P. officinalis*. A : peuplement monospécifique de *P. officinalis* adultes dont le sol est tapissé de plantules, B : semis groupé de plantules de *P. officinalis*, C : contreforts, D : feuille composée, E : fleurs, F : graine¹².

¹² Photographies D et E de la Figure 12 tirées depuis <http://biogeodb.stri.si.edu/biodiversity/species/25236>

3 Stress environnementaux, contraintes physiologiques et adaptations des espèces de forêts côtières inondables

Le positionnement particulier des forêts côtières inondables entre la terre et la mer implique différents stress environnementaux pour les arbres qui s’y développent. Les différentes espèces présentes ont toutes mises en place des fonctionnements pour germer, croître et se reproduire malgré ces stress. Dans un premier paragraphe, les principaux concepts de l’écophysiologie sont définis. Les paragraphes suivants précisent la nature des différents stress environnementaux auxquels sont soumis les arbres des forêts côtières inondables, et décrivent les différents mécanismes mis en place par ces plantes pour survivre dans leur environnement.

3.1 Définitions

Ce paragraphe donne les définitions des principaux concepts utilisés en écophysiologie et repris dans la suite de l’étude.

3.1.1 Stress environnemental, réponse physiologique

L’écophysiologie est l’étude du fonctionnement des plantes dans leurs environnements. Les termes et les concepts de cette discipline ont été définis par Levitt (1972) en analogie avec la physique des matériaux.

En physique des matériaux, le *stress* représente une force qui s’exerce sur une surface et se traduit par une *réponse* dont la mesure correspond à la mesure de la déformation du matériau soumis au stress.

Ces concepts se transposent facilement au monde biologique. Le *stress* correspond aux variations environnementales susceptibles d’être défavorables aux organismes, la *réponse* correspond aux modifications physiologiques et biochimiques des organismes en réponse aux stress.

3.1.2 Adaptation et plasticité

L’*adaptation* est un processus évolutif qui augmente les performances d’une population. Par exemple, le long d’un gradient d’intensité de stress la performance des individus d’une espèce

n'est pas constante. La performance (réponse) moyenne reflète l'*adaptation* de l'espèce au stress environnemental (Figure 13). La diversité des performances des individus pour une intensité de stress donnée reflète la *plasticité* de l'espèce à s'adapter plus ou moins bien au stress.

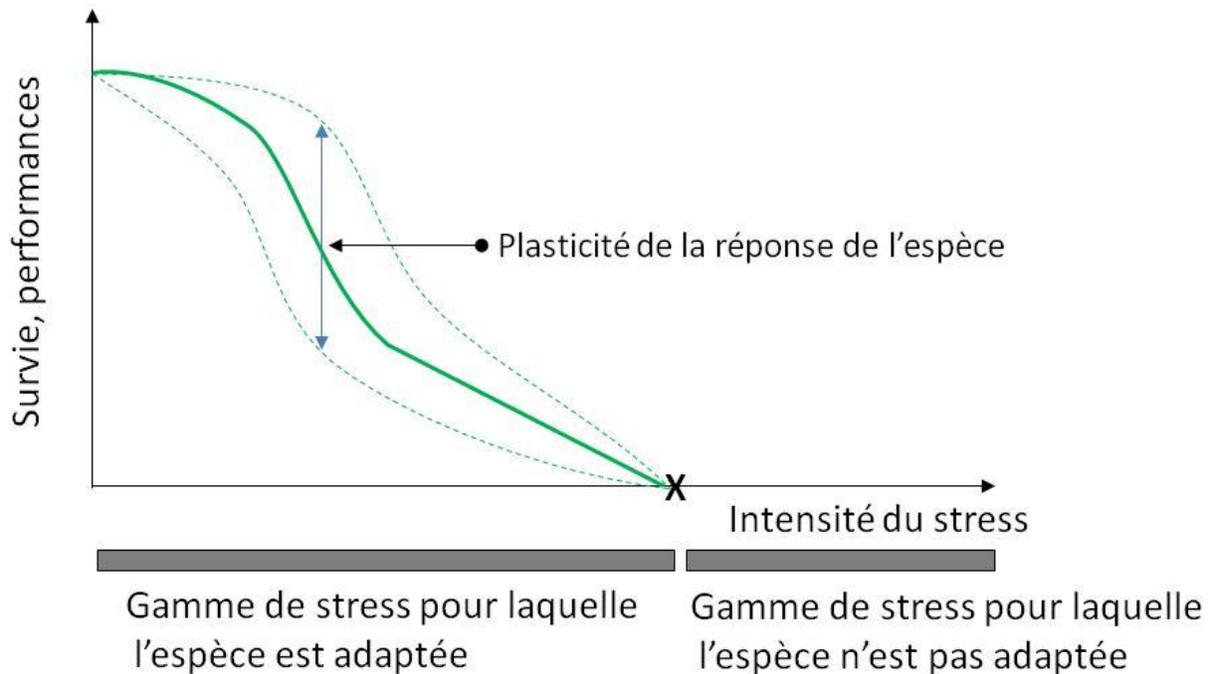


Figure 13. Variation théorique de performances de croissance en fonction de l'intensité d'un stress pour une espèce. La courbe pleine représente les performances moyennes de l'espèce au stress, la courbe enveloppe représente la diversité de performance des individus de l'espèce. La croix représente l'absence de survie de l'espèce à partir d'une certaine intensité de stress.

3.1.3 Acclimatation, sensibilité, tolérance, résistance

Lorsqu'un individu est confronté à une modification de ses conditions environnementales (soumis à un stress) deux phases de réponse peuvent être distinguées (Figure 14 A). Une première phase d'*acclimatation* au cours de laquelle les performances de l'individu ne sont pas encore stabilisées, et une seconde phase où les performances sont stables dans le temps et dépendent de l'*adaptation* de l'espèce à cette intensité de stress.

L'*acclimatation* est un processus d'ajustement physiologique et/ou biochimique d'un individu à un stress pour atteindre un nouvel état de performances.

Une fois la phase d'ajustement passée, la comparaison du nouvel état de performances de l'individu avec son état avant le début du stress permet de définir les individus *sensibles*, qui ne

survivent pas à la nouvelle intensité de stress, les individus *résistants*, dont les performances à la nouvelle intensité de stress se stabilisent au même niveau de performance qu'avant le début du stress, et les individus *tolérants*, dont les performances à la nouvelle intensité de stress sont inférieures aux performances avant le début du stress. Aussi, la *tolérance* peut être définie comme le rapport entre l'état de performance final, à la nouvelle intensité de stress, et l'état de performance initial, avant le début du stress.

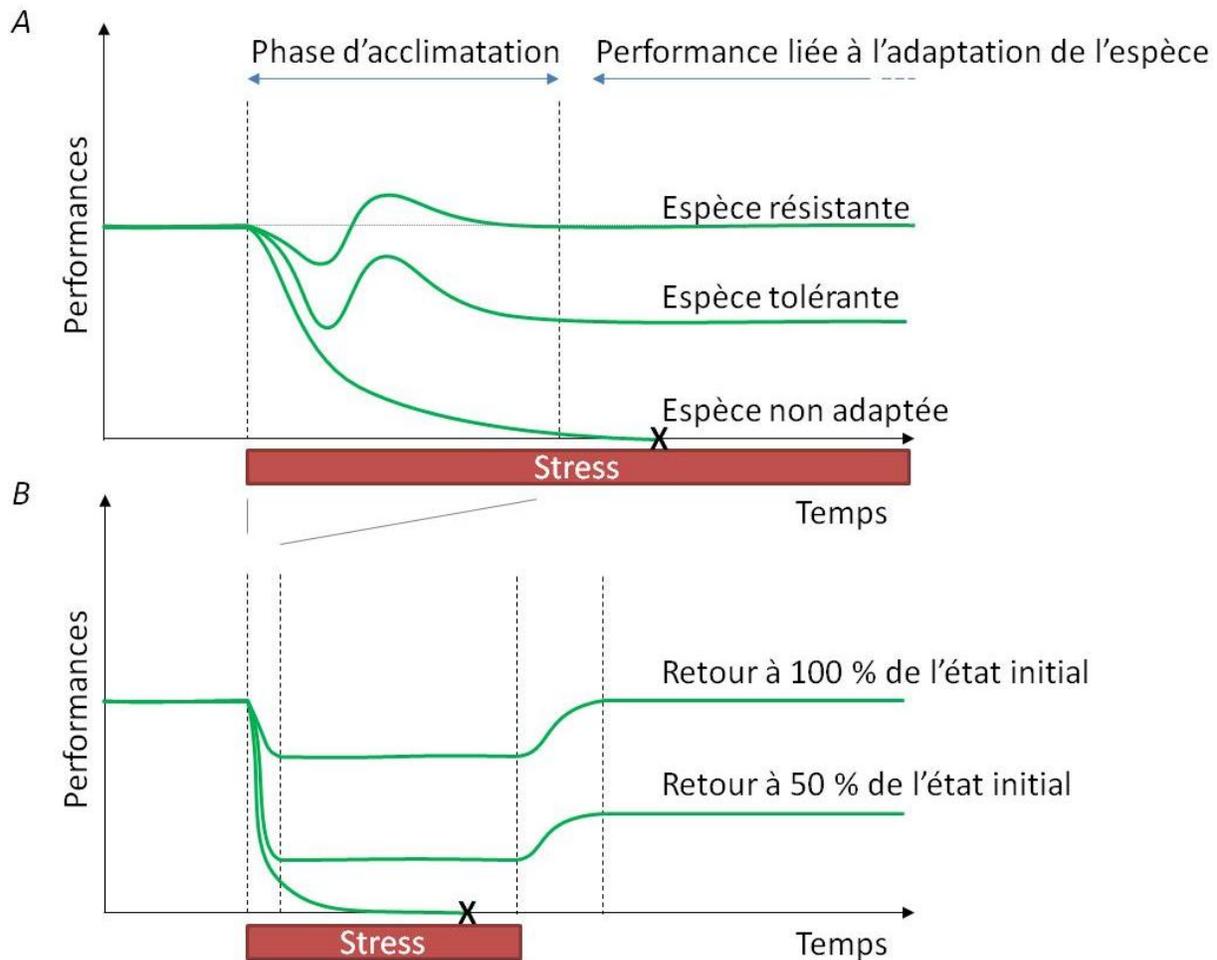


Figure 14. Représentation théorique des différentes réponses des performances de croissance d'une espèce ou d'un individu à un stress prolongé (A), ou à un stress ponctuel (B). La croix (X) représente l'absence de survie de l'espèce.

3.1.4 Retour à l'état initial

D'une manière générale, les conditions environnementales et les intensités de stress varient et il est fréquent qu'un stress soit limité dans le temps. L'arrêt du stress entraîne une nouvelle phase d'acclimatation et l'individu atteint un nouvel état de performances. Le *retour à l'état initial* d'un

individu au stress est sa capacité à retrouver ses performances de croissance initiales lorsque les conditions de stress s'arrêtent (Figure 14 B). Aussi, le *retour à l'état initial* peut être défini comme le rapport entre les nouvelles performances après l'arrêt du stress et les performances avant le début du stress. Par exemple, un individu peut retrouver ses performances initiales à 100 %, alors qu'un autre individu qui ne parvient pas à retrouver ses performances initiales même après l'arrêt du stress sera plus ou moins résilient. Pour continuer l'analogie avec la physique de résistance des matériaux, on pourra dire que la réponse d'un individu résilient à 100 % est *élastique*, alors que celle d'un individu moins résilient sera *plastique*.

Les paragraphes qui suivent détaillent les stress auxquels sont soumises les espèces ligneuses de forêt côtière inondable et décrivent les différents mécanismes mis en place (adaptations, stratégies de tolérance) par ces plantes pour survivre dans leur environnement.

3.2 Inondation et hypoxie des sols

Dans les forêts côtières inondables, l'inondation des sols varie entre des rythmes d'inondation saisonniers et une inondation quasiment permanente. Au moment d'un épisode d'inondation, les concentrations d'oxygène dans le sol peuvent être réduites de 28 % en 6 h, 72 % en 20 h et complètement anoxiques lorsque l'inondation se prolonge au-delà de 48 h. Moins de 24 h après le début d'une inondation, des pressions partielles d'oxygène plus basses peuvent être observées dans les aérénchymes racinaires (McKee, 1996). Pendant une anoxie d'une courte durée, les racines peuvent fonctionner en anaérobiose quelques temps (McKee and Mendelsohn, 1987), cependant le métabolisme des racines, basé sur la respiration, est perturbé par le manque d'oxygène dans le sol.

Les réponses du métabolisme à l'hypoxie sont une diminution de la photosynthèse, une augmentation de la concentration en alcool déshydrogénase (ADH). Les effets de l'hypoxie peuvent également aller jusqu'à une diminution de la surface des feuilles et de la biomasse produite (Pezeshki et al., 1997).

La stratégie la plus efficace consiste à éviter l'hypoxie en développant des systèmes d'aération internes (aérénchymes, lenticelles). Or, en fonction des adaptations mises en place, les espèces de forêt côtière inondable n'ont pas la même tolérance à l'hypoxie. En travaillant sur les trois espèces de mangrove caribéenne, Mc Kee (1996) a montré que l'espèce la plus résistante au stress

hypoxique était *R. mangle*. La structure de ses racines est composée d'un large aerenchyme et de nombreuses lenticelles dans les racines plongeantes qui acheminent l'oxygène aux radicelles plus efficacement que les pneumatophores d'*A. germinans* et de *L. racemosa*. Toutefois, un moindre accès à l'oxygène ne semble pas impacter trop fortement la morphologie d'*A. germinans* et de *L. racemosa* qui ont montré des taux de croissance, des surfaces foliaires et un diamètre au collet du même ordre de grandeur dans des traitements hypoxiques et dans des traitements aérés (McKee, 1996). En revanche, dans une expérience cherchant à induire des potentiels RedOx fortement négatifs (-200 mV), généralement observé dans le cadre d'inondation (et donc d'hypoxie) prolongée, il a été démontré qu'*A. germinans* diminuait sa biomasse totale et en particulier sa biomasse racinaire alors que celle de *R. mangle* reste constante (Pezeshki et al., 1997).

R. mangle a adapté son système racinaire de manière à éviter l'hypoxie et à y être résistant. *A. germinans* et *L. racemosa* tolèrent l'hypoxie, la réponse au stress prenant la forme d'une légère réduction de caractères morphologiques.

Par ailleurs, les résultats d'une expérience suggèrent que les plantules de palétuvier parviennent également à aérer la rhizosphère à proximité immédiate afin de limiter les contacts des racines avec les espèces réduites qui peuvent devenir toxiques (H₂S) (McKee, 1996).

3.3 Salinité

3.3.1 Stress liés à la salinité

Dans les écosystèmes de mangrove, la salinité varie dans l'espace et dans le temps. Généralement, dans les Antilles, la salinité augmente depuis la mer vers l'intérieur des terres et elle diminue plus en amont au contact de la nappe aquifère issue des bassins versants. Ces patterns de salinité sont à l'origine des différents peuplements en « bandes » parallèles au rivage (Davis, 1940). La salinité varie également dans le temps avec l'alternance des saisons. Dans les cours d'eau, la salinité est moindre en amont et les salinités élevées sont repoussées en aval par le flux d'eau douce lié aux précipitations. En saison sèche l'influence de la mer remonte plus en amont dans les cours d'eau et la salinité augmente (Ridd and Stieglitz, 2002). En dehors des cours d'eau, les saisons influencent également les entrées de mer dans la mangrove et l'apport d'eau douce par les précipitations. Dans les sites plus salés que l'eau de mer, la saison des pluies et les niveaux ma-

rins élevés entraînent une dilution et ou un lessivage de la solution hypersalée du sol. L'apport direct d'eau douce par les précipitations tend également à diminuer la salinité. En saison sèche, la mer a un niveau plus bas, l'évapotranspiration importante du couvert diminue la quantité d'eau dans les sols et augmente la concentration en sel du sol dans le même temps¹³. L'espace et le temps imposent donc une gamme de salinité importante à laquelle les palétuviers ont du respectivement s'adapter et s'acclimater.

Les effets de la salinité peuvent impacter le fonctionnement des plantes à différents niveaux. Les fortes concentrations ioniques d'une solution salée abaissent la composante osmotique de son potentiel hydrique et rendent l'eau moins disponible pour la plante. En ce sens le stress salin constitue en partie un stress hydrique. Par ailleurs, l'excès des ions Na^+ peut entraîner une compétition avec d'autres ions essentiels (K^+ , Ca^{2+}) et engendrer des carences nutritives. Enfin, il convient de préciser que la question de la sensibilité des enzymes des plantes halophytes aux ions Na^+ et Cl^- reste débattue (Wang et al., 2011; Krauss and Ball, 2013). En effet, la plupart des travaux récents (Munns, 2002; Krauss et al., 2008; Munns and Tester, 2008) relatant cette question se basent sur une publication âgée d'une trentaine d'années (Flowers et al., 1977), alors que ce même auteur a bien relevé, quelques années plus tard, les limites des protocoles expérimentaux testés à l'époque (Flowers et al., 1986). La publication de Flowers et al. (1977) et sa reprise par de nombreux auteurs ont répandu l'idée générale que les enzymes des halophytes étaient aussi sensibles que celles des glycophytes à l'augmentation de la concentration en Na^+ et Cl^- dans le cytosol. Cependant ceci ne semble pas se vérifier (i) pour toutes les enzymes (Flowers and Hall, 1978; Flowers, 1985; Takemura et al., 2000) et (ii) quelques enzymes d'halophytes ont montré une résistance particulière à de fortes concentrations de NaCl (Hernandez et al., 1994; Tejera García et al., 2007).

3.3.2 Stratégies de tolérance à la salinité

Les plantes halophytes mobilisent trois stratégies principales afin de tolérer les contraintes physiologiques liées à la salinité. (i) L'exclusion de sel permet un flux d'entrée de sel le plus bas possible, (ii) la compartimentation consiste à stocker les ions Na^+ et Cl^- en excès dans des organes et/ou organites non photosynthétiques et (iii) la sécrétion qui consiste à excréter le sel en dehors

¹³ Les variations saisonnières de la salinité seront détaillées dans le chapitre II (p56).

de l'organisme. S'il semble que toutes les espèces pratiquent l'exclusion et la compartimentation, seules quelques unes (*A. germinans*, *L. racemosa*) possèdent des glandes spécialisées dans la sécrétion du sel.

3.3.2.1 Exclusion

Les espèces de mangrove parviennent à limiter le flux entrant de sel dans leurs racines par un mécanisme d'ultrafiltration (Scholander, 1968; Aziz and Khan, 2001a). Le mécanisme exact de n'est pas encore complètement caractérisé mais serait essentiellement physique. Les pressions hydrostatiques négatives développées par les plantes au moment de la transpiration seraient suffisantes pour compenser le potentiel hydrique négatif de la solution du sol. L'eau est ainsi attirée vers l'intérieur du système racinaire, les ions et les substances non désirées en restant exclues. Un autre aspect de l'exclusion repose sur des mécanismes de transport actif des ions Na^+ et Cl^- , qui sont entrés dans la racine, vers l'extérieur, donc contre leurs gradients de concentration. Ce transport mobilise des antiporteurs Na^+/H^+ et de pompes à proton ATP dépendantes. La salinité de la sève de *R. mangle* est très peu salée ($<1 \text{ g l}^{-1}$) (Medina and Francisco, 1997) et chez d'autres espèces les concentrations en sève mesurées sont très inférieures (de 90 %) à la salinité de l'eau de mer (Lawton et al., 1981).

3.3.2.2 Compartimentation

La compartimentation du sel se fait en séquestrant les ions dans les vacuoles des feuilles, les feuilles deviennent de plus en plus salées avec l'âge (Lugo et al., 2007b) et leur abscission permet à la plante d'éliminer le sel accumulé (Aziz and Khan, 2001b). Une augmentation de la teneur en sel dans les organes non photosynthétiques (racines, tiges, rachis) est également privilégiée chez les plantes les moins tolérantes comme *P. officinalis* (Medina et al., 2007; Dulorme et al., 2010). La régulation de l'entrée d'ions K^+ par rapport aux ions Na^+ , l'expulsion de Na^+ hors de la cellule et l'utilisation privilégiée des ions Na^+ pour l'ajustement osmotique sont autant de stratégies mise en œuvre par les palétuviers pour maintenir des ratios K^+/Na^+ élevés nécessaires au bon fonctionnement de la cellule. La séquestration dans la vacuole des ions Na^+ est une stratégie particulièrement coûteuse en énergie puisqu'elle repose sur l'expression et l'activité d'antiporteurs Na^+/H^+ et de pompes à proton ATP dépendantes.

Une autre stratégie de compartimentation observée chez *R. mangle* et *L. racemosa* consiste à charger préférentiellement les feuilles âgées en sel de manière à ce que leur abscission entraîne une perte en sel (Lugo et al., 2007b).

3.3.2.3 Excrétion

Les plantes pourvues de glandes à sel (e.g. *A. germinans*, *L. racemosa*) régulent en partie leur salinité foliaire en excréant le sel en excès (Tomlinson, 1986). Il a été montré que le mécanisme d'excrétion du sel était indépendant de l'activité photosynthétique et lié à l'activité mitochondriale via une H⁺/ATPase (Dschida et al., 1992). Au cours d'un suivi saisonnier des flux d'excrétion de sel, il a été montré que la quantité de sel excrété dépendait de la salinité du milieu, les taux d'excrétion de sel étant plus importants au cours des périodes sèches et salées (Sobrado, 2002). On peut penser que ce mécanisme a un fort coût énergétique et il est certain que la gestion du sel par les plantes munies de glandes excrétrices ne repose pas uniquement sur ce mécanisme.

3.3.3 Réponses morphologiques et physiologiques au stress salin

Malgré les différentes stratégies de tolérance à la salinité, les ions Na⁺ et Cl⁻ finissent toujours par rompre l'homéostasie des plantes. Les plantes doivent alors tolérer cette salinité et subissent un certain nombre de contraintes morphologiques et physiologiques.

3.3.3.1 Réponses morphologiques

Les aspects les plus visibles de la contrainte saline sont d'ordre morphologique. Au niveau de la plante, la salinité réduit le taux de croissance, la productivité primaire, la hauteur des plants, la surface foliaire et la surface spécifique foliaire (SLA) des quatre espèces étudiées (Medina and Francisco, 1997; Cardona-Olarte et al., 2006; Dulorme et al., 2010). Au niveau du peuplement, l'indice de surface foliaire (LAI), la hauteur des arbres et la surface terrière sont plus faibles en mangrove et en forêt marécageuse lorsque la salinité est plus importante (Cheeseman and Lovelock, 2004; Lovelock et al., 2006a; Rivera-Ocasio et al., 2007; Krauss et al., 2008; Migeot, 2010).

3.3.3.2 Accumulation de composés osmotiques compatibles

Un aspect important de la gestion de la salinité par les plantes réside dans leur capacité à contrebalancer l'osmolarité importante du sel par des composés osmotiques compatibles avec leur fonctionnement (Parida and Jha, 2010). Les plantes produisent et accumulent une grande quantité de composés de faibles masses moléculaires qui ne protègent le fonctionnement enzymatique et les réactions biochimiques. Ces composés sont produits en d'autant plus grand nombre que la salinité du milieu est importante (Parida et al., 2002). Les composés osmotiques utilisés par les plantes sont assez nombreux, varient d'une espèce à l'autre. (Parida and Das, 2005). Cette stratégie a toutefois un cout qui peut devenir important, la production de chaque composé nécessitant 30 à 50 ATP (Munns, 2002).

3.3.3.3 Diminution du potentiel hydrique

L'accumulation des composés osmotiques compatibles et des fortes valeurs de transpirations sont nécessaires pour maintenir un flux d'eau ascendant depuis les racines vers les stomates. A titre de comparaison la composition en sel de l'eau de mer (libre) est équivalente à un potentiel hydrique de -2,5 MPa (Sperry et al., 1988). Lorsque la salinité augmente les potentiels hydriques minimums peuvent diminuer jusqu'à des valeurs très négatives (-6 MPa) (Scholander, 1968; Aziz and Khan, 2001a).

3.3.3.4 Limitation des échanges gazeux foliaires

La plupart des études sur le stress salin ont mis en évidence une diminution de l'assimilation en carbone avec l'augmentation de la salinité. Ces travaux montrent que la salinité affecte l'assimilation en carbone en diminuant la conductance stomatique (Ball and Farquhar, 1984b; Aziz and Khan, 2001b; Cheeseman and Lovelock, 2004; Lugo et al., 2007b). A plus long terme les taux de croissance relatif (Relative Growth Rate) sont affectés (Cardona-Olarte et al., 2006; Lopez-Hoffman et al., 2006; Lovelock et al., 2006b). Cependant, lorsque la salinité est plus élevée la conductance stomatique diminue plus que l'assimilation et amène à des efficacités d'utilisation de l'eau (rapport l'assimilation et la conductance stomatique) plus importantes (Sobrado, 1999b; Krauss and Allen, 2003; Lovelock and Feller, 2003; Cheeseman and Lovelock, 2004; Lopez-Hoffman et al., 2006; Lugo et al., 2007a; Krauss et al., 2008).

3.3.3.5 Osmolarité de la sève et diminution de la conductivité hydraulique

En mangrove, il a été montré que l'osmolarité de la sève suivait étroitement la concentration en sel de la solution du sol pour des salinités entre 0 et 30 g l⁻¹. Au-delà l'osmolarité de la sève devient plus variable (Medina and Francisco, 1997). Cette relation peut être expliquée par l'augmentation de la synthèse d'osmolites avec l'augmentation de la salinité et les limites de la stratégie d'exclusion.

Il a également été montré que la conductivité hydraulique de tissus conducteurs dépourvus d'embolie était liée à l'osmolarité de la sève (Lopez-Portillo et al., 2005). Un optimum de conductivité hydraulique est atteint pour des sèves avec un potentiel osmotique de -0,8 MPa. Lorsque la sève atteint l'osmolarité de l'eau de mer la conductivité hydraulique est réduite de 70 %. Cette diminution de conductivité hydraulique est attribuée aux relations entre les ions et les hydrogels au niveau des ponctuations. En augmentant l'osmolarité de la sève, salinité extérieure peut indirectement agir sur les capacités de conduction de la sève.

3.3.3.6 Embolie et perte de conductance hydraulique

La baisse des potentiels hydriques entraîne une augmentation de la tension de la sève dans le xylème. Lorsque la tension devient trop importante des pertes de conductivité hydrauliques peuvent être observées. Les conductivités hydrauliques de *L. racemosa* et *R. mangle* diminuent de moitié pour des potentiels hydriques respectivement de -3,5 MPa (Ewers et al., 2004) et -5 MPa (Sperry et al., 1988). Ces pertes de conductivité hydraulique sont dues à l'apparition du phénomène d'embolie dans le xylème. Sous les fortes dépressions de la sève, des bulles d'air se forment et stoppent le flux de sève dans un vaisseau.

3.3.3.7 Diminution du flux de sève

Il a été montré que la transpiration et le flux de sève diminuait dans un contexte plus salé chez *A. germinans* (Muller et al., 2009a) et chez *P. officinalis* (Dulorme et al., 2010). La baisse de conductance stomatique, la perturbation des hydrogels du xylème et l'apparition d'embolie contribuent à expliquer une réduction du flux de sève lorsque la salinité devient importante.

3.4 Carences en nutriments

La quantité de nutriment disponible est un facteur essentiel qui influence la structure dans toutes les communautés végétales (Tilman, 1987), y compris dans les forêts côtières inondables (Lovelock and Feller, 2003). Dans certaines régions, et en particulier dans les Antilles, les forêts côtières inondables ne sont pas proches des sources terrigènes de nutriment (*e.g.* estuaires) et se développent sur des sols très pauvres. Dans ces conditions, certaines mangroves se développent sur de la tourbe racinaire peu dégradée et les racines nouvellement émises colonisent les galeries des anciennes racines à la recherche de nutriment (McKee, 2001). Le fonctionnement des palétuviers s'est avéré très sensible à la teneur en azote et en phosphore du sol que cela soit dans des expériences en conditions contrôlées (Yates et al., 2002) ou sur le terrain (Lovelock et al., 2004). Les zones avec les plus fortes teneurs en azote et phosphore conduisent à des taux de croissance plus élevés, des surfaces foliaires plus importantes et une augmentation de la conductivité hydraulique et des échanges gazeux foliaires (Lovelock et al., 2004; Lovelock et al., 2006b). A l'échelle de la structure forestière les zones sur tourbe à faibles teneur en nutriment limitent la croissance des peuplements qui prennent alors une structure arbustive basse typique des mangroves arbustives décrites par Lugo et Snedaker (1974). L'ajout de phosphore relance la croissance de ces plants de manière significative et modifie la structure forestière (Lovelock et al., 2006a).

3.5 Forts rayonnements

L'association d'un environnement salé avec les forts rayonnements du milieu tropical prédispose les plantes des forêts côtières inondables à subir les effets d'une photoinhibition. En effet, pour la plupart de ces espèces les taux de conductance stomatique sont faibles, avec de bonnes efficacités d'utilisation de l'eau et des taux de saturation photosynthétiques élevés (Ball and Anderson, 1986). La photoinhibition intervient lorsque les taux de photosynthèse sont faibles et que les rayonnements élevés amènent un excès d'énergie (en quantité supérieure à celle nécessaire pour la photosynthèse) qui rend le photosystème II non fonctionnel.

Cependant il a été montré que les espèces de mangrove avaient une forte capacité d'évitement de la photoinhibition (Christian, 2005). Elles peuvent mettre en place différentes stratégies pour lutter contre ces forts rayonnements. Elles modifient l'inclinaison de leurs feuilles par rapport au

soleil de manière à diminuer l'interception des rayonnements lumineux (Tupfers et al., 1999) et changent la composition en pigments de leurs feuilles en produisant plus de pigments de type xanthophylles (Christian, 2005) et produisent plus d'espèces réactives à l'oxygène pouvant capter les électrons en excès (Cheeseman et al., 1997). La production de ces composés (pigments et espèces oxydantes) est supposée comme ayant un coût énergétique très élevé pour les palétuviers. Par ailleurs, des interactions entre photoinhibition et salinité ont également été mises en évidence. La salinité diminuant la capacité photosynthétique des plantes des forêts côtières inondables, moins d'énergie est utilisée pour la photosynthèse et la quantité d'énergie en excès est plus importante. Les combinaisons de forts rayonnements et de fortes salinités sont parmi les conditions les plus limitantes pour l'assimilation en carbone et la croissance (Ball, 2002). Il a d'ailleurs été proposé que les différences de résistance à la photoinhibition pourraient expliquer les répartitions écologiques de certaines espèces de palétuviers (Krauss and Allen, 2003).

3.6 Stress combinés

Les contraintes de croissance des plantes de forêts côtières inondables (salinité, inondation, carence en nutriment, forts rayonnements) peuvent conduire à des stress oxydatifs qui provoquent l'accumulation d'espèces oxydantes (O_2^- , H_2O_2) (Cheeseman et al., 1997). Ces réactifs peuvent causer des dommages importants au métabolisme en impactant la structure des lipides, des protéines et des acides nucléiques. Il a été découvert que les palétuviers avaient des quantités d'anti oxydants importantes qui leurs permettent de surmonter ces stress oxydatifs (Jithesh et al., 2006).

3.7 Menaces du changement climatique pour les forêts côtières inondables

Le changement climatique est perçu comme l'une des menaces les plus importantes pour les écosystèmes. L'augmentation du niveau de la mer, de la température, de la concentration atmosphérique en gaz à effet de serre, les modifications des régimes des précipitations et l'occurrence plus fréquente de perturbations extrêmes sont autant de conséquences du changement climatique auxquelles les forêts côtières inondables sont et seront de plus en plus confrontées. De toutes, l'augmentation du niveau de la mer est sans doute la conséquence du changement climatique la plus critique pour le maintien des forêts côtières inondables. Cette partie cherche à recenser les

effets à venir des différentes menaces du changement climatique pour les forêts côtières inondables.

3.7.1 Elévation du niveau de la mer

A l'avenir, les systèmes de forêt côtière inondable ne pourront couvrir les mêmes surfaces qu'actuellement que dans la mesure où leurs taux d'accrétion suivent le taux d'augmentation du niveau de la mer. Or, il a été montré une grande variabilité de réponse de l'accrétion des sols de mangrove aux récentes évolutions du niveau de la mer (Cahoon et al., 2006). Dans la plupart des cas l'accrétion de la surface est corrélée positivement à l'élévation du niveau de la mer. Cependant dans de nombreux secteurs, la subsidence compense l'accrétion et conduit à une perte relative d'altitude. Dans ces secteurs, les substrats sur lesquels la mangrove se développe ne se maintiennent pas par rapport au rythme actuel d'augmentation du niveau de la mer (Gilman et al., 2008). Ces variations dépendent de processus de surface et de sub-surface (accrétion et érosion sédimentaire, production primaire souterraine, dilatation et compaction des sols) interconnectés.

Dans les secteurs où le rythme d'élévation du niveau de la mer sera supérieur à l'accrétion du substrat et dans la mesure où les espèces chercheront à conserver leurs positions par rapport aux gradients de salinité et d'inondation, il est prédit que la zone couverte par les forêts côtières inondables se décalera vers l'intérieur des terres. (Field, 1995; Duke et al., 1998a). La structure et la composition des forêts côtières inondables en cours de migration dépendront étroitement du taux d'augmentation relatif du niveau de la mer. En effet, il est entendu que toutes les espèces n'ont pas la même capacité de migration et ne sont pas autant résistantes aux modifications de leur environnement. Il est également critique que les espaces à l'intérieur des terres soient disponibles pour une colonisation par les forêts côtières inondables. Dans de nombreuses situations ces espaces ne sont plus disponibles à cause de la géomorphologie côtière ou d'activités anthropiques (agriculture, aquaculture, urbanisation). Dans ces situations les forêts côtières inondables seront réduites à un fin cordon de végétation et/ou finira par disparaître.

3.7.2 Augmentation des températures

Au cours du XX^e siècle, la température moyenne a augmenté d'environ 1°C. La plupart des modèles climatiques prédisent une accélération de l'augmentation des températures, entre 2 et 4°C,

au cours du siècle à venir (IPCC, 2007). L'augmentation des températures moyennes devrait affecter les forêts côtières inondables en modifiant la composition spécifique, en changeant les rythmes de floraison et de fructification, en augmentant la production primaire. L'augmentation des températures pourrait également élargir la répartition globale des mangroves vers des latitudes plus élevées (Field, 1995; Quisthoudt et al., 2013).

3.7.3 Elévation de la concentration atmosphérique en CO₂

La concentration atmosphérique en CO₂ a augmenté de 280 à 400 ppm (+35 %) depuis le début du XX^e siècle. Pour la plupart des plantes, une augmentation de la concentration en CO₂ entraîne une augmentation de leur potentiel de croissance (Saxe et al., 1998). Les réponses varient en fonction des espèces de mangrove (Krauss et al., 2008) mais une augmentation de la concentration en CO₂ semble plutôt augmenter la production primaire (Farnsworth et al., 1996) et améliorer l'efficacité d'utilisation de l'eau (Field, 1995). Cependant ce gain de productivité n'interviendrait que dans des conditions de croissance optimales (salinité, inondation, nutriments) où la teneur CO₂ serait un facteur limitant. La compétition avec d'autres espèces au niveau des écotones pourrait devenir défavorable aux espèces de forêts côtières inondables. Par ailleurs, les résultats obtenus par Farnsworth et al. (1996) et Field (1995) sont à nuancer dans la mesure où il a été montré que les effets de concentrations en CO₂ pour des plants en conditions *ex situ* ne sont pas prédictifs des effets de ces concentrations en milieu naturel (Poorter and Navas, 2003).

3.7.4 Modification du régime des précipitations

Les zones pour lesquelles il est prédit une diminution des précipitations disposeront de moins d'entrée d'eau douce pour recharger les nappes et alimenter les cours d'eau. La baisse d'entrée d'eau douce dans les systèmes de forêt côtière inondable devrait entraîner une augmentation de la salinité. L'augmentation de la salinité devrait perturber le fonctionnement des plantes et entraîner une baisse de la productivité primaire. Une baisse des précipitations pourrait entraîner une conversion de surface de mangrove en étendues hyper salées dépourvues de végétation (Field, 1995; Duke et al., 1998a; Imbert and Flower, 2006).

3.7.5 Augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes

Au cours du XXI^e siècle, le groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (IPCC) prévoit une probable augmentation du nombre de cyclones et de leur intensité en termes de vitesse de vent et de quantité de précipitations (IPCC, 2007). Le niveau de l'eau lors des marées cycloniques et des submersions marines de tempête devrait également augmenter dans la mesure où les vents seraient plus violents et les pressions atmosphériques plus basses. L'augmentation de l'intensité et de la fréquence des cyclones devrait augmenter les dégâts subis par les mangroves (perte de feuilles, volis, chablis, mortalité). Ces dégâts entraînent une diminution du stock de carbone sur pied et affecte la productivité primaire à court terme. Toutes les espèces n'ayant pas la même capacité de résilience aux stress causés par un cyclone, la composition spécifique peut être modifiée (Imbert et al., 1996). Dans le cas de cyclones majeurs la mortalité peut toucher sévèrement tous les stades de développement et retarder à plus long terme la résilience de l'écosystème. Des phénomènes de mortalité étendue peuvent affecter la géomorphologie, l'hydrologie et l'accrétion du sol, entraînant une sensibilité accrue de l'écosystème à l'augmentation du niveau moyen de la mer (Flower, 2004).

4 Problématique - Influence des fluctuations saisonnières du climat sur l'environnement édaphique et le fonctionnement des arbres de forêts côtières inondables

D'importantes variations temporelles de l'environnement ont lieu dans les forêts côtières inondables (Partie 2, p18). Les variations journalières et/ou saisonnières du niveau de la mer impliquent des modifications des flux d'eau et de nutriments, ainsi que des modifications de l'inondation et de la salinité. Dans des contextes saisonniers comme celui Antilles, avec une saison sèche prolongée, les variations de la salinité et du niveau de nappe peuvent atteindre de grandes amplitudes. La salinité minimum est atteinte en saison des pluies et un maximum est atteint en fin de saison sèche. En Colombie, des fluctuations extrêmes de plus de 100 g l^{-1} dans le sol ont été décrites dans un ancien site de mangrove (Elster, 2000). En Australie, Ridd et Stieglitz (2002) font part de fluctuations de 35 g l^{-1} dans une mangrove d'estuaire. En Guadeloupe, Flower (2004) donne des amplitudes de variations de la salinité allant de 55 à 80 g l^{-1} et de hauteur d'eau de 10 à 80 cm dans trois situations géomorphologiques variées. Par ailleurs, les projections du changement climatique anticipent une réduction des précipitations à même de modifier le pattern actuel de variation de la salinité et du niveau de la nappe.

Au vu des contraintes physiologiques liées à l'inondation et à la salinité et au vu des stratégies couteuses développées par les espèces de forêts côtières inondables pour s'adapter à leurs milieux, on peut se demander en quelle mesure ces fluctuations impactent leur fonctionnement.

La question de l'impact des fluctuations sur le fonctionnement des espèces de mangrove et de forêt marécageuse a été très peu abordée dans la littérature. Dans des synthèses consacrées à l'effet des stress environnementaux et en particulier au stress salin, Krauss et al. (2008) et Wang et al. (2011) suggèrent que les plantes pourraient se comporter différemment sur le terrain, où la fluctuation du milieu et de la salinité est plus la règle que l'exception, par rapport aux expériences en conditions contrôlées, où les salinités sont le plus souvent maintenues constantes. Les réponses des plantes à ces fluctuations peuvent être de deux natures, (i) les espèces pourraient profiter des fenêtres de temps à faible salinité pour maximiser leur croissance ce qui permettrait à certaines espèces de survivre dans des environnements où la salinité moyenne est supérieure à leur tolé-

rance (Orcutt and Nielsen, 2000), ou bien (ii) la fluctuation en elle-même pourrait constituer un stress pour le fonctionnement des espèces, celles-ci devant s'acclimater de manière répétée aux nouvelles conditions du milieu en changeant de stratégie (Krauss et al., 2008).

Un seul travail expérimental sur cette question a été mené par Lin & Sternberg (1993). Dans leur expérience, des traitements à salinité variable ont été comparés à des traitements à salinité constante ayant les mêmes salinités moyennes. Ce plan expérimental a été conduit pour des salinités moyennes de 6, 14 et 30 g l⁻¹ sur des plantules de *R. mangle*. Leurs résultats montrent un effet négatif de la fluctuation de la salinité pour les salinités de 6 et 14 g l⁻¹, et une absence d'effet des fluctuations pour une salinité moyenne de 30 g l⁻¹. Les auteurs concluent qu'en général les fluctuations de la salinité ont un effet négatif sur la croissance par rapport à des traitements de même salinité moyenne.

Dans les Antilles, les forêts côtières inondables se caractérisent par une diversité de structures de peuplement liées aux conditions édaphiques. Par ailleurs, la saisonnalité météorologique de la Guadeloupe a pour effet direct une variation saisonnière des conditions du sol dans les forêts côtières inondables (Flower, 2004; Migeot, 2010). Les effets des variations saisonnières de l'environnement sur le fonctionnement hydrologique et écologique des forêts côtières inondables restent aujourd'hui mal connus et doivent être renseignés afin d'anticiper les réponses futures de ces écosystèmes aux projections climatiques.

Les questions spécifiques listées ci-dessous seront adressées dans les chapitres qui suivent.

- Quelles sont les variations saisonnières des descripteurs édaphiques ? En quelle mesure les variations climatiques saisonnières permettent de les expliquer ?
- De quelle manière les variations spatiales édaphiques expliquent la diversité (composition spécifique, structure) des faciès de végétation en forêt côtière inondable ? Comment les variations saisonnières environnementales (climatiques et édaphiques) permettent d'expliquer la production primaire de ces écosystèmes ?
- Quels mécanismes physiologiques permettent d'expliquer la saisonnalité de production primaire chez les espèces de forêt côtière inondable ?
- En quelle mesure les variations de la salinité, en elles mêmes, constituent un stress pour les plantules de forêt côtière inondable.

5 Main objectives

Coastal flooded forests are strongly linked with hydrological and edaphic settings. In the Antilles, meteorological seasonality leads to strong seasonal edaphic variations in coastal flooded forests. Salinity increases during the dry season and decrease during the rainy season. For a specific stand, salinity level at the end of the dry season relies on dry season intensity and duration and also on the position of the stand on the sea land gradient. Impacts of seasonal variations of the environment on hydrology and ecology of coastal flooded forest remain unknown and have to be investigated to anticipate future responses of these ecosystems to climatic projections.

Following questions will be addressed in this manuscript.

- How do edaphic parameters fluctuate seasonally? How much seasonal climatic variations explain the variation of edaphic parameters?
- How spatial variations of edaphic parameters explain stands diversity structure and composition? How environmental (climate and soil) seasonal variations explain net primary production in coastal flooded forests?
- Does net primary production fluctuate according to season? Are species as resistant and resilient to dry season? What physiological mechanisms explain seasonality of carbon assimilation?
- May salinity variations (amplitude, salinity increase rate, number of salinity decreases) be a stress in themselves for physiology of coastal flooded forest species?

CHAPITRE II :

CONTEXTE PEDOCLIMATIQUE DE L'ETUDE -
SAISONNALITE CLIMATIQUE ET DIVERSITE DES CONDITIONS
EDAPHIQUES EN FORET COTIERE INONDABLE

1 Introduction

Le principal enjeu de ce travail est de mettre en relation les réponses biologiques des forêts côtières inondables avec leur environnement climatique et édaphique, via des descripteurs de la physiologie des arbres. Or cet environnement varie à la fois dans l'espace et dans le temps.

Les descripteurs de l'environnement édaphique des forêts côtières inondables tels que la salinité, l'oxygène dissous, le pH et le potentiel RedOx du sol varient en fonction de la géomorphologie de la côte, de la topographie de l'éloignement de la mer et du type de sol (Twilley et al., 1998). Les descripteurs climatiques quant à eux varient de manière prononcée au cours de l'année : les précipitations, l'humidité de l'air, la température de l'air et le rayonnement atteignent des valeurs maximales en saison des pluies et diminuent au cours de la saison sèche. Ces variations saisonnières du climat impactent en retour les descripteurs édaphiques : par exemple, la salinité et les potentiels RedOx atteignent leurs plus fortes valeurs annuelles au cours de la saison sèche (Ridd and Stieglitz, 2002; Flower, 2004). Par ailleurs, les milieux d'interface, comme les forêts côtières inondables, sont soumis à des flux d'eau en provenance de la mer et de la terre qui déterminent leurs conditions édaphiques (Santos et al., 2012).

Le dispositif d'étude choisi a cherché à mettre en évidence la variabilité des conditions édaphiques en sélectionnant, en Guadeloupe, cinq stations d'étude, représentations des principaux faciès de végétation des forêts côtières inondables des Antilles. Un suivi du climat et des descripteurs édaphiques dans ces stations a également été réalisé sur deux ans. Des prélèvements d'eau dans les piézomètres des stations et dans les différentes sources d'eau pouvant alimenter les stations ont été effectués ; les compositions isotopiques de ces prélèvements ont été mesurées afin de mieux comprendre les connexions entre l'eau présente dans les stations et les différentes sources d'eau potentielles.

Les objectifs de ce chapitre sont de

- présenter et caractériser le contexte saisonnier climatique et édaphique du site d'étude
- mettre en relation les conditions climatiques et les descripteurs édaphiques sur les différentes stations
- proposer un modèle de fonctionnement hydrologique de la zone d'étude (alimentation en eau des stations en fonction des pools d'eau de mer et d'eau de pluie, circulation de l'eau)

2 Matériel & Méthodes

2.1 Dispositif d'étude, stations

Cinq stations ont été choisies dans le secteur du Canal Perrin, sur l'île de Grande-Terre (archipel de la Guadeloupe). Elles représentent les faciès de végétation les plus étendus dans les mangroves des Antilles, la forêt à *P. officinalis* ainsi que son faciès de transition saumâtre (Figure 15).

- Deux stations de mangrove présentent les trois espèces de palétuvier *A. germinans*, *L. racemosa* et *R. mangle* mais avec des physionomies différentes :
 - un peuplement de type arbustif proche de la mer (MAS)
 - un peuplement d'une hauteur de couvert d'environ 20 m dans la ceinture interne (MAO)
- Une station monospécifique à *A. germinans* dans la ceinture externe (TAS).
- Deux stations ont été choisies en forêt marécageuse :
 - la première est caractérisée par un peuplement de *P. officinalis* bas et ouvert à proximité immédiate de la mangrove (FMS)
 - la seconde est située dans un beau peuplement de *P. officinalis* plus haut et fermé que le précédent et proche d'une ligne de résurgences (FMO)

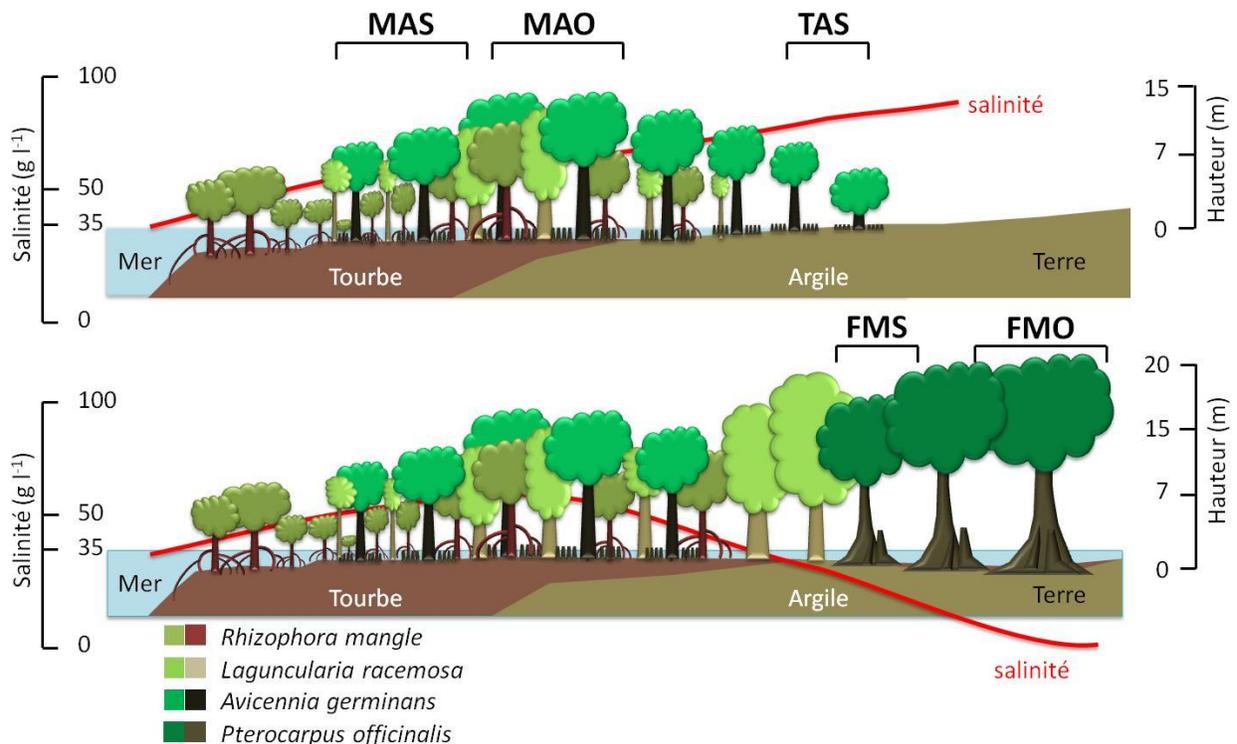


Figure 15. Positionnement des stations selon la structure de la végétation et les gradients de salinité.

La Table 2 donne les coordonnées géographiques des cinq stations d'étude et la Figure 16 les positionne sur la carte de la Guadeloupe.

Table 2. Coordonnées géographiques des stations étudiées

Station	Latitude	Longitude
MAO	16°18'30,398"N	61°31'32,098"O
MAS	16°18'35,285"N	61°32'11,405"O
TAS	16°18'31,049"N	61°31'30,811"O
FMO	16°18'15,791"N	61°31'32,652"O
FMS	16°18'24,873"N	61°31'31,801"O

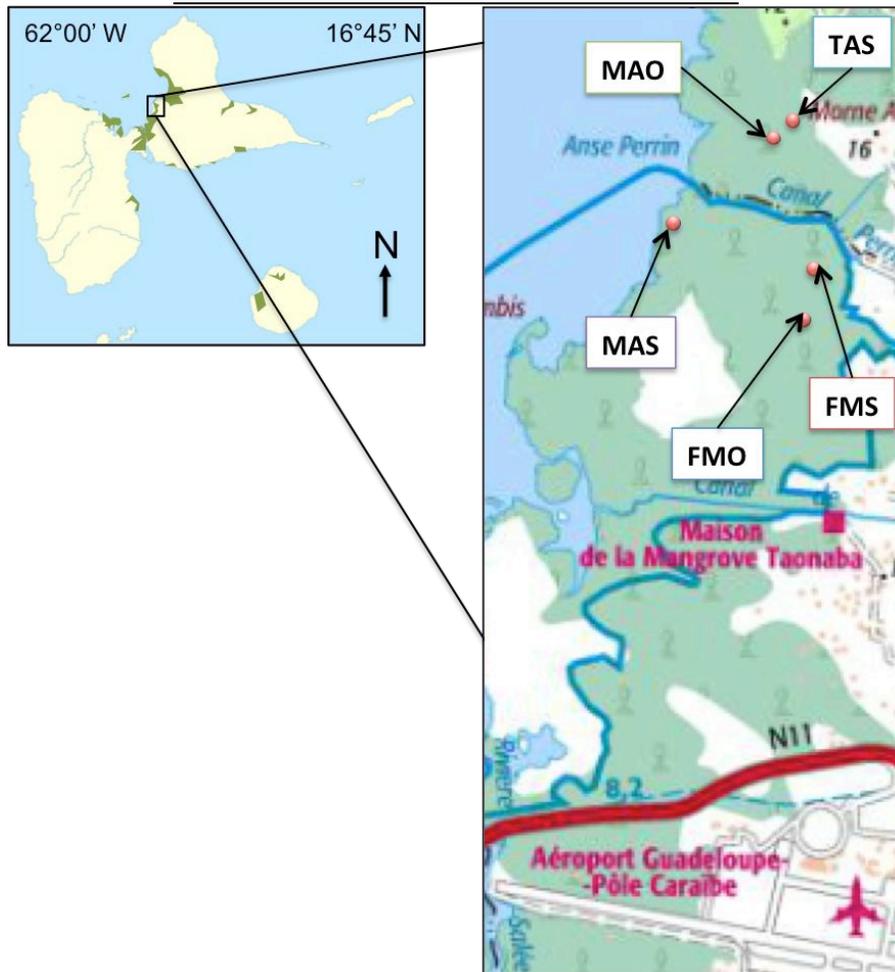


Figure 16. Localisation des stations d'étude sur la carte de la Guadeloupe.

2.2 Saisonnalité climatique et variations du niveau de la mer

Les données météorologiques horaires (température, précipitations, rayonnement global, durée d'ensoleillement, humidité de l'air, vitesse du vent) ont été acquises par la station météorologique du Raizet (16°15'48"N, 61°30'54"W) grâce à un partenariat avec Météo France depuis janvier 2011. Cette station est située à moins de 5 km des stations étudiées. Le bilan hydrique (précipitations – évapotranspiration) a été calculé en s'appuyant sur une relation établie localement entre le rayonnement global et l'évapotranspiration (Bastergue and Mounier, 1989). Météo France a également fournit des données sur les précipitations annuelles depuis 1929 et sur les précipitations mensuelles depuis 1951.

Les enregistrements des marégraphes de Pointe à Pitre sont la propriété de l'Institut Géophysique du Globe de Paris et sont mis à disposition sur le site des Réseaux de référence des observations marégraphiques (refmar.shom.fr). Pour la période d'étude, les données utilisées ont été les données horaires du niveau de la mer validées par le Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM). Lorsque les données n'avaient pas encore été validées par le SHOM, les données brutes à 10 minutes ont été utilisées.

2.3 Topographie du secteur d'étude

Un piézomètre a été installé dans chacune des stations. Les piézomètres ont été construits au laboratoire avec des tubes de PVC de 6 cm de diamètre et d'environ 1,5 m longueur de manière à atteindre 1 m de profondeur dans le sol et à toujours conserver une partie du piézomètre en dehors de l'eau. Les piézomètres ont été percés sur toute leur longueur, afin de faciliter les échanges d'eau entre le sol et l'intérieur des piézomètres, et recouverts de géotextile, pour éviter qu'ils ne se combent de sol. La hauteur d'eau dans chaque piézomètre a été relevée une fois par mois.

La microtopographie de chaque station a été caractérisée tous les mètres sur 2 transects de 10 m dans un contexte de nappe affleurante. La différence de hauteur entre la surface du sol et la surface de la nappe a été relevée tous les mètres le long des transects et au niveau du piézomètre. Ces données ont ensuite permis de calculer un niveau d'eau moyen dans chacune des stations à partir de la seule mesure de hauteur de nappe au piézomètre.

Afin de déterminer les altitudes relatives des cinq stations d'étude, la technique du niveau d'eau a été utilisée sur la journée du 25 octobre 2011. Cette journée était dans un contexte de bilan hydrique positif (+ 43 mm sur les 15 derniers jours) mais sans grande perturbation météorologique (maximum des précipitations journalières inférieures à 24 mm sur les 15 derniers jours) et avec une nappe d'eau affleurante aux piézomètres de toutes les stations. L'hypothèse que la nappe d'eau était horizontale à l'échelle de notre secteur d'étude a été posée et les hauteurs d'eau dans chaque piézomètre ont été utilisées pour déterminer l'altitude relative des stations.

2.4 Profil textural et composition des sols

Les sols des stations d'étude ont été caractérisés par l'établissement de profils verticaux de leur texture. Ces profils sont établis à partir d'échantillons de sédiment prélevés au moyen d'une « pelle-à-vase ». Cet instrument permet d'extraire des échantillons cylindriques de 6 cm de diamètre et de 1 m de long à partir d'une vase argileuse ou d'une tourbe.

La composition chimique des sols a été déterminée sur 3 prélèvements par station effectués entre 0 et 20 cm de profondeur. Les teneurs (% de masse) en Carbone total, P₂O₅, K₂O, MgO, Na₂O, Calcaire total, CaO et la capacité d'échange cationique (CEC) (Cmol⁺ kg⁻¹) ont été mesurées par le laboratoire LCA (La Rochelle, France), après séchage à 40°C pendant une semaine, selon les normes suivantes : Calcaire total : NF ISO 10693 / Carbone organique : NF ISO 14235 / Azote total : NF ISO 13878 / Phosphore Joret-Hebert : NF X 31-161 / Bases échangeables : NF X 31-108 / CEC : NF X 31-130 /

Les densités apparentes des sols entre 0 et 20 cm de profondeur ont été mesurées pour chaque station sur 6 prélèvements. Les volumes de prélèvement ont été calculés en fonction du diamètre de la pelle à vase et de la mesure précise de la longueur de l'échantillon. Les sols ont été séchés à 105 °C pendant 72 heures puis pesés. La densité apparente (kg m⁻³) a été calculée comme suit

$$\text{Densité apparente} = ((\text{Masse sol sec})/(\text{Volume échantillon})) / (\text{densité de l' eau})$$

Les teneurs en éléments minéraux ont été calculées en masse d'élément minéral par unité de volume.

2.5 Suivi des descripteurs édaphiques

Trois descripteurs de la nappe ont été relevés mensuellement dans les piézomètres, au cours de 20 sessions de mesure du 28 janvier 2011 au 28 février 2013 (hauteur de nappe, conductivité électrique (mS cm^{-1}), température de l'eau ($^{\circ}\text{C}$) à 5, 20 et 60 cm de profondeur). Les valeurs de conductivité électrique et de température de l'eau ont été obtenues avec un multimètre Multi 350i équipé d'une sonde multiparamètres ConOx (WTW, Allemagne).

Avec la même fréquence de suivi que les descripteurs de la nappe, le pH et le potentiel RedOx des sols ont été mesurés avec le même multimètre équipé des électrodes pH InLab Solids (Mettler Toledo, USA) et RedOx Blue Line 31 RX (Scott Instrument, Allemagne) *in situ* à 5 et 60 cm de profondeur. Les humidités et salinités du sol à 5 et 60 cm de profondeur ont été mesurées au laboratoire. Des échantillons de sols ont été prélevés (2,5 – 7,5 cm et 55 – 65 cm de profondeur), pesés frais (précision à 0,01 g), séchés à 105°C pendant au moins 72 heures (jusqu'à stabilisation de la masse de l'échantillon) puis repesés secs. L'humidité massique a été calculée de la manière suivante.

$$\text{Humidité}_i = \frac{\text{Masse}_{\text{fraiche}} - \text{Masse}_{\text{sèche}}}{\text{Masse}_{\text{fraiche}}}$$

Avec Humidité_i l'humidité massique initiale de l'échantillon de sol prélevé sur la station (%), $\text{Masse}_{\text{fraiche}}$ et $\text{Masse}_{\text{sèche}}$ respectivement les masses de l'échantillon de sol avant et après le séchage (g).

Pour la mesure de la salinité les échantillons de sol sec ont été broyés puis tamisés (maille 2 mm) jusqu'à obtenir 10 g de sol sec. Les 10 g ont ensuite été remis en solution dans 50 ml d'eau distillée et agités pendant 5 minutes. La salinité de la solution ainsi obtenue a été mesurée avec un conductimètre (Multi 350i et sonde ConOx, WTW, Germany) et la salinité initiale de la solution du sol calculée de la manière suivante.

$$\text{Salinité}_i = \frac{\text{Salinité}_f \times \text{Volume}_f \times \frac{\text{Masse}_{\text{sèche}}}{\text{Masse}_f}}{\text{Masse}_{\text{fraiche}} - \text{Masse}_{\text{sèche}}}$$

Avec Salinité_i la salinité initiale de la solution du sol prélevé sur la station, Salinité_f la salinité finale mesurée au conductimètre, Volume_f le volume de la solution finale pour la mesure au conductimètre (ici 50 ml), Masse_f la masse de sol broyé et tamisé (ici 10 g), $\text{Masse}_{\text{fraiche}}$ et $\text{Masse}_{\text{sèche}}$ respectivement les masses fraiche et sèche de l'échantillon de sol prélevé dans la station.

2.6 Mise en relation des descripteurs édaphiques et climatiques

Afin de catégoriser des réponses types de l'environnement du sol, les valeurs des descripteurs édaphiques relevées lors des différentes sessions de mesure ont été mises en relation par des matrices de corrélation pour chaque station. Un test de comparaison de matrice (tests de Mantel - Monte Carlo, 9999 permutations) a ensuite été pratiqué sur chaque couple de matrice pour évaluer les différences de réponse de l'environnement du sol d'une station à l'autre. Une matrice de distance entre les stations et un dendrogramme ont également été établis en prenant pour indice de distance la p. valeur du résultat du test de Mantel (p87).

Une analyse de la variance (ANOVA) a été conduite pour distinguer les parts des effets stations et des effets climatiques liés aux différentes périodes de mesure sur la hauteur de la nappe et la salinité de surface du sol (3.5.1, p97), sur la base d'un modèle du type

$$\text{Descripteur édaphique}_{ij} = \text{Station}_i + \text{Période}_j + \varepsilon_{ij}$$

où le descripteur édaphique est la hauteur de nappe ou la salinité de surface mesurée dans la station i à la période j , Station_i est l'effet lié à la station i , Période_j est l'effet lié à la période de mesure j et ε_{ij} un effet aléatoire pour la station i à la période j .

Une analyse de la covariance (ANCOVA) a été réalisée pour chaque station afin de préciser la part des effets liés au niveau de la mer et aux précipitations sur le niveau de la nappe et la salinité du sol en surface dans chacune des stations (3.5.2, p98). Les ANCOVA se sont basées sur des modèles du type

$$\text{Descripteur édaphique}_{ij} = H_{mer_j} + \text{Précipitations}_j + H_{mer} * \text{précipitations}_j + \varepsilon_{ij}$$

où le *Descripteur édaphique*_{ij} est la hauteur de nappe ou la salinité de surface mesurées dans la station i à la période j , H_{mer_j} et précipitations_j le niveau marin moyen journalier et la somme des précipitations sur la période de 30 jours précédents le relevé du niveau de la nappe et de la salinité, ε_{ij} un effet aléatoire de la période j pour la station i .

2.7 Mesures de la composition isotopique de l'eau du sol

Lorsque l'eau s'évapore, la vapeur d'eau est appauvrie en isotopes lourds (^2H , ^{18}O) et l'eau restante est enrichie. Sur l'ensemble de la planète, la composition isotopique des eaux météo-

riques¹⁴, a été mesurée de manière systématique (Craig, 1961). Une composition isotopique standard a été déterminée à partir de la composition isotopique moyenne des océans (Standard Mean Ocean Water) par l'International Atomic Energy Agency ($\delta^{18}\text{O}_{\text{SMOW}} = \delta^2\text{H}_{\text{SMOW}} = 0$). Il a été montré qu'à l'échelle du globe la relation entre les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^2\text{H}$ est constante. Ceci est dû au fait que les isotopes de l'hydrogène et de l'oxygène sont fractionnés dans la même proportion au moment du processus d'évaporation. A cette échelle, la composition isotopique de l'eau dépend beaucoup de la température et de la pression atmosphérique (Dansgaard, 1964). De ce fait, les hautes latitudes ont des valeurs de δ très négatives alors que les régions tropicales ont des valeurs proches de 0. Cette relation peut être matérialisée dans un plan $\delta^{18}\text{O} \times \delta^2\text{H}$ par la Global Meteoric Water Line (GMWL).

A une échelle plus locale (secteur d'étude, pays), lorsque des mesures de compositions isotopiques sont effectuées dans différents sites, la relation entre $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^2\text{H}$ diffère légèrement de la GMWL et une Local Meteoric Water Line (LMWL) peut être définie. Ces LMWL ont des pentes inférieures à celle de la GMWL : l'eau qui s'évapore sur un site et/ou qui se mélange avec des eaux n'ayant pas subi autant de processus donne généralement des points inférieurs à la GMWL. La répartition des compositions isotopiques des échantillons d'eau sur une LMWL donne des informations sur la recharge en eau des nappes et sur la saisonnalité. Les échantillons qui se situent en dehors de la LMWL renseignent les processus d'évaporation ou de recyclage de la vapeur d'eau.

Dans le cas d'estuaires ou de situation de contact entre les eaux douces et les eaux de mer, il est nécessaire, dans un premier temps, de confronter composition isotopique et salinité. La salinité permet de distinguer les eaux douces fortement évaporées (lac fermé) ou en contact avec la mer. Dans un second temps, le positionnement des échantillons dans le plan $\delta^{18}\text{O} \times \delta^2\text{H}$ permet de vérifier dans quelle mesure les processus d'évaporation sont à l'origine de la salinité mesurée.

Dans le cadre de cette étude, des prélèvements isotopiques ont été réalisés dans toutes les stations à deux périodes de l'année afin de préciser les parts respectives de l'apport d'eau dans les stations

¹⁴ Les « eaux météoriques » déterminent un terme hydrologique pour définir l'eau dans le sol existante de longue date (à l'échelle géologique) qui provient des précipitations pluviales. Cela comprend l'eau des lacs, des rivières et icebergs, qui tous proviennent indirectement de précipitations. L'eau météorique est essentiellement constituée des eaux souterraines car les autres origines d'eaux ne jouent pas un rôle important dans le cycle hydrologique. Les formes d'eaux souterraines non météoriques sont l'eau fossile et l'eau magmatique.

Source : www.aquaportail.com/definition-12538-eau-meteorique.html#ixzz2hjV5Aut9

par la mer et par les précipitations. Aux mois de mai et d'octobre 2012, de l'eau a été extraite à 60 cm de profondeur dans les piézomètres et envoyée à la plateforme isotopique Shiva au laboratoire EcoLab (Toulouse, France) pour une analyse des isotopes stables de l'eau ($\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^2\text{H}$). Au mois de mai, des prélèvements d'eau de pluie et d'eau de mer, dans le Grand Cul-de-Sac Marin, ont été réalisés pour tracer une ligne de mélange eau douce - eau de mer et une LMWL.

3 Résultats & Discussion

3.1 Saisonnalité climatique

Cette partie donne les évolutions des descripteurs climatiques sur la période d'étude et discute des projections climatiques à venir.

3.1.1 Température, rayonnement et durée d'ensoleillement

De 2011 à 2012, la température journalière de l'air a varié saisonnièrement entre 24 et 28°C (Figure 17) pour une moyenne annuelle de 26,2°C. Le mois le plus chaud a été le mois de juillet, les mois les plus frais ont été les mois de mars 2011 et de janvier 2012. La température suit un pattern semblable d'une année sur l'autre avec une augmentation de janvier à juillet, des valeurs élevées et stables jusqu'en septembre-octobre, puis une diminution d'octobre à janvier.

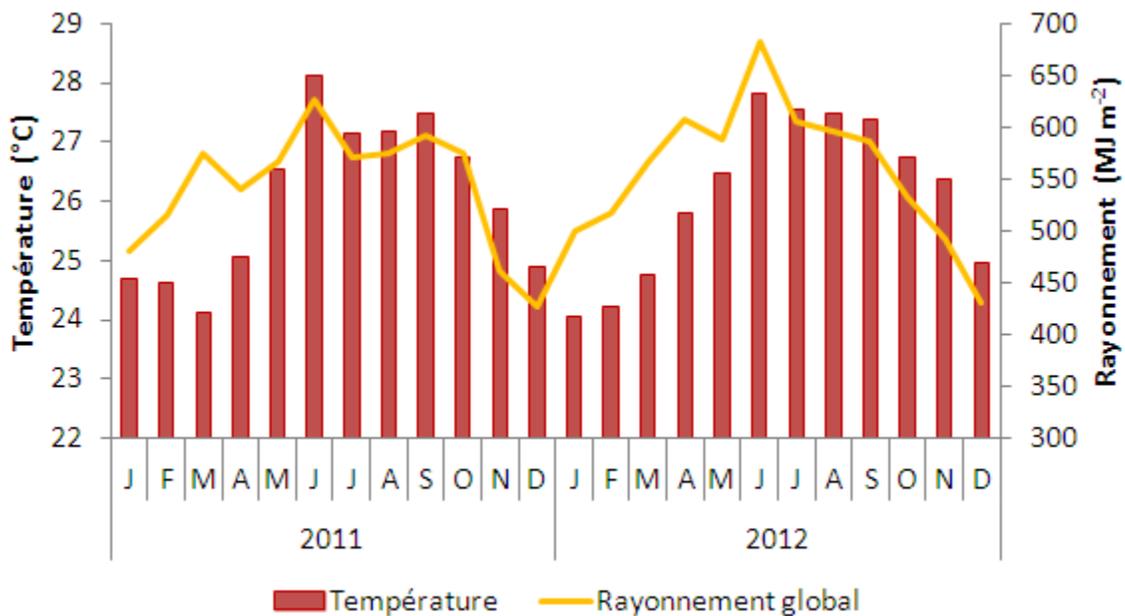


Figure 17. Température moyenne mensuelle de l'air et rayonnement global mensuel de janvier 2011 à décembre 2012.

Les évolutions de la température de l'air peuvent voir un effet sur la température de la nappe d'eau et du sol. La température affecte également l'ensemble des processus métaboliques des plantes, par exemple dans la gamme mesurée, la respiration des racines augmente linéairement avec la température (McKee, 1996). Lorsque les températures deviennent trop élevées (> 40°C),

elles peuvent dénaturer les enzymes ou endommager les membranes cellulaires (Krauss et al., 2008).

Le rayonnement a également varié saisonnièrement sur la période d'étude autour d'une valeur mensuelle de 550 MJ m^{-2} (Figure 17). Le rayonnement global mensuel a varié entre 427 et 680 MJ m^{-2} en lien avec le positionnement relatif du soleil : les plus fortes valeurs ont été mesurées aux mois de juillet (solstice d'été) et les plus faibles aux mois de décembre (solstice d'hiver).

La température mensuelle est en étroite relation avec le rayonnement global ($r^2 = 0,421$, $F = 16$, $p < 0,001$) : elle augmente significativement lorsque le rayonnement reçu au cours du mois augmente. La relation entre rayonnement et température de l'air est particulièrement bonne sur le second semestre de l'année. Au cours du premier semestre des masses d'air froid venues du Nord maintiennent une température moyenne plus basse alors que le rayonnement augmente.

La durée mensuelle d'ensoleillement a varié selon les mois (Figure 18) avec un pattern de variation moins saisonnier que les descripteurs climatiques précédents. Globalement les valeurs d'ensoleillement sont plus importantes de juin à septembre mais les variations inter mensuelles restent importantes. En effet, la durée d'ensoleillement dépend des passages nuageux et de la longueur du jour. Les jours dont les durées sont les plus longues (juin, juillet, août) correspondent également aux mois avec de forts passages nuageux, ceux dont les durées sont les plus faibles (décembre, janvier, février) correspondent à des mois secs avec peu de nuages. La durée d'ensoleillement est un facteur important dans le contrôle phénologique des plantes (Borchert et al., 2005).

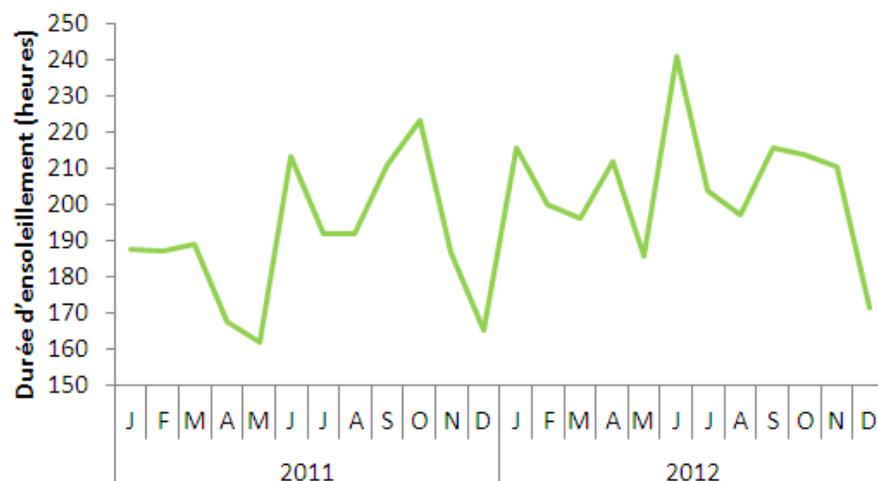


Figure 18. Durée d'ensoleillement mensuelle de janvier 2011 à décembre 2012.

3.1.2 Pression atmosphérique, précipitations et humidité de l'air

Dans les Antilles, les régimes de variations de la pression atmosphérique et de l'humidité de l'air sont intimement reliés au régime des précipitations (chapitre I, p21). Les mois de basses pressions atmosphériques sont des mois avec le passage de nombreuses et/ou grandes dépressions tropicales qui amènent un grand nombre de nuages et de grandes quantités de précipitations.

Sur la période de suivi, pression atmosphérique et précipitations mensuelles ont été négativement corrélées ($r^2 = 0,22$, $F = 7,57$, $p = 0,01$) : les mois avec les moyennes de pressions atmosphériques les plus élevées (janvier à mars) ont été les plus secs, les mois avec les pressions les plus basses (septembre, octobre) ont été les plus pluvieux (Figure 19). L'évapotranspiration étant relativement constante, ce sont essentiellement les variations de précipitations qui déterminent le bilan hydrique.

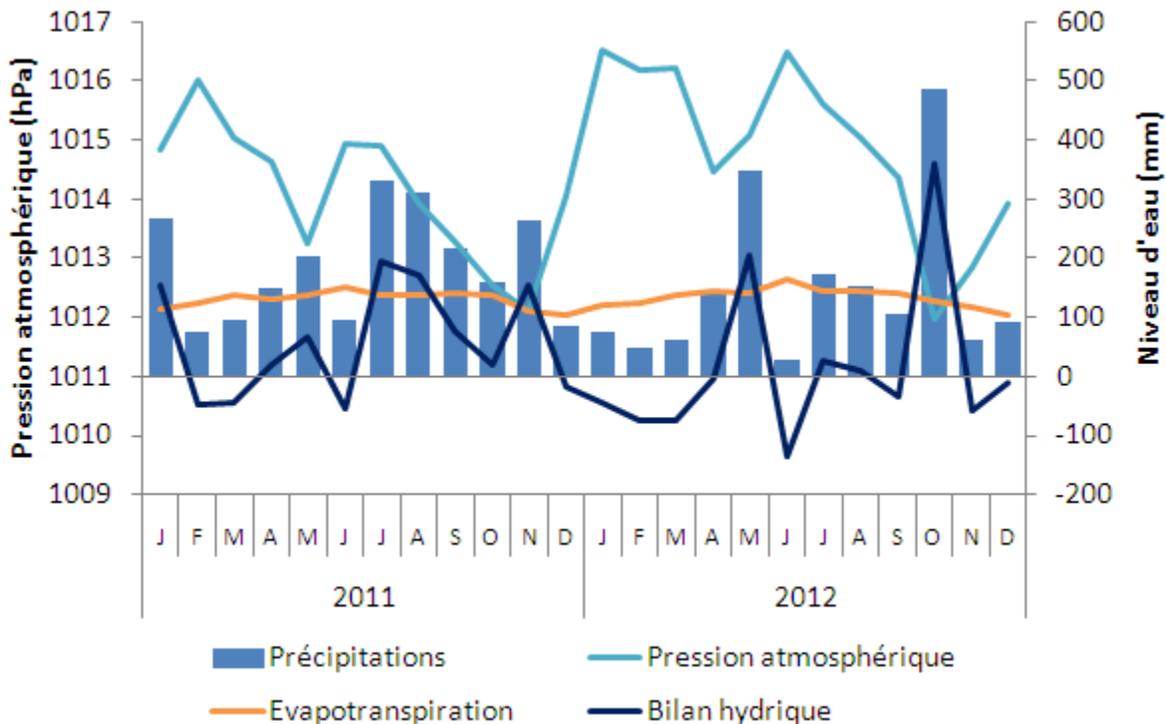


Figure 19. Moyennes mensuelles de pression atmosphérique et des termes du bilan hydrique de 2011 à 2012.

Les deux années de suivi offrent deux contextes de régime de précipitations (Figure 19). L'année 2011 a été plus pluvieuse (2250 mm) que l'année 2012 (1775 mm). On retrouve un pattern saisonnier commun avec peu de précipitations sur une période allant de février à avril pour 2011 et de décembre à avril pour 2012, une courte période pluvieuse d'avril à mai, des mois de juin 2011

et 2012 secs, des précipitations intenses de juillet à octobre – novembre. Ce pattern est plus marqué pour l’année 2012 que pour l’année 2011. En termes de bilan hydrique, l’année 2011 compte 3 mois de déficit hydrique (février, mars, juin), contre 7 mois (décembre 2011, janvier, février, mars, avril, juin, septembre) en 2012.

L’humidité de l’air a également été fortement liée aux précipitations ($r^2 = 0,40$, $F = 15,65$, $p < 0,001$), l’air étant plus humide lorsque les précipitations sont importantes et d’autant plus sec que le bilan hydrique est négatif. Aussi, les mois avec les humidités de l’air les plus importantes ont été les mois de juillet, aout 2011 et mai, octobre 2012.

Confrontée aux précipitations mensuelles et annuelles moyennes depuis 1951 (Figure 20), l’année 2011 apparait comme une année plutôt pluvieuse, avec des précipitations mensuelles au dessus des moyennes mensuelles pour tous les mois de l’année excepté octobre et décembre. L’année 2012 correspond à une année moyenne par rapport à la période 1951-2012, avec cependant quelques mois exceptionnellement secs (juin, septembre, novembre) ou pluvieux (mai, octobre). Les cumuls annuels de précipitations confirment ces observations : sur 62 ans (1951 – 2012), l’année 2011 est la 4^e année la plus pluvieuse et l’année 2012 est classée 24^e.

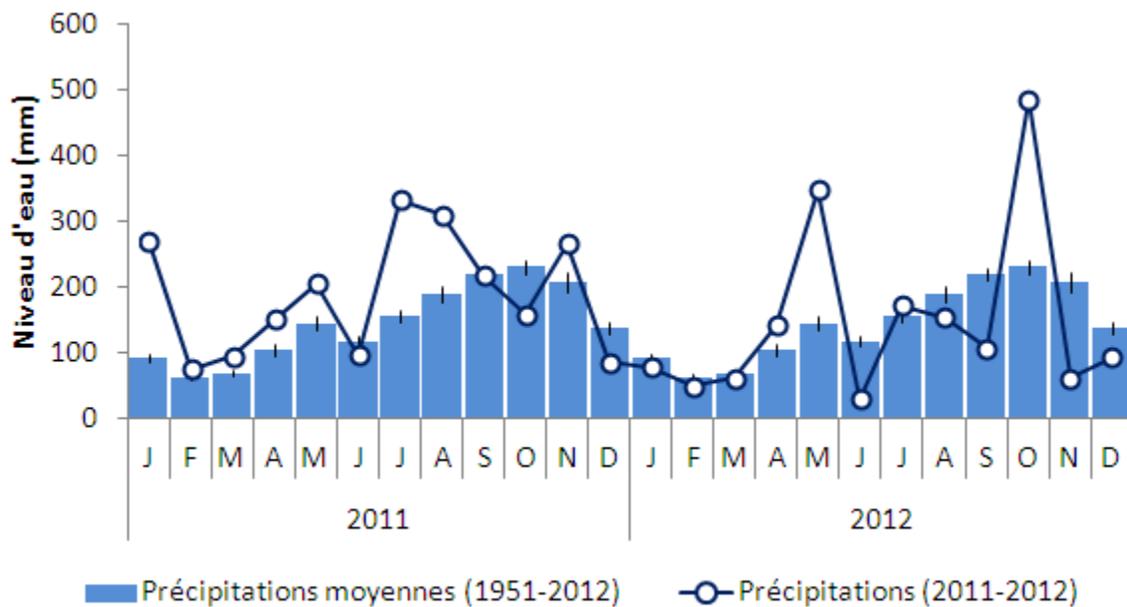


Figure 20. Précipitations moyennes mensuelles (1951-2012) et précipitations mensuelles sur la période de suivi. Les barres d’erreur représentent des erreurs types (n = 62).

Dans les forêts côtières inondables des Antilles, les précipitations sont importantes à prendre en compte car elle influent sur les paramètres édaphiques en modifiant le niveau d’eau, la teneur en

eau des sols et la salinité dans les stations (Flower, 2004; Migeot, 2010). Par ailleurs, les précipitations déterminent le niveau de l'humidité de l'air qui peut avoir une importance importante dans le fonctionnement des arbres. Lorsque l'air est humide la différence entre potentiels hydriques de l'atmosphère et du sol est moindre et les plantes sont soumises à des gradients de potentiels hydriques moins importants. Leurs stomates peuvent être plus ouvertes et favoriser les échanges gazeux entre la feuille et l'atmosphère (assimilation, transpiration).

3.1.3 Niveau de la mer

Le niveau de la mer et ses variations dépendent de nombreux facteurs tels que la géomorphologie des côtes, la latitude, le positionnement par rapport aux masses d'eau océanique, les variations de température et de pression atmosphérique. La latitude de la Guadeloupe et son positionnement entre la mer des Caraïbes et l'océan Atlantique est à l'origine d'un régime de marée mixte (entre diurne et semi diurne), de faible amplitude, caractérisé par deux marées basses et deux marées hautes quotidiennes d'amplitudes différentes (Figure 21).

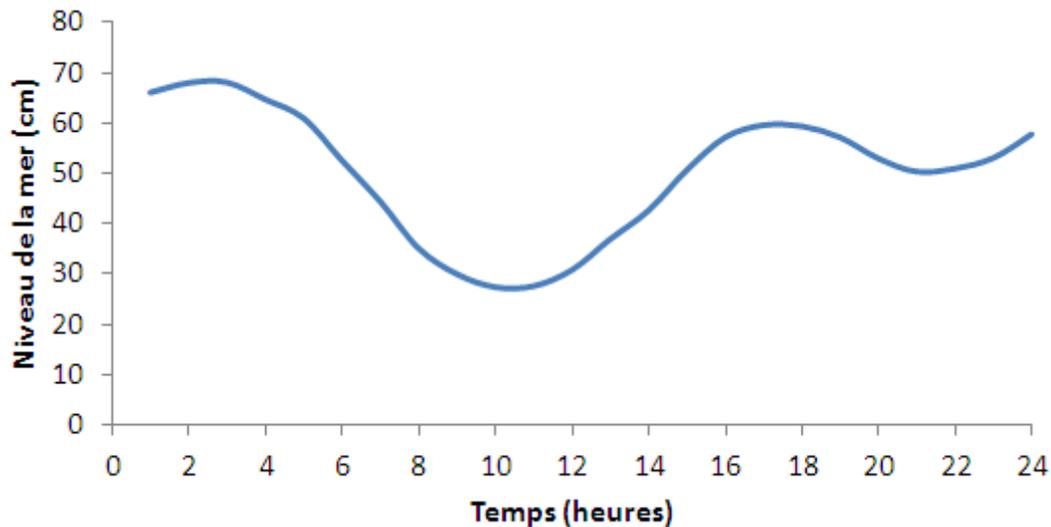


Figure 21. Evolution horaire du niveau de la mer à Pointe à Pitre au cours d'une journée type (3 janvier 2011).

L'amplitude des marées journalières, écart moyen entre les maxima et minima quotidiens, est de 33 ± 9 cm. La plus forte amplitude de marée au cours de la période d'étude a été de 63 cm, la plus faible de 12 cm.

Au cours de la période de suivi, le niveau moyen de la mer a varié saisonnièrement, les valeurs les plus basses (44 cm) étant atteintes entre janvier et mars et les valeurs les plus élevées (68 cm)

entre juillet et octobre (Figure 22). Aussi, l'amplitude de variation saisonnière du niveau moyen de la mer (24 cm) est du même ordre de grandeur que les variations quotidiennes (e.g. 40 cm pour le 3 janvier 2011).

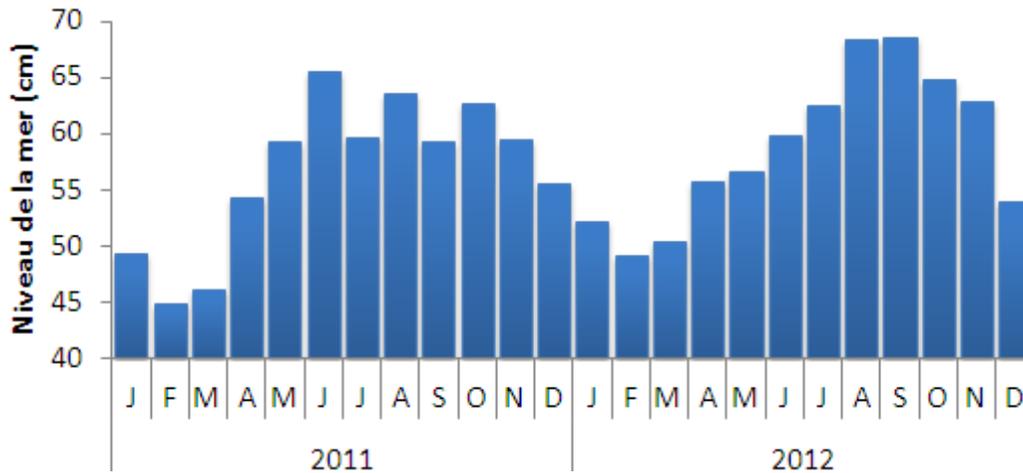


Figure 22. Niveau de la mer moyen mensuel au marégraphe de Pointe à Pitre. Les données sont fournies par l'IPGP via le site internet REFMAR du SHOM.

Le niveau moyen journalier de la mer est donc fortement influencé par le régime de variation de la pression atmosphérique. La relation entre niveau de la mer et pression atmosphérique est significative ($r^2 = 0,412$, $F = 146$, $p < 0,001$) et de signe négatif, le niveau de la mer est d'autant plus bas que la pression atmosphérique est forte (Figure 23).

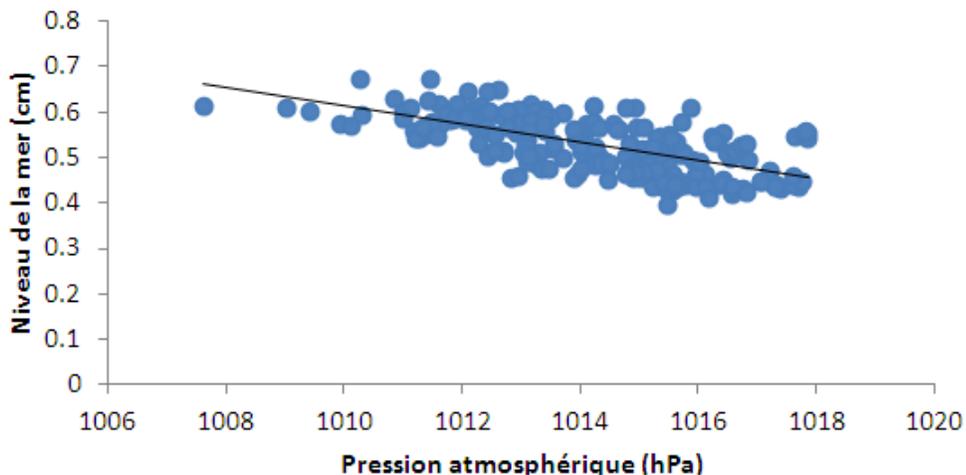


Figure 23. Relation entre le niveau moyen de la mer et les pressions atmosphériques entre les mois de novembre 2010 et de mai 2011.

Au moment de la saison des pluies, la ZIC se retrouve au niveau des Antilles et les basses pressions entraînent un relèvement du niveau de la mer. Pendant le carême les Antilles sont sous un régime anticyclonique de hautes pressions qui participent à faire baisser le niveau de la mer (chapitre I, p25).

3.1.4 Projections climatiques

Les données climatiques recueillies localement par Météo France confirment les observations climatiques à l'échelle des Antilles (chapitre I, p25). La Figure 24 donne l'évolution des précipitations annuelles depuis 1929, des précipitations de premier et second semestre et du nombre de mois avec moins de 100 mm de précipitations (qui correspond environ à la demande climatique mensuelle) depuis 1951.

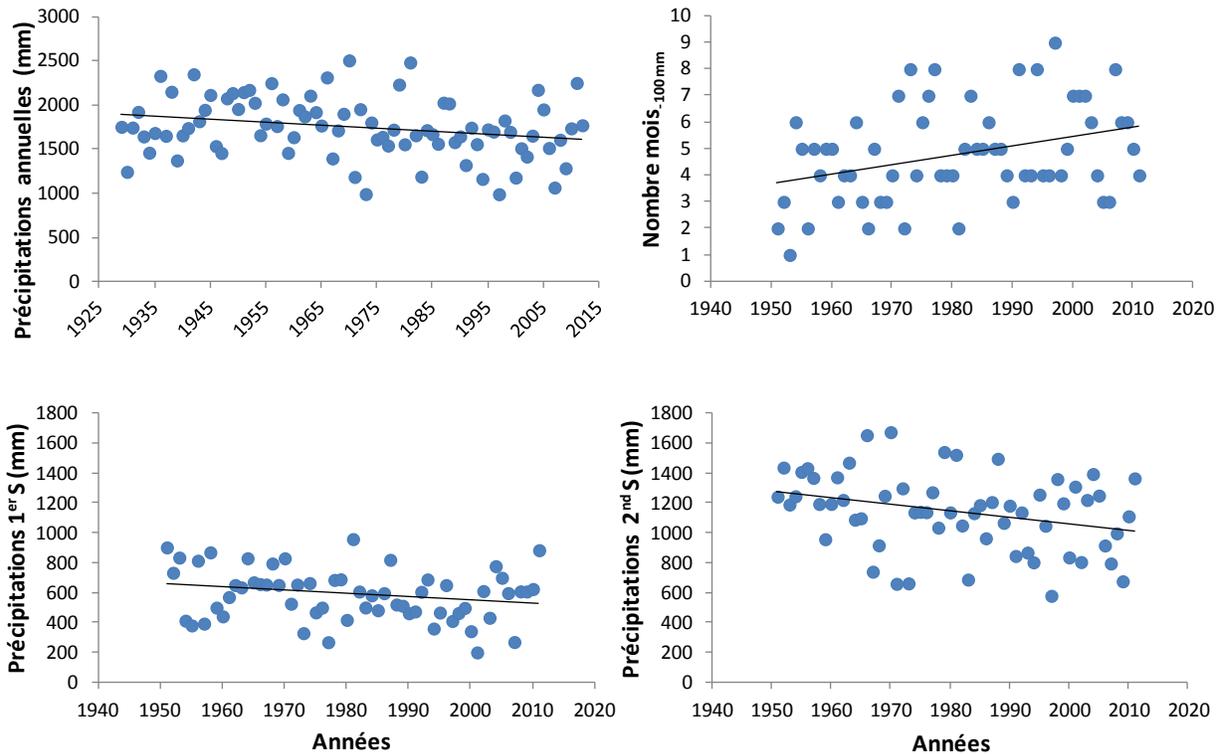


Figure 24. Evolutions de différentes variables liées aux précipitations (annuelles, du premier semestre (1^{er} S), du second semestre (2nd S) et nombre de mois par an avec moins de 100 mm). Les données concernent les 84 dernières années pour les précipitations annuelles, et les 62 dernières années pour les précipitations semestrielles et mensuelles.

Les précipitations annuelles et le nombre de mois avec moins de 100 mm de précipitations ont respectivement tendance à diminuer et augmenter ($p < 0,02$, Table 3). Les précipitations du premier semestre et du second semestre ont tendance à diminuer, quoique la pente de la relation entre précipitations du premier semestre et les années reste faiblement significative ($p = 0,08$).

Table 3. Descripteurs (pente, r^2 , F , p value) de la relation entre le temps (années) et différentes variables liées aux précipitations.

Période	Variable	pente	r^2	F	p
1929-2012	Précipitations annuelles	-3,35	0,06	5,2	0,017
	Précipitations du 1 ^{er} semestre	-2,18	0,05	7,9	0,080
1951-2012	Précipitations du 2 nd semestre	-4,40	0,09	3,2	0,006
	Nombre de mois < 100 mm	0,03	0,10	6,0	0,017

Les années futures semblent tendre vers des années plus sèches, avec un second semestre (qui correspond habituellement à la saison des pluies) moins pluvieux et/ou des saisons sèches commençant plus tôt (dès les mois de novembre ou décembre). Les précipitations du premier semestre (qui correspond habituellement à la saison sèche) ont également tendance à diminuer mais de manière moins prononcées que celles du second semestre.

3.2 Topographie et sols du secteur d'étude

Cette partie caractérise le positionnement des stations (distance à la mer, altitudes relatives), leur topographie ainsi que la texture et la composition de leurs sols.

3.2.1 Topographie et texture du sol du secteur d'étude

La Table 4 présente les positions des stations sur le gradient mer – terre, leurs altitudes relatives par rapport à la hauteur de nappe le 25 octobre 2011, ainsi que la microtopographie. D'une manière générale, l'altitude des stations a tendance à augmenter avec leur éloignement à la mer, excepté pour la station MAO qui est la plus basse de toutes les stations.

Table 4. Caractérisation des stations. Distance à la mer, altitudes relatives et intervalle de variation de la microtopographie (I_{var}).

	MAS	MAO	TAS	FMS	FMO
Distance à la mer (m)	50	750	1000	1050	1350
Dénivelés moyens (cm)	-2,5	-9,3	-0,9	-3,4	-0,4
Altitude relative moyenne (cm)	-2,1	-8,9	-0,5	-3	0
Intervalle de variation min : max (cm)	-7 : -1	-14 : -5	-1,5 : 0	-6,5 : 0,5	-5 : 7

La Figure 25 schématise les variations de texture le long d'un profil vertical dans les sols des cinq stations d'étude. Dans toutes les stations, exceptée MAS, les niveaux profonds sont argileux.

MAO et MAS présentent une accumulation de tourbe en surface. Le sol de MAS est composé essentiellement de tourbe racinaire de *R. mangle* très compacte et faiblement décomposée.

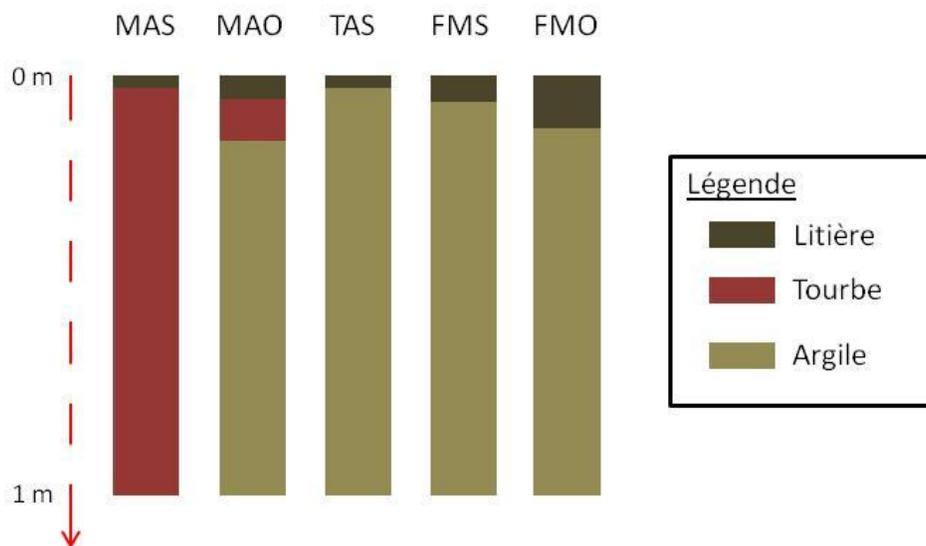


Figure 25. Profil textural des sols des stations de la surface jusqu'à 1 m de profondeur

La Figure 26 propose une représentation synthétique des altitudes relatives, de la microtopographie et de la texture du sol des différentes stations. La station MAS très proche du bord de mer est séparée du lagon par une légère surélévation du sol tourbeux (Figure 26). Cette surélévation du sol coupe les échanges directs de masse d'eau entre la mer et la station tant que le niveau de la mer ne le submerge pas. Dans la station MAS, la microtopographie du sol tourbeux est assez uniforme avec peu de creux et de bosses. La station MAO est en arrière mangrove dans une cuvette, plus basse que la station MAS, et avec une microtopographie plus irrégulière faite de chenaux et de buttes ; le sol de surface y est tourbeux puis devient argileux à partir de 20 cm de profondeur. La station TAS est surélevée par rapport aux autres, elle est à l'extrémité d'un des gradients mer – terre possible, à proximité immédiate de pâturages. De MAO à TAS l'altitude du sol augmente doucement et la texture devient argileuse dès ses premiers cm ; la microtopographie est très peu marquée avec peu de creux et de buttes. En forêt marécageuse les altitudes des stations diffèrent. La station FMS est assez basse avec quelques rares buttes aux pieds des *P. officinalis*. La station FMO est en moyenne plus haute, grâce à des buttes plus larges que dans la station FMS, entre ces buttes on retrouve des zones plus basses dans lesquelles le niveau d'eau est important.

Aussi, selon cette topographie, on constate qu'en mangrove et en forêt marécageuse les niveaux d'inondation diffèrent selon les stations : FMO, MAS et TAS sont les stations les moins inondées

(les plus exondées), FMS et MAO les stations les plus inondées. Le niveau moyen d'eau de chaque station est à relativiser en fonction de la microtopographie ; ainsi les microtopographies très accusées dans FMO, FMS et MAO aménagent des cuvettes dans lesquelles le niveau d'eau reste important une grande partie de l'année.

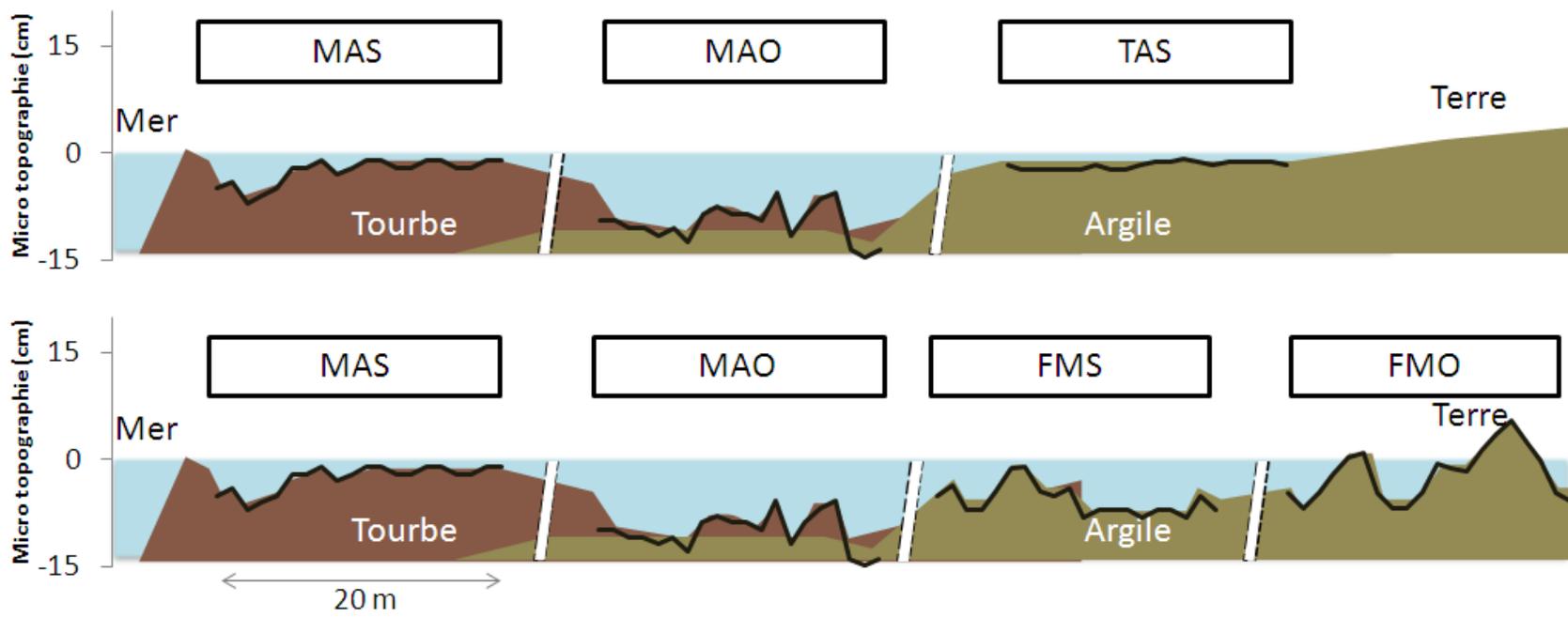


Figure 26. Schéma synthèse de la localisation des stations d'étude sur le gradient mer – terre. La figure donne les altitudes moyennes (cm) et la microtopographie (cm) des stations, ainsi que la texture de sol dominante.

3.2.2 Caractéristiques physiques et composition chimique des sols des stations d'étude

La Table 5 répertorie les caractéristiques physico chimique des sols des stations d'étude. Les stations se distinguent en fonction des valeurs de densité apparente. Les stations de mangrove à dominante argileuse ont les sols les plus denses (TAS, MAO), les stations de forêt marécageuse ont des densités apparentes intermédiaires, et la station de mangrove sur tourbe a la plus faible densité apparente.

Table 5. Caractéristiques édaphiques des stations d'étude. Densité apparente et composition chimique de la surface du sol (min : max, n = 3).

	MAS	MAO	TAS	FMS	FMO
Densité apparente (kg m ⁻³)	22,4	106,7	166,1	89,3	71,1
Carbone Total (kg m ⁻³)	1,9 : 2,2	5,5 : 6,8	02:05,6	3,2 : 5,9	3,1 : 4,5
P ₂ O ₅ (g m ⁻³)	01 : 01	05 : 07	02 : 02	02 : 04	06 : 21
K ₂ O (g m ⁻³)	47 : 53	65 : 79	54 : 70	23 : 28	08 : 09
MgO (g m ⁻³)	260 : 270	520 : 540	490 : 510	220 : 290	180 : 220
Na ₂ O (kg m ⁻³)	0,3 : 1,2	2,8 : 3,9	1,8 : 1,8	0,6 : 1,7	0,1 : 0,5
Calcaire total (kg m ⁻³)	00 : 00	00 : 01,5	1,4 : 2,6	1,4 : 2,7	00 : 00
CaO (kg m ⁻³)	0,1 : 0,1	0,4 : 0,7	0,8 : 1,5	0,4 : 0,5	0,5 : 0,6
CEC (Cmol ⁺ kg ⁻¹)	98 : 100	46 : 48	15 : 29	42 : 65	69 : 89

La composition chimique des sols varie selon les stations. Les teneurs en carbone total les plus fortes sont celles de MAO et les plus faibles celles de MAS. Les teneurs en P₂O₅ ont tendance à être plus élevées en forêt marécageuse qu'en mangrove, mais elles permettent également de distinguer les stations au sein de la forêt marécageuse et de la mangrove : FMO possède plus de P₂O₅ que FMS et MAO est plus riche que MAS et TAS. En revanche les stations de mangrove ont des teneurs en K₂O, MgO, Na₂O plus importantes que les stations de forêt marécageuse, MAO étant la plus riche et FMO la plus pauvre. Enfin, les valeurs de calcaire total ont été plus importantes dans FMS et TAS. Les capacités d'échanges cationiques varient selon les stations. Les valeurs les plus élevées ont été observées dans MAS et FMO (> 68 mol kg⁻¹) ; les stations MAO et FMS ont des valeurs de CEC équivalentes mais plus faibles que les deux stations précédents (> 41 mol kg⁻¹) et la station TAS les valeurs de CEC les plus faibles de tous les stations (< 30 mol kg⁻¹). En mangrove, la fertilité de la station MAO peut être reliée avec son positionnement en cuvette par rapport aux autres stations environnantes. Elle peut ainsi certainement recevoir des eaux de ruissellement provenant d'autres stations et les minéraux qu'elles contiennent.

3.3 Suivi mensuel des descripteurs de l'environnement édaphique

Cette partie donne les évolutions de l'environnement édaphique au cours de la période d'étude et propose un schéma de relation entre les différents descripteurs édaphiques étudiés.

3.3.1 Descripteurs de la nappe

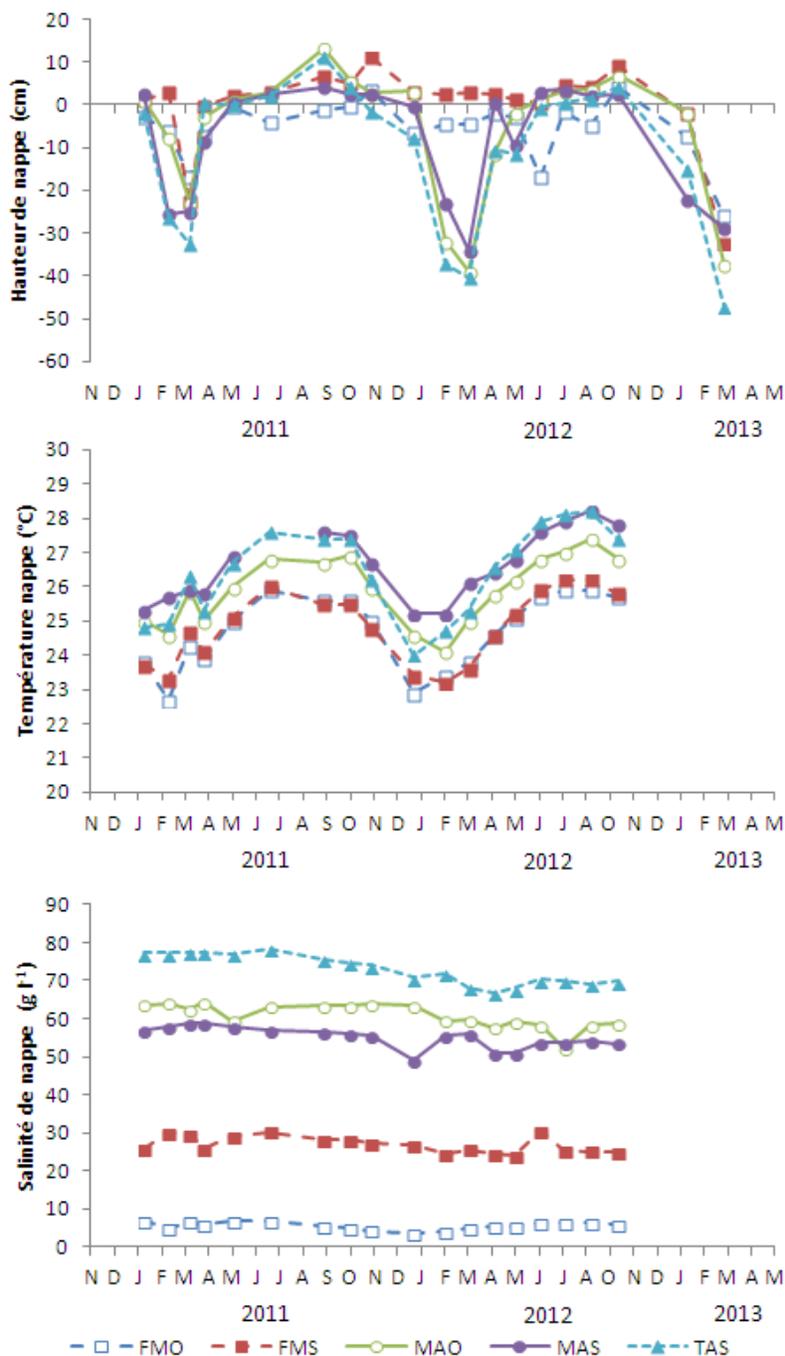


Figure 27. Variations du niveau d'inondation par rapport à la surface du sol, de la température et de la salinité dans la nappe à 60 cm de profondeur pour les cinq stations.

3.3.1.1 Hauteur de nappe

Pour chaque station, la hauteur de la nappe par rapport au niveau moyen de la surface du sol varie fortement d'une saison à l'autre (Figure 27). Le niveau d'inondation maximal a atteint une dizaine de centimètres au cours de l'hivernage 2011 dans la station MAO et une valeur minimale de -50 cm en dessous de la surface du sol dans la station TAS au cours de la saison sèche 2013.

D'une manière générale, la nappe s'abaisse au cours de la saison sèche et remonte au cours de la saison des pluies. Ceci se vérifie sur les trois années étudiées dans les stations de mangrove (MAO, MAS, TAS), mais pas pour les stations de forêt marécageuse (FMO, FMS) où, lors de la saison sèche 2012, la nappe est restée affleurante. On peut également noter un abaissement de la nappe sous la surface du sol dans FMO au mois de juin 2012, alors que toutes les autres stations d'étude étaient inondées. Au cours du premier semestre 2012, deux situations marquées sont caractérisées par le niveau de la nappe. Ce niveau est sous la surface du sol dans les stations de mangrove et supérieur à la surface du sol en forêt marécageuse de janvier à mars. Au mois de juin ces situations s'inversent avec une mangrove inondée (nappe submergeante) et une forêt marécageuse à sec (niveau de nappe sous la surface du sol). Etant donné les faibles différences d'altitude entre les différentes stations, il est probable que la nappe d'eau n'ait pas été parfaitement plane lors de plusieurs périodes. Elle aurait basculé d'une pente descendante, depuis la forêt marécageuse (amont) vers la mangrove (aval) en mars 2012, vers une pente ascendante au mois de juin 2012.

Au cours de la saison des pluies, l'ensemble des stations est inondé et la nappe d'eau libre retrouve son horizontalité. Les différences de niveau d'eau entre stations sont à relier à des différences topographiques, celles situées les plus en amont (FMO, FMS, TAS) étant les moins inondés.

3.3.1.2 Température de nappe

Au cours de la période d'étude, les mesures de la température de la nappe à 5, 20 et 60 cm de profondeur ont été très corrélées entre elles dans toutes les stations. Les corrélations entre la température de la nappe à 60 cm et les températures à 5 et à 20 cm de profondeur présentent des coefficients tous supérieurs à 0,78. En raison de l'abaissement de la nappe à certains moments de l'année, le jeu de données des températures à 5 et 20 cm de profondeur est incomplet dans toutes

les stations. Aussi, il a été choisi de n'analyser que les températures à 60 cm de profondeur, les variations de température à 5 et 20 cm étant cependant présentées en annexe. La température de la nappe à 60 cm de profondeur varie de manière saisonnière dans toutes les stations (Figure 27). Elle atteint des valeurs maximales de 28°C en aout 2012 dans MAS et TAS et des valeurs minimales de 23°C en forêt marécageuse les mois de janvier 2011 et 2012. Dans les deux stations de mangrove mixtes et dans les deux stations de forêt marécageuse l'amplitude thermique de la nappe est de 3°C, elle est de 4°C dans TAS.

Mangrove et forêt marécageuse se distinguent par les valeurs de température de la nappe (test de Mann & Whitney, $U = 320$, $p < 0,001$). Les températures les plus élevées sont mesurées dans MAS et TAS, les plus basses dans FMO et FMS. Les températures mesurées dans MAO sont intermédiaires.

3.3.1.3 Salinité de nappe

Etant donné les variations de hauteur de nappe, les salinités à 5 et 20 cm de profondeur dans la nappe n'ont pas pu être mesurées tout au long de la période de suivi. Afin de privilégier un jeu de donnée complet, seules les valeurs de la salinité de nappe à 60 cm de profondeur ont été analysées. Les variations de la salinité de nappe à 5 et 20 cm de profondeur sont présentées en annexe.

La salinité de la nappe à 60 cm de profondeur varie très faiblement entre les saisons mais varie de 5 à 80 g l⁻¹ selon les stations (Figure 27). La salinité de la nappe à 60 cm permet de distinguer chaque station avec les autres. La station de forêt marécageuse FMO est la moins salée avec des valeurs stables inférieures à 10 g l⁻¹, puis vient FMS avec des salinités entre 25 et 35 g l⁻¹, puis les deux stations de mangrove mixte. Avec des valeurs comprises entre 50 et 60 g l⁻¹, la station MAS est légèrement moins salée que MAO dont les salinités varient entre 55 et 65 g l⁻¹ (Mann Whitney, $U = 170$, $p < 0,001$). La station TAS est la plus salée avec des valeurs entre 70 et 80 g l⁻¹.

Pour l'ensemble des stations de mangrove et FMS, la salinité de la nappe à 60 cm de profondeur a tendance à diminuer faiblement au cours de la période de suivi (Table 6, $n = 18$). Cette diminution est d'autant plus prononcée que la nappe est salée, les plus fortes diminutions de salinité étant observées dans TAS, puis dans MAO et MAS et enfin dans FMS.

Table 6. Paramètres des tests de pente (Fisher) de l'évolution de la salinité en fonction du temps dans les différentes stations.

Station	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p.value</i>	<i>r</i> ²	pente
MAS	16	18,4	***	0,51	-0,009
MAO	16	71,5	***	0,53	-0,011
TAS	16	16,6	***	0,81	-0,017
FMS	16	6,11	*	0,27	-0,005
FMO	16	0,42	ns.	0,02	0

3.3.2 Descripteurs du sol

3.3.2.1 pH

A 5 cm de profondeur, les valeurs observées de pH varient entre 4,5 et 7 (Figure 28). Des variations saisonnières de pH sont observables en mangrove : il varie très fortement dans MAS et MAO avec une amplitude de 2 unités et dans une moindre mesure (1,5 unités) dans TAS. Le pH de surface est significativement inférieur dans MAS par rapport à MAO (Mann Whitney, $U = 117$, $p < 0,001$). En forêt marécageuse, les mesures de pH varient de 0,5 unité autour de 6,5 et sont similaires dans les deux stations. Dans l'ensemble des stations de mangrove, le pH de surface diminue au cours de la saison sèche et remonte puis se stabilise en saison des pluies.

En profondeur, le pH varie dans une moindre mesure qu'en surface, entre 6 et 7 sur les différentes stations. L'amplitude saisonnière est de 0,5 unité dans la plupart des stations. Les valeurs les plus basses sont atteintes au cours de la saison sèche et elles remontent progressivement au cours de la saison des pluies 2012. En profondeur, les mesures sont significativement inférieures dans MAS par rapport à MAO et TAS (Wilcoxon, $W = 0$ et $p < 0,001$ pour les deux comparaisons entre stations). Les pH de profondeur sont équivalents dans MAO et TAS (Wilcoxon, $W = 25$, $p = 0,09$), mais légèrement différents entre FMO et FMS (Wilcoxon, $W = 13$, $p = 0,008$) ; FMO est très légèrement plus acide (0,1 – 0,2 unité pH) que FMS.

3.3.2.2 *Potentiel RedOx*

Les mesures du potentiel RedOx varient fortement entre les saisons (Figure 28). L'amplitude de ces variations est plus importante en surface (-400 à 250 mV) qu'en profondeur (-375 à 0 mV).

En surface, dans toutes les stations de mangrove, le potentiel RedOx augmente en saison sèche pour atteindre des valeurs positives allant de 100 à 245 mV et diminue brusquement au retour des pluies (mois d'avril et de mai) pour se stabiliser entre -330 et -400 mV au cours de la saison des pluies. En forêt marécageuse, l'évolution du potentiel RedOx suit le même pattern saisonnier que dans les stations de mangrove, mais avec des amplitudes moindres. Dans FMS et FMO le potentiel RedOx varie de -255 à 20 mV et de -279 à -116 mV respectivement.

En profondeur, le potentiel RedOx varie entre -372 et 6 mV sur l'ensemble des stations. Pour toutes les stations, sauf pour MAS, les valeurs du potentiel RedOx sont assez variables sans qu'un pattern saisonnier n'apparaisse de manière flagrante. On constate quelques valeurs plus élevées, mais toujours négatives, en saison sèche dans MAO et TAS. Dans MAS, le potentiel RedOx est remarquablement stable en profondeur avec des valeurs comprises entre -364 mV et -310 mV tout au long de la période de suivi.

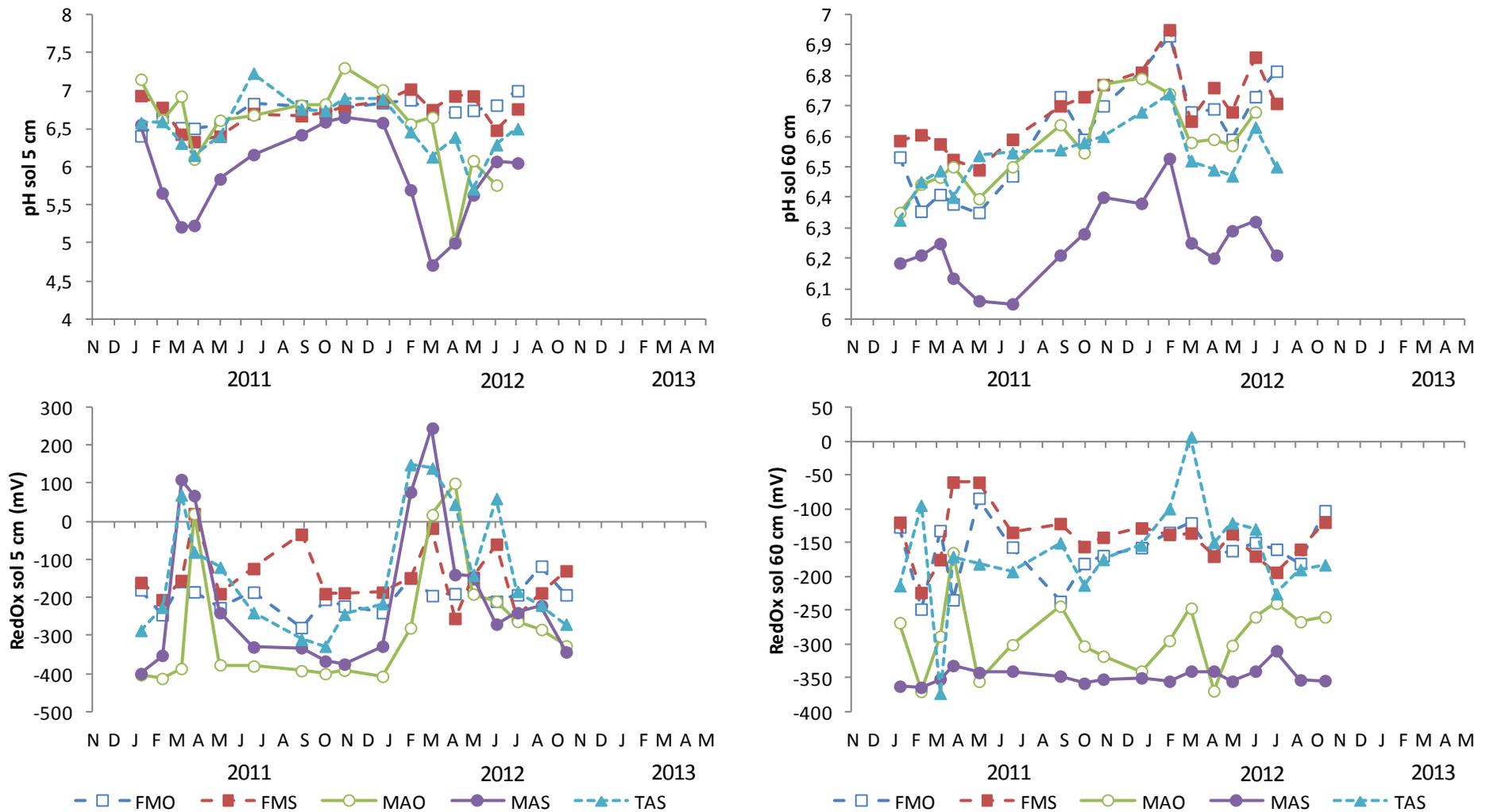


Figure 28. Evolution des pH et des potentiels RedOx à 5 et 60 cm de profondeur dans les stations d'étude de janvier 2011 à octobre 2012. En fonction des profondeurs les échelles en ordonnées ne sont pas les mêmes.

3.3.2.3 Salinité du sol et teneur en eau en surface

Sur l'ensemble des cinq stations d'étude et sur la période de suivi, la salinité de la surface du sol (Figure 29) varie entre des valeurs proches de 0 g l⁻¹ (station FMO) et des valeurs supérieures à 100 g l⁻¹ (station TAS). La gamme de variation de la salinité est différente selon les stations. Dans la station FMO la salinité reste stable tout au long de la période de suivi et reste comprise entre 2 g l⁻¹ et un maximum de 11 g l⁻¹ au cours de la saison sèche 2011. Elle varie avec une amplitude plus prononcée dans FMS avec, au cours de la saison des pluies 2011, des minima de 12 g l⁻¹ et, pendant les mois de mars et juin 2012, des valeurs supérieures à 30 g l⁻¹. En mangrove mixte, les patterns saisonniers sont plus prononcés. Les valeurs de salinité diminuent régulièrement au cours de la saison des pluies 2011 et les valeurs les plus basses sont obtenues en fin de saison des pluies, 21 et 33 g l⁻¹ pour MAS et MAO respectivement. La salinité de surface augmente ponctuellement après les mois de mars et juin de chaque année pour atteindre des valeurs maximales de 53 et 65 g l⁻¹ dans MAS et MAO respectivement. Dans la station TAS, l'amplitude de variation de la salinité de surface est encore plus importante : le minimum de salinité observé est de 34 g l⁻¹ à la fin du mois d'octobre 2012 et le maximum est de 113 g l⁻¹ à la fin du mois de juin 2012, soit une amplitude de 78 g l⁻¹. De la même manière qu'en mangrove mixte, dans la mangrove à *A. germinans*, la salinité de surface augmente au cours des saisons sèches et diminue ou se stabilise pendant la saison des pluies. Pour toutes les stations, exceptée FMO, un pattern de variation saisonnière de la salinité en surface du sol se dessine.

Les stations se hiérarchisent en fonction de la moyenne de salinité de surface avec des différences significatives (Mann Whitney pour chaque couple de stations, $p < 0,002$) dans l'ordre suivant (moyenne \pm écart type, g l⁻¹) :

$$\text{FMO } (6 \pm 2) < \text{FMS } (21 \pm 7) < \text{MAS } (32 \pm 9) < \text{MAO } (50 \pm 9) < \text{TAS } (72 \pm 20)$$

La teneur en eau du sol à la surface (Figure 29) varie entre 40 et 85 % selon les stations et les saisons. Les gammes de variation de l'humidité ne sont pas les mêmes selon les stations. En forêt marécageuse les sols de la station FMO sont significativement plus humides (78 ± 3 %) que ceux de FMS (67 ± 5 %) (Wilcoxon, $W = 170$, $p < 0,001$). En mangrove, les sols de MAS sont significativement plus humides (83 ± 2 %) que ceux de MAO (69 ± 5 %) et TAS (50 ± 4 %) (Wilcoxon, $W = 171$, $p < 0,001$). Les variations de l'humidité du sol ne sont pas liées de manière flagrante avec les différentes saisons.

3.3.2.4 Salinité du sol et teneur en eau en profondeur

A 60 cm de profondeur dans le sol, la salinité sur l'ensemble des stations varie dans une gamme similaire à celle observée en surface (Figure 29), les différences entre stations étant cependant plus marquées. Les stations peuvent être hiérarchisées de la même manière, avec, dans un ordre croissant de salinité (moyenne \pm écart type, g l⁻¹) :

$$\text{FMO } (10 \pm 2) < \text{FMS } (32 \pm 6) < \text{MAS } (54 \pm 6) < \text{MAO } (87 \pm 11) < \text{TAS } (107 \pm 11)$$

Au sein d'une station, l'amplitude des variations de la salinité varie de 7 à 36 g l⁻¹. FMO est la station dont la salinité est la plus constante (amplitude de 7 g l⁻¹), viennent ensuite les stations FMS et MAS avec des amplitudes de 20,5 et 22,6 g l⁻¹ respectivement, puis les stations MAO et TAS avec des amplitudes supérieures à 30 g l⁻¹ (35,9 et 34,4 g l⁻¹ respectivement). La distinction d'un pattern de variation saisonnière n'est pas évidente, les augmentations et diminution de la salinité en profondeur ne se faisant pas aux moments de la saison des pluies et de la saison sèche.

Les teneurs en eau des sols à 60 cm de profondeur varient entre 41 et 87 % sur l'ensemble des stations. Les stations se distinguent bien les unes des autres : en mangrove, MAS est la station avec les plus fortes teneurs en eau (84 \pm 2 %), suivie de MAO (64 \pm 4 %) et TAS est la station avec les teneurs en eau (massique) les plus faibles (44 \pm 2 %). En forêt marécageuse, FMO a tout le temps des teneurs en eau plus élevées (66 \pm 2 %) que FMS (57 \pm 4 %). La teneur en eau des sols de MAO est intermédiaire entre celles de FMO et FMS. La hiérarchisation de la teneur en eau à 60 cm de profondeur rend bien compte des différences de texture du sédiment. Les sols les plus tourbeux (MAS, FMO, MAO) sont ceux avec la plus forte teneur en eau car la porosité de la tourbe est plus importante que celle de l'argile (FMS, TAS). Comme en surface, l'évolution de la teneur en eau en profondeur ne semble pas suivre de pattern de variation lié à l'alternance saison des pluies – saison sèche.

Table 7. Salinité du sol à 5 et 60 cm de profondeur dans les cinq stations.

Station	MAS	MAO	TAS	FMS	FMO
Salinité sol 5 cm	32 \pm 9	50 \pm 9	72 \pm 20	21 \pm 7	6 \pm 2
Salinité sol 60 cm	54 \pm 6	87 \pm 11	107 \pm 11	32 \pm 6	10 \pm 2

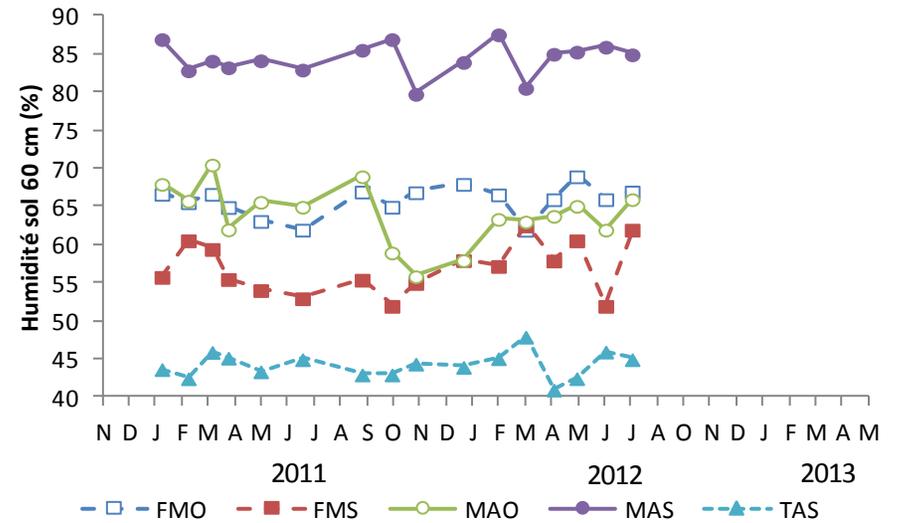
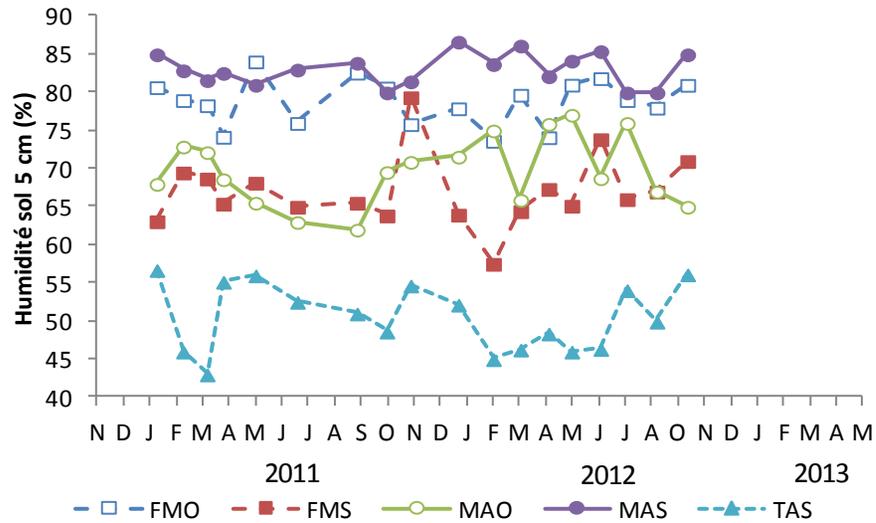
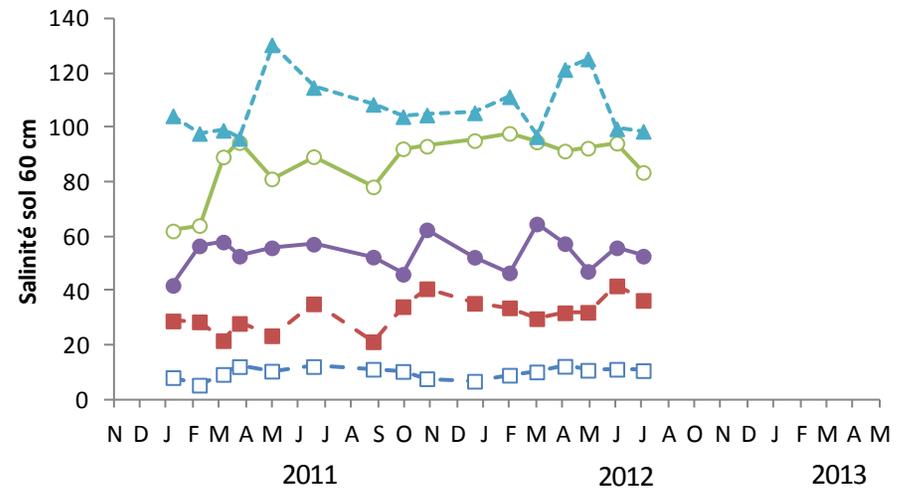
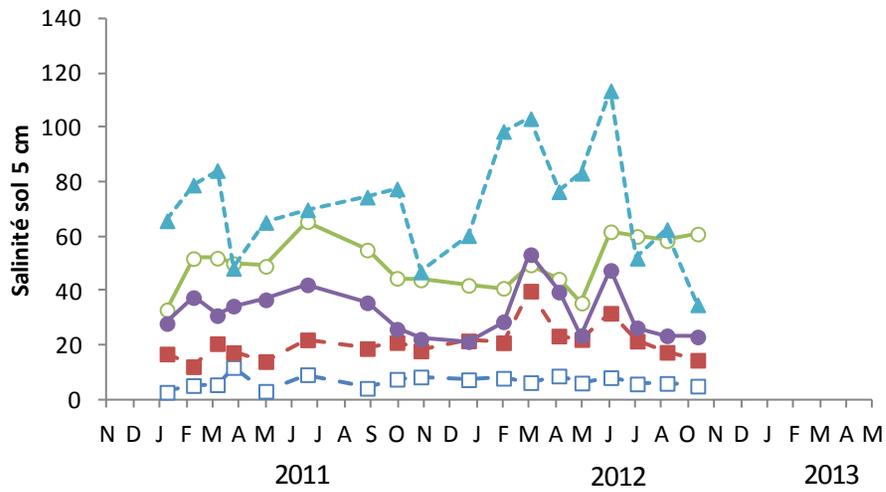


Figure 29. Evolution de la salinité du sol et de la teneur en eau et à 5 et 60 cm de profondeur de janvier 2011 à octobre 2012.

3.3.3 Relations entre descripteurs édaphiques

Les paragraphes précédents ont montré qu'au sein d'une même station les descripteurs édaphiques varient dans le temps. Il apparaît intéressant d'illustrer les covariations entre ces descripteurs afin d'explicitier les liens qui peuvent les unir. On peut, par exemple, penser que le niveau de nappe et la salinité du sol ou encore que le pH et le potentiel RedOx sont liés, les forts niveaux de nappe diluant la salinité, et les conditions de potentiel RedOx modifiant les équilibres acido-basiques.

3.3.3.1 Groupement des stations d'étude selon les réponses édaphiques

Pour chaque station il est possible de dresser une matrice des corrélations entre descripteurs édaphiques afin d'illustrer leurs covariations (ces matrices sont présentées en annexe, p. iv). Afin d'identifier si la réponse globale des descripteurs édaphiques aux variations saisonnières se différencie entre les stations, il est possible de comparer deux à deux ces matrices de corrélations par des tests de Mantel. La Table 8 rassemble les probabilités associées à chaque test de Mantel et la Figure 30 présente les similarités des réponses des stations sous la forme d'un dendrogramme.

Table 8. Matrice des probabilités associées aux tests de Mantel entre les stations. Ces tests reposent sur la comparaison des matrices de corrélations des descripteurs édaphiques pour chaque station. Les valeurs inférieures à 0,05 (en gras) indiquent qu'un lien fort existe entre les matrices de corrélation des descripteurs édaphiques des stations.

	FMS	MAO	MAS	TAS
FMO	0,0001	0,4964	0,3649	0,0206
FMS		0,116	0,2226	0,0447
MAO			0,0035	0,1863
MAS				0,0065

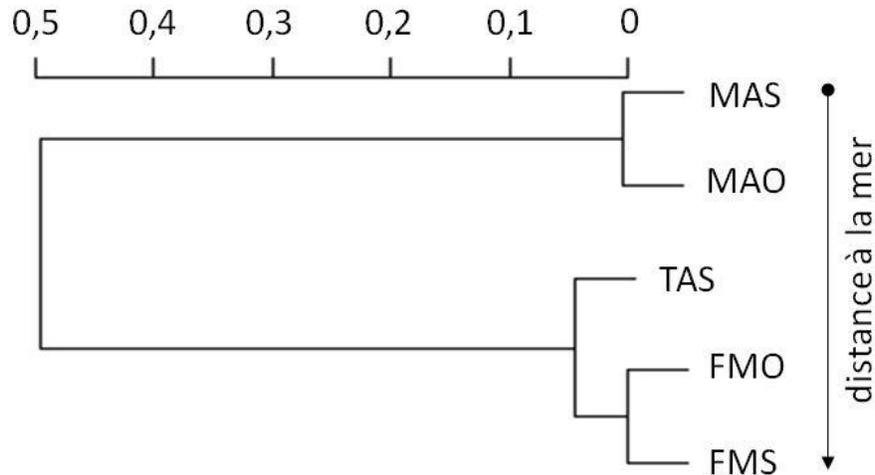


Figure 30. Dendrogramme effectué sur la matrice des probabilités associées aux tests de Mantel. L'échelle dans la partie supérieure donne les valeurs des probabilités associées aux tests de Mantel et la flèche rappelle l'éloignement des stations par rapport à la mer.

Les covariations des descripteurs édaphiques des stations de forêt marécageuses (FMO, FMS) sont très proches ($p < 0,0001$). Les covariations dans les deux stations de mangrove (MAO, MAS) sont également très similaires ($p < 0,01$) et se distinguent fortement des variations en forêt marécageuse. Cependant, les variations des descripteurs édaphiques ne permettent pas de séparer strictement les réponses édaphiques de la mangrove de celles de la forêt marécageuse. Malgré leur forte proximité géographique les stations MAO et TAS ont des réponses différentes ($p = 0,186$) qu'il paraît important d'explicitier par la suite.

Les paragraphes qui suivent commentent plus précisément trois matrices de corrélation : (i) en forêt marécageuse (les variations des descripteurs édaphiques de FMO et FMS confondues), (ii) dans les peuplements mixtes de mangrove (MAO et MAS) et (iii) dans la station TAS.

3.3.3.2 Covariations des descripteurs édaphiques dans les groupes de stations

La Table 9 présente les matrices de corrélation entre descripteurs édaphiques dans les groupes de stations déterminés dans le paragraphe précédent.

En forêt marécageuse, la hauteur de nappe varie assez peu et ses corrélations avec les autres descripteurs édaphiques sont faibles. Au contraire, dans les stations de mangrove (MAO, MAS, TAS) la hauteur de nappe est bien corrélée avec différents descripteurs édaphiques : dans ces stations, le pH et le potentiel RedOx de la surface sont respectivement corrélés positivement et négativement aux variations du niveau de la nappe. Dans TAS, la hauteur de nappe est également

fortement corrélée à la salinité et à la teneur en eau de surface : le sol est plus humide et la salinité plus faible lorsque le niveau de la nappe est élevé.

Dans les stations de forêt marécageuse et dans la station à *A. germinans* (TAS) la teneur en eau de la surface du sol est négativement corrélée à la salinité de surface, alors que dans les stations de mangrove mixte (MAO, MAS) ces deux descripteurs sont faiblement et positivement corrélés. Une corrélation négative entre teneur en eau du sol et salinité est observée en profondeur dans toutes les stations. Cette corrélation est plus forte dans les stations de mangrove (MAO, MAS, TAS).

Dans toutes les stations étudiées le pH et le potentiel RedOx de la surface du sol sont négativement corrélés ; cette relation est étroite dans les stations de mangrove ($r < -0,5$) et moins forte dans les stations de forêt marécageuse. Pour toutes les stations, les pH et les potentiels RedOx des niveaux de surface du sol et de profondeur varient dans le même sens ; ces relations sont fortes en forêt marécageuse pour le pH et le potentiel RedOx, elle est forte uniquement pour le pH dans TAS et elles sont faibles dans les stations de peuplement mixte mangrove pour les deux descripteurs.

Table 9. Matrice des corrélations (r de Spearman) entre descripteurs édaphiques dans les différents groupes de stations. Le sens de corrélation est indiqué par les couleurs des cases (vert : corrélation positive, rouge : corrélation négative) et l'intensité de la couleur donne le niveau de corrélation. Les *r* de Spearman supérieur à 0,4 sont considérés comme décrivant une corrélation significative entre les deux descripteurs.

	temp60	ph5	redox5	ph60	redox60	sal5sol	hum5sol	sal60sol	hum60sol	sal60nap
FMO-FMS										
hnap	0,2	0,3	-0,1	0,2	0,1	-0,1	0,1	0,2	-0,1	-0,3
temp60		0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,5	-0,1	0,3
ph5			-0,3	0,6	-0,2	0,2	-0,4	0,2	0,3	-0,5
redox5				-0,1	0,4	0,3	-0,2	0,0	0,0	0,2
ph60					-0,1	0,2	-0,2	0,3	0,2	-0,4
redox60						-0,2	0,0	-0,2	-0,3	0,0
sal5sol							-0,4	0,3	0,0	-0,2
hum5sol								0,1	-0,1	0,3
sal60sol									-0,2	0,2
hum60sol										-0,4
MAO-MAS										
hnap	0,5	0,6	-0,7	-0,1	0,3	-0,1	-0,4	-0,1	0,1	-0,1
temp60		0,0	-0,2	-0,3	0,3	0,2	-0,3	0,2	0,1	-0,3
ph5			-0,8	0,3	-0,2	-0,4	-0,3	-0,3	0,0	0,4
redox5				0,1	0,3	0,2	0,3	0,4	-0,1	-0,1
ph60					-0,3	-0,3	0,0	0,1	-0,1	0,1
redox60						0,3	-0,2	0,2	0,0	0,0
sal5sol							-0,1	0,3	0,0	0,0
hum5sol								0,1	-0,1	-0,4
sal60sol									-0,8	0,0
hum60sol										-0,2
TAS										
hnap	0,6	0,4	-0,7	0,1	-0,3	-0,6	0,7	0,1	-0,3	-0,2
temp60		0,0	-0,2	0,2	-0,3	-0,1	0,1	0,1	0,0	-0,1
ph5			-0,6	0,6	-0,2	-0,4	0,4	-0,1	-0,1	0,1
redox5				0,0	0,3	0,7	-0,6	0,0	0,4	0,1
ph60					0,0	0,1	0,0	0,2	0,2	0,0
redox60						0,4	-0,2	0,1	0,1	-0,7
sal5sol							-0,8	0,1	0,1	0,0
hum5sol								0,1	-0,1	-0,2
sal60sol									-0,6	-0,2
hum60sol										0,2

Légende	
hnap	hauteur de la nappe
temp60	température de la nappe à 60 cm de profondeur
ph5	pH à 5 cm de profondeur
redox5	potentiel RedOx à 5 cm de profondeur
ph60	pH à 60 cm de profondeur
redox60	potentiel RedOx à 60 cm de profondeur
sal5sol	salinité à 5 cm de profondeur du sol
hum5sol	teneur en eau à 5 cm de profondeur du sol
sal60sol	salinité à 60 cm de profondeur du sol
hum60sol	teneur en eau à 60 cm de profondeur du sol
sal60nap	salinité dans la nappe à 60 cm de profondeur

3.3.3 Bilan pour toutes les stations

Bien que les relations entre les descripteurs édaphiques ne soient pas toujours les mêmes en fonction des stations, on peut considérer quelques relations communes (Figure 31).

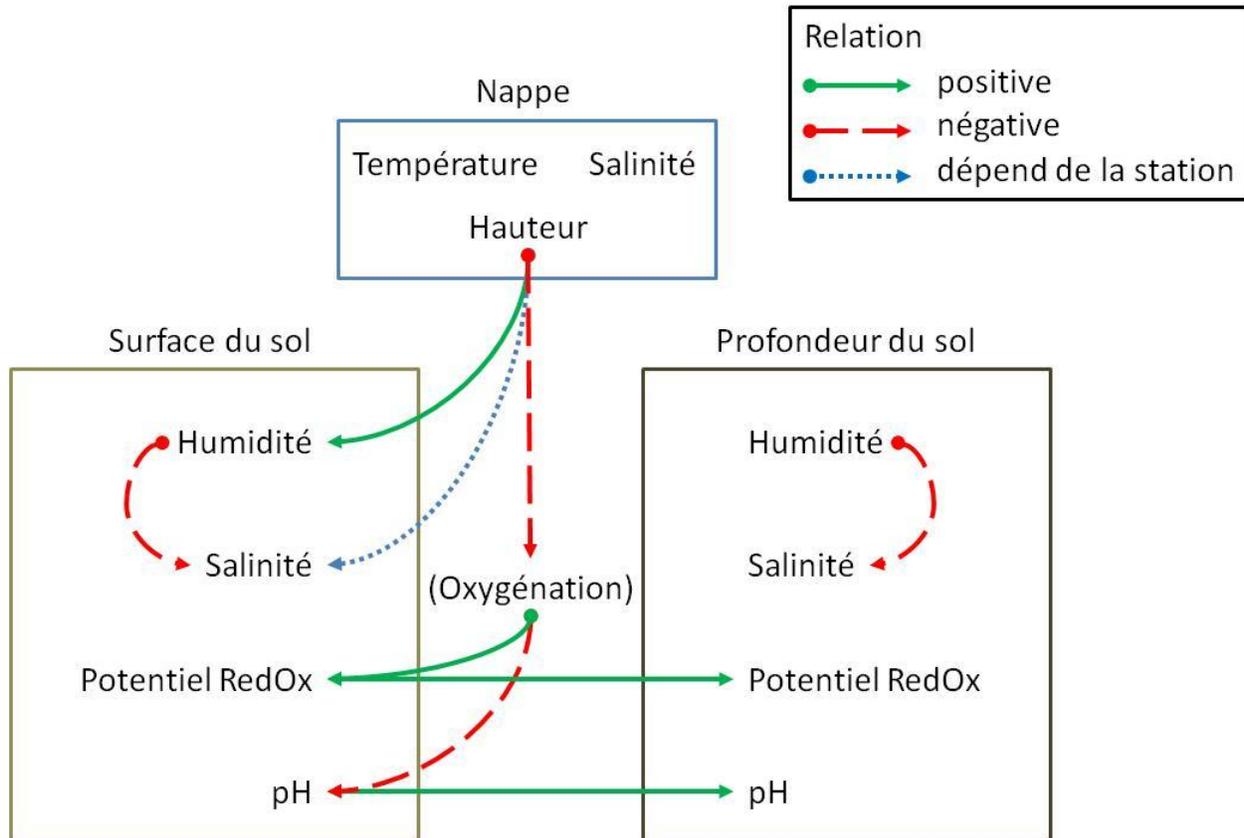


Figure 31. Relations constatées lors de l'étude entre les différents descripteurs édaphiques de la nappe, du sol en surface et en profondeur. Les flèches vertes indiquent des relations positives, les flèches rouges des corrélations négatives et les flèches bleues des relations dont le sens dépend des sites.

D'une manière générale, la hauteur de nappe a tendance à impacter des descripteurs de la surface du sol. Ces relations peuvent être directes ou indirectes. L'élévation du niveau de la nappe provoque une augmentation de la teneur en eau des sédiments de surface après qu'ils aient été plus ou moins émergés au moment de la saison sèche. Ce phénomène ne fait pas systématiquement diminuer la salinité de la surface du sol car le gonflement de la nappe peut être lié à des transferts d'eau salée. En revanche, l'abaissement de la nappe sous la surface du sol correspond toujours à des périodes de déficit hydrique qui entraînent mécaniquement une augmentation de la salinité de surface par évaporation d'une fraction de l'eau interstitielle (stations de forêt marécageuse et TAS).

En mangrove, les variations du niveau de la nappe sont fortement reliées à celles du potentiel RedOx (négativement) et du pH (positivement) en surface du sol. L'augmentation du niveau de la nappe entraîne une moindre aération du sol. La diffusion de l'oxygène dans l'eau étant beaucoup plus lente que dans l'air, le prolongement de ces conditions engendre un état hypoxique des sédiments inondés. Aux moments des baisses de niveau de la nappe, les sols s'aèrent, le milieu devient de plus en plus oxygéné et les potentiels RedOx augmentent jusqu'à devenir positifs. Par ailleurs, lorsque les potentiels RedOx augmentent, l'oxydation du milieu libère des ions H^+ dans la solution du sol et abaisse son pH. De plus, l'oxygénation du sol favorise l'activité microbologique et la décomposition de la litière qui libèrent des ions H^+ (Yamashita et al., 2011). Ainsi, en mangrove, la hauteur de nappe, via l'oxygénation des sols, détermine les variations du pH et du potentiel RedOx. L'absence d'observation de ce phénomène dans les stations de forêt marécageuse peut être due au couvert plus important qui détermine des niveaux d'évaporation plus faibles.

À 60 cm de profondeur, les sols sont restés inondés dans les cinq stations pendant toute la période d'étude, aussi les gammes de variations du potentiel RedOx et du pH ont été beaucoup plus réduites qu'en surface. Dans toutes les stations, les pH et/ou les potentiels RedOx de surface et de profondeur sont bien reliés et les descripteurs édaphiques des deux horizons varient dans le même sens.

3.4 Relation entre les descripteurs climatiques et édaphiques

Les parties 3.1 et 3.3 ont montré que les descripteurs climatiques et édaphiques variaient dans le temps. Or, les variations des descripteurs climatiques sont susceptibles d'influencer les descripteurs édaphiques dans les stations étudiées. Par exemple, les apports d'eau par les précipitations doivent être reliés aux variations du niveau de la nappe dans les différentes stations.

Dans un premier temps, cette partie pose la question de l'étendue de la fenêtre de temps à considérer lorsque l'on s'intéresse au lien entre les descripteurs du climat et du sol. Dans un second temps, cette partie propose un bilan des liens directs et indirects entre variables climatiques et édaphiques.

3.4.1 Influence des précipitations passées sur les niveaux de nappe

Lorsque l'on cherche à mettre en relation descripteurs climatiques et réponses édaphiques, il est nécessaire de savoir quelle est « l'étendue de la fenêtre climatique » à considérer. En prenant l'exemple de l'influence des précipitations sur les niveaux de nappe dans les stations étudiées, on peut raisonnablement penser que les précipitations de la veille de la session de mesure influencent moins le niveau de la nappe que la somme des précipitations sur la dernière semaine. Mais jusqu'à quand les descripteurs climatiques passés ont encore une influence significative sur les descripteurs édaphiques mesurés ?

Afin de répondre à cette question les coefficients de corrélation entre somme des précipitations des x derniers jours et niveaux de nappe ont été calculés sur les données de niveaux de nappe du mois de janvier 2011 au mois d'octobre 2012, avec des « étendues de fenêtre climatiques » (x) variant de 1 à 150 jours avant la session de mesure (Figure 32).

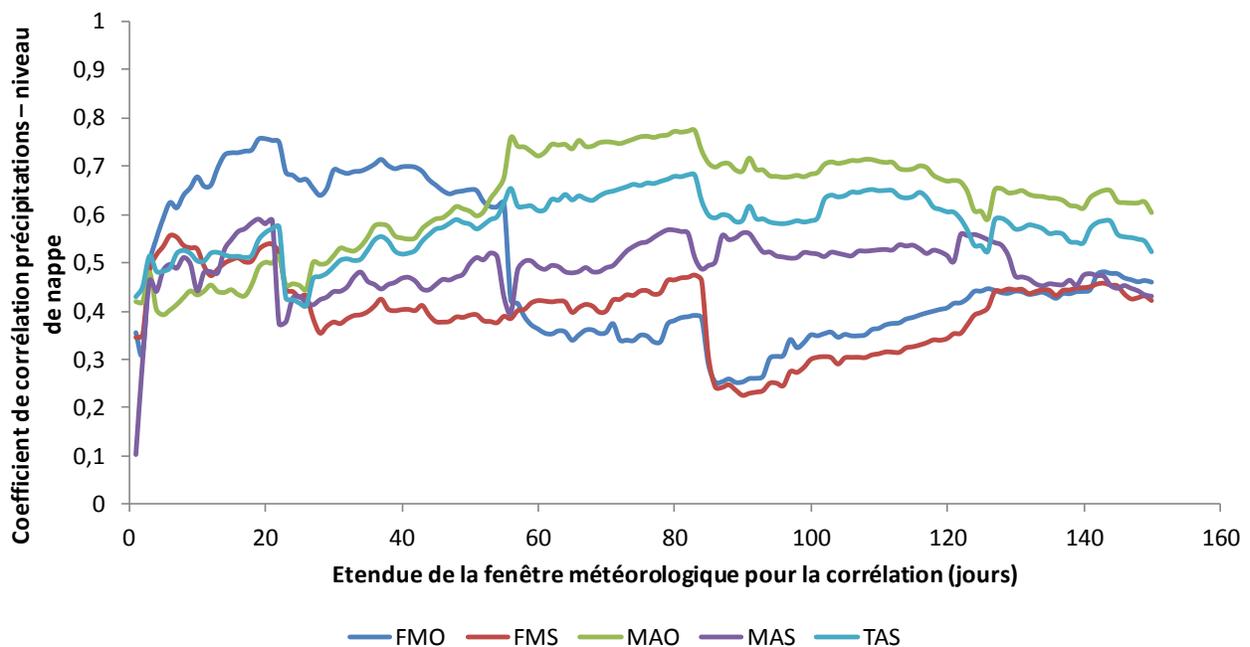


Figure 32. Evolution des coefficients de corrélation entre niveau de nappe et somme des précipitations en fonction de la largeur de la fenêtre climatique (jours) précédant les mesures de niveau de nappe.

Au début de l'augmentation de l'étendue de la fenêtre climatique, la relation entre niveau de nappe et précipitations s'améliore, pour toutes les stations. Les relations entre niveaux de nappe et l'étendue de la fenêtre climatique ne sont cependant pas les mêmes selon les stations au-delà

d'une vingtaine de jours. Le niveau de nappe est tributaire des précipitations mais aussi des écoulements et de l'évaporation. En effet, de faibles précipitations ont une faible influence sur le niveau de la nappe et sur de courtes périodes. Les fortes précipitations ont une action à très court terme, quasi instantanée, sur le rechargement de la nappe. En revanche, l'évaporation, qui ne s'exprime que lors des périodes à faibles précipitations, est un phénomène très lent (5 mm jour^{-1}) lorsque la nappe est au dessus du sol ; l'évaporation est beaucoup plus rapide ensuite et sa vitesse dépend de la texture et de la porosité du sol. Augmenter l'étendue de la fenêtre météorologique revient à donner plus de poids au phénomène d'évaporation au aux particularités propres à chaque station dont il dépend (topographie, couverture végétale, texture du sol).

Les valeurs du coefficient de corrélation augmentent rapidement dans FMO pour atteindre un maximum de 0,75 au bout de 20 jours, se stabilisent ensuite autour de 0,6 jusqu'à 60 jours puis diminuent brusquement vers des valeurs proches de 0,4. Les précipitations cumulées sur des périodes allant jusqu'à 55 jours sont celles qui expliquent le mieux les niveaux de nappe mesurés dans cette station. Ces résultats peuvent être expliqués par la capacité de stockage d'eau dans l'environnement de la station, un temps de latence étant nécessaire pour qu'une réponse soit observée. En effet, les précipitations des 10 derniers jours représentent une faible quantité d'eau par rapport à la quantité d'eau présente dans la station.

Ces observations sont du même ordre de grandeur que d'autres phénomènes observés par ailleurs dans le monde où les eaux côtières peuvent être ralenties et piégées pendant 2 à 6 semaines, par exemple dans le cadre de grands marais dans les Everglades (Jimenez et al., 2012). Dans ces milieux, les flux d'eau sont fortement ralentis en profondeur par le substrat tourbeux qui agit comme une éponge et ralentis en surface par les nombreuses racines qui augmentent les coefficients de frottement.

Les allures de courbe dans les stations MAO et TAS sont différentes de celle observée pour FMO. Les coefficients de corrélations augmentent progressivement jusqu'à une largeur de fenêtre climatique de 56 jours pour atteindre 0,77 et 0,68. Les coefficients de corrélation restent proches de leurs maxima jusqu'à une largeur de 84 jours puis diminuent progressivement. Cette différence dans l'allure des courbes par rapport à FMO montre que l'alimentation et la capacité de stockage d'eau de ces stations est différente. Il est probable que les hydrologies de surface de ces deux stations soient différentes de celle de FMO. Elles devraient être plus hydrologiquement iso-

lées des bassins versants et ce les processus s'exprimant sur le long terme (évaporation) semblent mieux expliquer les variations du niveau de la nappe.

Dans les stations MAS et FMS, les niveaux de corrélations entre précipitations cumulées et niveaux de la nappe sont les plus élevés (0,55) pour les 20 derniers jours avant la mesure, puis baissent pour des fenêtres de temps supérieures. Leur alimentation en eau semble dépendante des précipitations dans une moindre mesure et à plus court terme que les autres stations.

Chaque station est influencée d'une manière différente des autres par les précipitations (niveau de corrélation et temps de latence). Ceci montre bien que les paramètres du bilan hydrique (qui détermine le niveau de la nappe) varient selon les stations. Outre les différences de texture de sol, il existe certainement des effets de bassin versant (quelques résurgences ont été observées proche de la station FMO), de capacité de stockage d'eau (topographie en cuvette pour MAO) des connexions avec des canaux (le canal Perrin est proche de la station FMS et un autre canal proche des stations MAO et TAS), et une influence de la marée propre à chaque station.

La Figure 32 montre que l'étendue de fenêtre de temps optimale serait de 20 jours, puisque les coefficients de corrélation sont alors supérieurs à 0,5 pour toutes les stations. Néanmoins, la période de 30 jours retenue pour cette étude correspond à un niveau de corrélation entre niveau de nappe et précipitation correct dans toutes les stations et est facilement transposable à une autre zone d'étude, dans la mesure où les données climatiques les plus accessibles sont les données mensualisées.

3.4.2 Bilan des relations entre descripteurs climatiques et édaphiques

Les descripteurs climatiques journaliers ont été moyennés sur la période du mois précédent la session de mesure des descripteurs édaphiques puis mis en relation avec eux par des matrices de corrélations. Les relations entre les descripteurs climatiques et édaphiques de chaque station ont été détaillées en annexe (page x). La Figure 33 présente, pour le site d'étude, un bilan des liens directs et indirects entre variables climatiques et édaphiques mensuelles de janvier 2011 à octobre 2012.

Les liens entre les variables climatiques s'appuient sur les résultats de la partie 3.1 de ce chapitre. Le lien le plus fort entre les descripteurs climatiques et édaphique est celui entre la température de l'air et la température de la nappe. Le niveau de la nappe est quant à lui bien contrôlé par les

précipitations, l'évaporation et le niveau de la mer. Le niveau la nappe impacte l'humidité du sol et son oxygénation qui détermine le potentiel RedOx et le pH du sol. Les précipitations, l'évapotranspiration et le niveau de la mer impactent la salinité du sol mais le sens de la relation entre ces descripteurs varient en fonction des stations. Les paragraphes qui suivent tentent d'expliquer en quelle mesure les précipitations et le niveau de la mer peuvent impacter le niveau de la nappe et la salinité du sol.

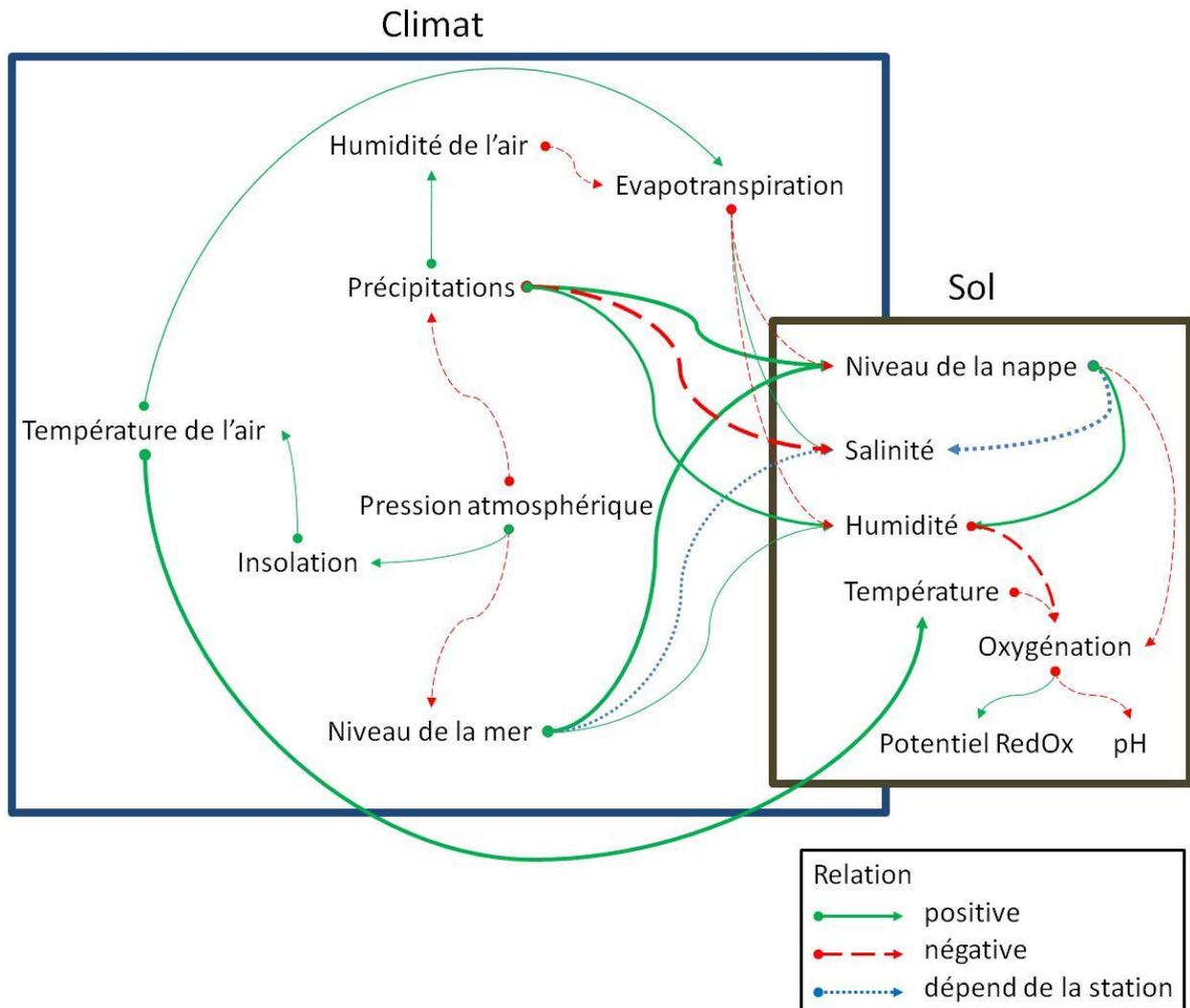


Figure 33. Schéma des interactions entre descripteurs climatiques et descripteurs éda-phiques de surface du sol. Les flèches vertes indiquent des corrélations positives, les flèches rouges des corrélations négatives, les flèches bleues illustrent des relations dont le sens de la corrélation dépend du station d'étude.

3.5 Variations du niveau de la nappe et de la salinité de surface du sol

La salinité de surface du sol et la hauteur de nappe régissent *a priori* le stress salin et le stress hypoxique chez les espèces ligneuses de forêt côtières inondables. Cette partie a pour but d’approfondir les variations de ces descripteurs édaphiques en fonction d’autres paramètres (stations, période de mesure, descripteurs climatiques).

Un premier paragraphe illustre la part des effets « stations » et « saison » sur les évolutions du niveau de la nappe et de la salinité (3.5.1). Un second paragraphe donne pour chaque station les influences respectives du niveau de la mer et des précipitations sur la hauteur de nappe et la salinité du sol (3.5.2). Un dernier paragraphe propose deux mécanismes (pour la mangrove et pour la forêt marécageuse) afin d’expliquer les variations de hauteur de nappe et de salinité (3.6).

3.5.1 Variations spatiales et temporelles du niveau de la nappe et de la salinité

La Figure 34 donne les proportions de variance de hauteur de nappe et de salinité de surface des sols expliquées par les effets « station » et « période de mesure » (Table d’analyse de la variance en annexe, px).

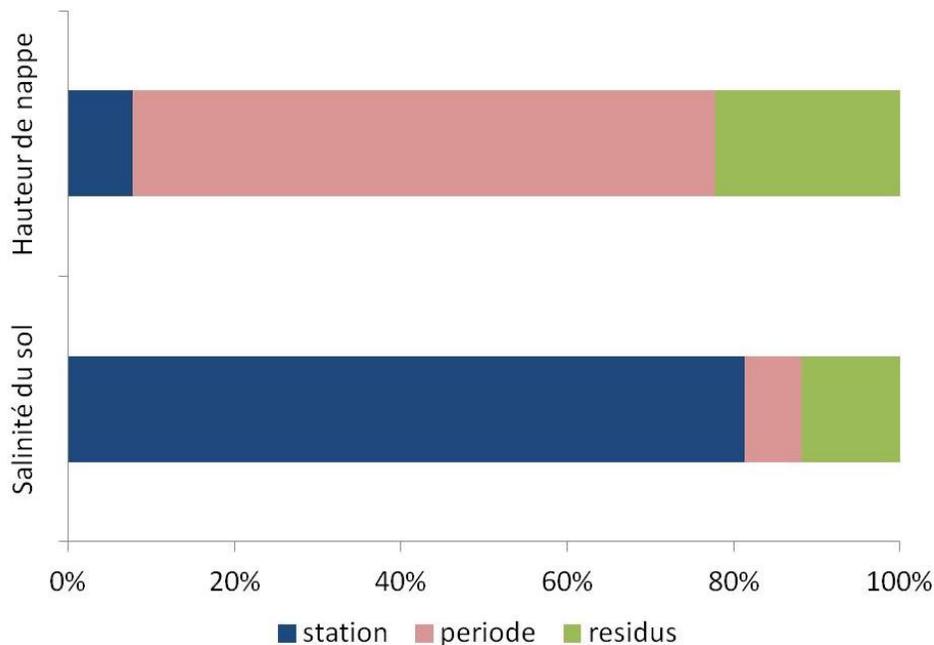


Figure 34. Proportion de variance de la hauteur de nappe et de la salinité de surface expliquée par les effets « station » et « période de mesure ».

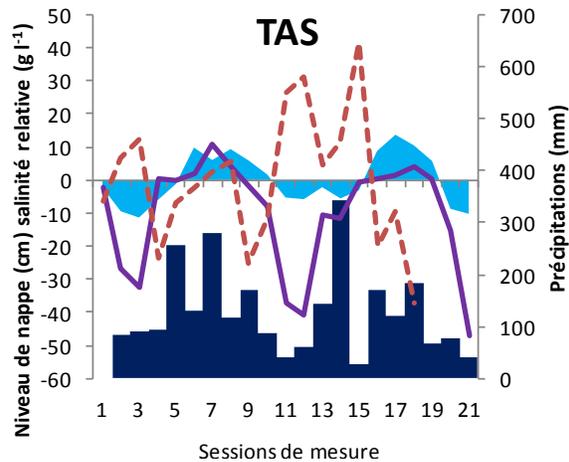
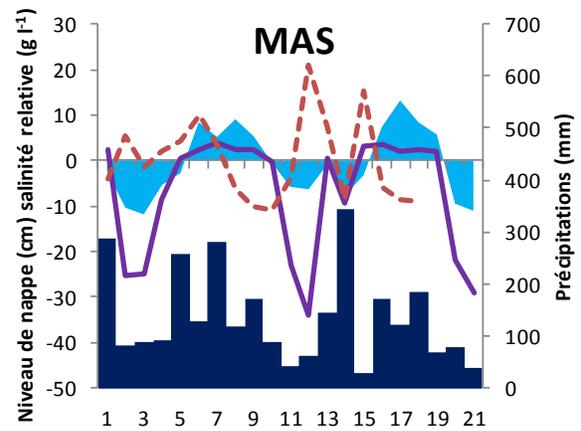
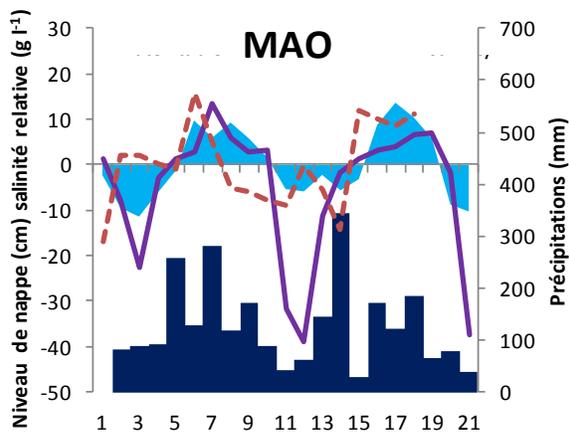
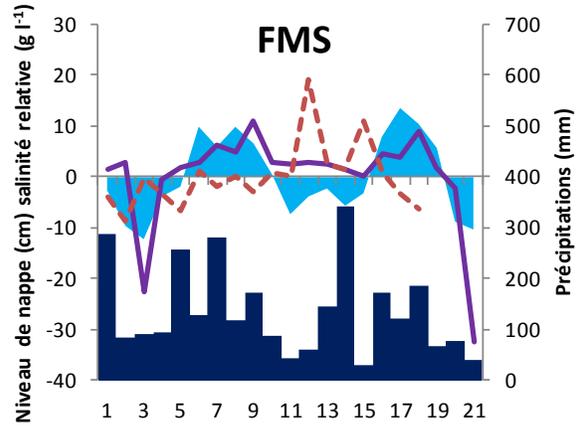
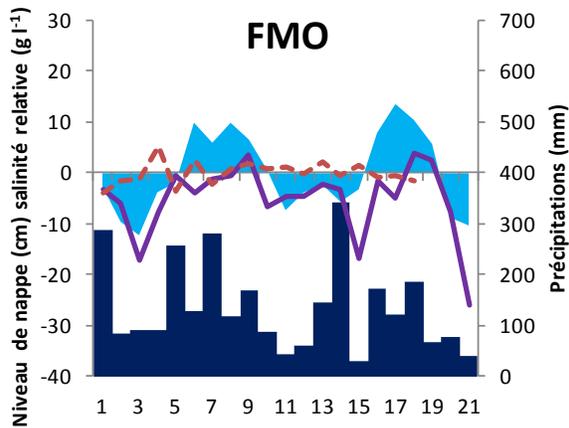
La proportion de variance de la hauteur de nappe expliquée par la variable « station » est faible (8 %), ce qui montre que, dans l'ensemble, les stations réagissent de la même manière. En revanche, l'effet des différentes périodes de mesure sur la hauteur de nappe est important (70 %). La variance résiduelle (22 %) est liée à l'interaction entre les effets « station » et « période de mesure » (*e.g.* des événements n'affectant pas toutes les stations lors d'une période de mesure).

Même si la salinité en surface du sol mesurée dans un site de forêt marécageuse est essentiellement liée à la station, il a été montré que la salinité du sol varie entre les saisons (3.3.2, p81). Cette variation apparaît faiblement dans les résultats de l'ANOVA car les écarts de salinité entre les stations sont au moins autant importants que l'amplitude de variation de la salinité. Les paragraphes qui suivent mettent en relation la hauteur de la nappe et la salinité de surface du sol avec deux variables majeures qui *a priori* les contrôlent (les précipitations et le niveau de la mer).

3.5.2 Influence des variations du niveau marin et des précipitations sur la hauteur de nappe et la salinité de surface par station

En considérant que c'était lors des hautes mers que l'influence marin devait être la plus forte, le niveau marin moyen considéré dans la suite de l'analyse est la moyenne des maxima journaliers au cours des 30 jours précédents la mesure des descripteurs édaphiques. La variable précipitations considérée dans la suite de l'analyse est la somme des précipitations sur cette même période.

La Figure 35 présente dans chaque station l'évolution du niveau de la nappe, de la salinité relative (rapportée à la salinité moyenne de chaque station), du niveau marin relatif (rapporté au niveau moyen des hautes mers) et des précipitations du mois précédent, au cours des 21 sessions de mesure.



■ niveau marin* ■ précipitations
— niveau de nappe - - - salinité*

Figure 35. Evolution des précipitations (histogramme bleu), du niveau relatif de la mer (aire bleu ciel), du niveau de nappe (courbe violette) et de la salinité (courbe rouge) à chaque session de mesure. Les données de précipitations et de niveau de la mer représentent respectivement la somme des précipitations et la moyenne du niveau maximum journalier entre les deux sessions de mesure de hauteur de la nappe. Afin de les faire figurer sur l'axe 1 du graphique, les données de niveau de la mer et de la salinité ont été centrées : le 0 représente la moyenne des niveaux marins et de la salinité.

Les résultats des analyses de la covariance sont représentés dans la Figure 36 (les tables d'analyse de la covariance sont présentées en annexe, p xvii).

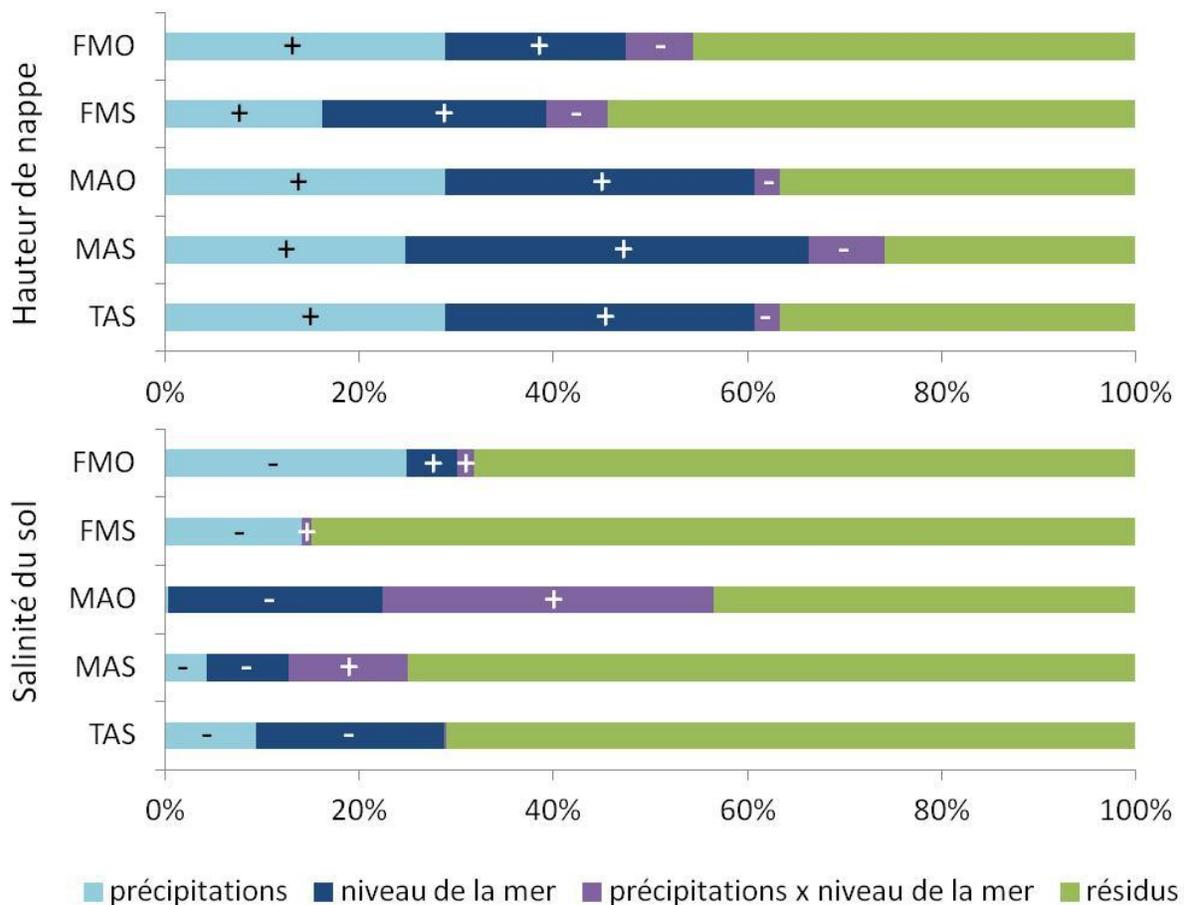


Figure 36. Proportions de variance du niveau de nappe et de la salinité de surface du sol expliquées par les précipitations et le niveau de la mer dans chacune des stations. Les signes donnent le sens de la relation. Exemples pour FMO : « + » la hauteur de nappe est corrélée positivement aux précipitations, « - » la salinité est corrélée négativement aux précipitations.

Dans FMO, le niveau de la nappe est bien expliqué par les précipitations et le niveau marin. Il est significativement corrélé aux précipitations ($r = 0,53, p = 0,012$) et au niveau de la mer ($r = 0,62, p = 0,002$). La salinité de surface n'est pas influencée par le niveau de la mer et elle diminue avec l'augmentation des précipitations ($r = -0,49, p = 0,035$).

Dans la station FMS, le niveau de la mer ($r = 0,6, p = 0,003$) et les précipitations ($r = 0,49, p = 0,043$) expliquent à eux deux 46 % des variations observées du niveau de la nappe. Le niveau de la nappe augmente lorsque les précipitations et le niveau marin sont élevés. La salinité de surface

n'est pas bien expliquée (15 %) aux précipitations ou au niveau de la mer mais elle a tendance à augmenter lorsque les précipitations et le niveau de la mer diminuent.

Dans MAO, les précipitations et le niveau de la mer expliquent 63 % des variations du niveau de la nappe. Le niveau de nappe est significativement corrélé aux précipitations ($r = 0,53$, $p < 0,001$) et au niveau de la mer ($r = 0,73$, $p = 0,012$). Le niveau de la nappe augmente rapidement pour des précipitations inférieures à 180 mm et un niveau marin inférieur à 67 cm. La salinité de surface est expliquée par le niveau de la mer (22 %) et elle augmente lorsque le niveau de la mer diminue, en revanche, elle n'est pas expliquée par les précipitations.

Dans MAS, le niveau de la nappe est expliqué à 74 % par les précipitations ($r = 0,78$, $p < 0,001$) et le niveau marin ($r = 0,49$, $p = 0,021$). Le niveau de la nappe augmente linéairement jusqu'à ce que celui-ci atteigne 67 cm. Au-delà, le niveau de la nappe reste constant alors que le niveau de la mer continue d'augmenter jusqu'à 83 cm. Le niveau de la nappe augmente avec les précipitations jusqu'à 180 mm, et reste stable pour des précipitations plus importantes. La salinité de surface est faiblement expliquée par les précipitations et le niveau de la mer (25%) mais a tendance à diminuer lorsque le niveau de la mer augmente ($r = -0,33$) et lorsque les précipitations deviennent importantes ($r = -0,2$).

Dans TAS, le niveau de la nappe est bien expliqué par les précipitations et le niveau de la mer (63%), alors que la salinité est moins liée à ces variables (29%). Lorsque le niveau de la mer augmente, le niveau de la nappe augmente ($r = 0,73$, $p < 0,001$) et la salinité diminue ($r = -0,51$, $p = 0,027$). Le niveau de la nappe est également positivement corrélé aux précipitations ($r = 0,53$, $p = 0,012$).

3.5.2.1 Bilan pour toutes les stations

Dans toutes les stations, le niveau de la nappe est contrôlé à la fois par les précipitations et par le niveau de la mer du mois précédent. Le niveau de la nappe est d'autant plus élevé que les précipitations et le niveau de la mer ont été importants. Les parts d'explication de la variabilité de la hauteur d'eau par les précipitations et le niveau marin ne sont pas les mêmes selon les stations. La hauteur d'eau est majoritairement contrôlée par les précipitations dans FMO, la station la plus éloignée de la mer, et majoritairement contrôlée par le niveau de la mer dans MAS, la station la plus proche de la mer. En effet, lorsque le contact entre la nappe de la station et la mer peut se

faire l'influence de la marée est prépondérante : une augmentation du niveau de la mer de 10 cm correspond à la même hauteur d'eau que 100 mm de pluies. Lors du passage de dépressions tropicales, les basses pressions atmosphériques amplifient le niveau d'eau de la haute mer et d'importantes quantités d'eau pénètrent en mangrove.

La salinité de surface des stations est moins expliquée par les précipitations et le niveau de la mer que ne l'est le niveau de nappe. Dans toutes les stations, exceptée FMO, la salinité a tendance à augmenter lorsque les précipitations diminuent et que le niveau de la mer baisse. La variabilité de la salinité du sol n'est pas expliquée de la même manière dans toutes les stations. Dans les stations de forêt marécageuse s'est essentiellement la baisse des précipitations qui conditionne l'augmentation de la salinité. En mangrove, la baisse du niveau marin explique la plus grande part de la variabilité de la salinité de surface et MAS est la station dont le niveau de la nappe est le mieux corrélé au niveau de la mer. Le niveau de la mer n'influence pas de la même manière la salinité selon les stations de mangrove. Il a tendance à faire diminuer la salinité dans MAS et TAS. La salinité, généralement plus élevée dans les sols de mangrove que dans la mer, est ponctuellement diluée lors d'un apport d'eau de mer. Cependant ce sel apporté par l'eau de mer ne contribue pas à augmenter le stock de sel sur la station. Ceci peut être expliqué par des connexions entre l'eau des stations et de la mer : lorsque le niveau de la mer diminue, l'eau de mer se retire avec le sel. Dans MAO le phénomène est inverse, la salinité augmente lorsque le niveau de la mer augmente, bien que la salinité des sols de MAO reste plus élevée que la salinité de la mer toute l'année. Dans cette station, le sel apporté par l'eau de mer contribue à l'augmentation du stock de sel dans la station. Ceci peut être expliqué par la position topographique (en cuvette) de cette station.

3.6 Variations dans l'espace et le temps de l'approvisionnement en eau et de l'évaporation en forêt côtière inondable – apport des isotopes stables de l'eau

Cette partie propose d'utiliser les variations de la composition isotopique de l'eau entre stations et entre saisons pour mieux comprendre les processus d'approvisionnement en eau et d'évaporation dans chacune des stations.

La Figure 37 présente les résultats de composition isotopique et de salinité des prélèvements d'eau dans les piézomètres en mai et octobre 2012. Le mois d'octobre 2012 a été caractéristique d'un mois de saison des pluies, le mois de mai 2012 correspond à un mois pluvieux encadré par des périodes sèches (de janvier à avril puis juin 2012).

La composition de l'eau de mer correspond aux standards : les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^2\text{H}$ sont supérieures à 0 à cause de l'évaporation de l'eau de mer plus importante aux latitudes tropicales que pour la moyenne globale et la salinité est proche de la salinité moyenne des océans de 35 g l^{-1} . La composition de l'eau de pluie est proche de celle mesurée dans d'autres îles des Caraïbes (Van Sambeek et al., 2000). La ligne de mélange « eau de pluie – eau de mer » a été établie en joignant les coordonnées des échantillons d'eau de pluie et d'eau de mer. La LMWL a été établie en joignant les compositions isotopiques ($\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^2\text{H}$) des échantillons d'eau de pluie et d'eau de mer. La LMWL a une pente de 7 légèrement inférieure à la GMWL (8) ce qui est en accord aux résultats d'analyses isotopiques de l'eau effectuées dans d'autres îles des Caraïbes (Van Sambeek et al., 2000) et au Costa Rica (Lachniet and Patterson, 2002). Cette différence de pente proviendrait du processus d'évaporation des gouttes de pluie lors de leur chute, plus important sous les tropiques qu'ailleurs (Kendal and Mac Donnel, 1998).

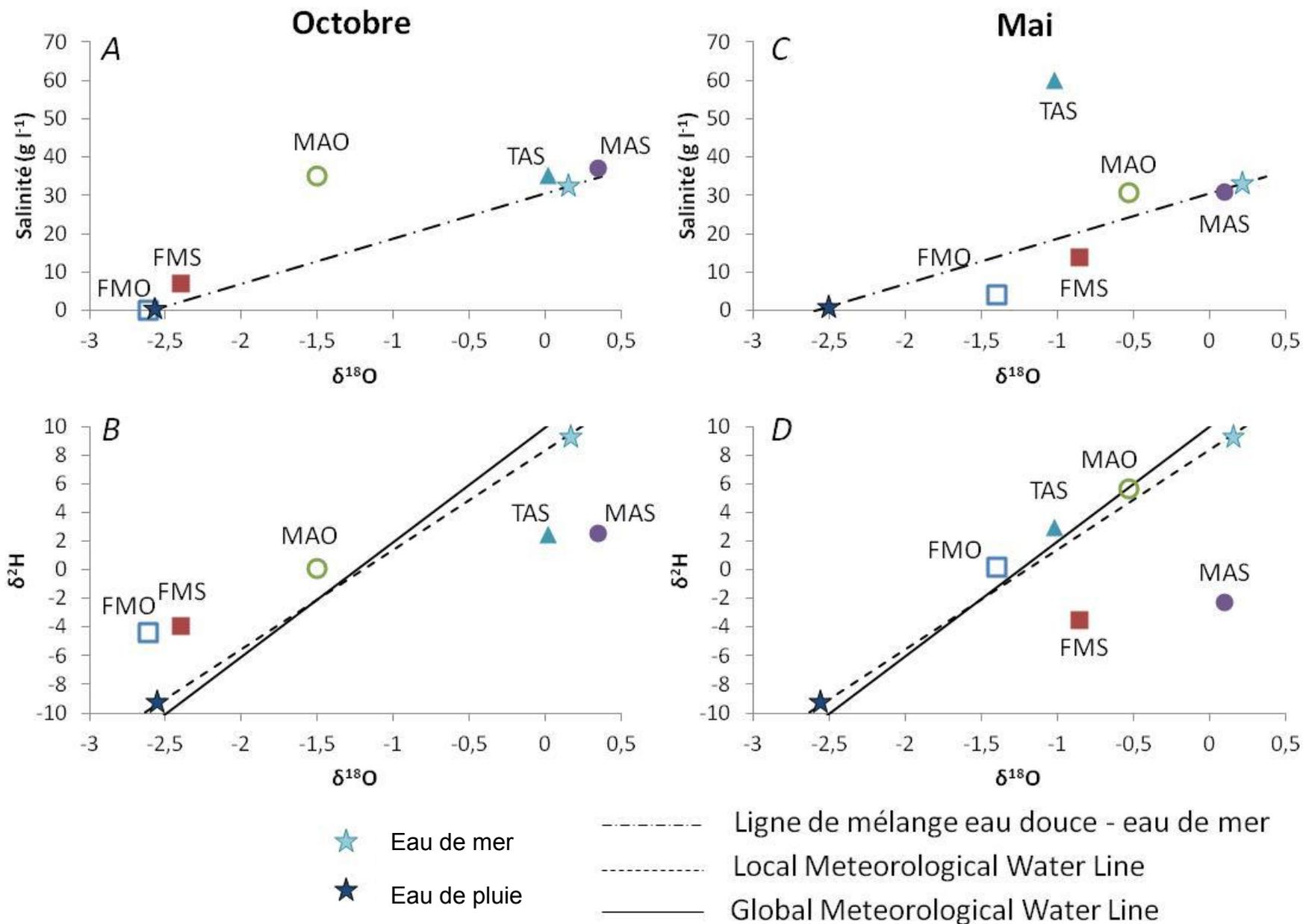


Figure 37. Positionnement des prélèvements d'eau dans les stations en octobre (A et B, à gauche) et en mai (C et D, à droite) 2012, sur les plans $\delta^{18}\text{O}$ x salinité (A et C, en haut) et $\delta^{18}\text{O}$ x $\delta^2\text{H}$ (B et D, en bas).

3.6.1 Approvisionnement en eau pendant la saison des pluies

Au mois d'octobre 2012, les stations de forêt marécageuse sont peu salées avec des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ correspondant à une alimentation exclusivement liée à de l'eau de pluie (Figure 37 A). En se basant sur les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$, FMO et FMS seraient alimentées à 99 et 93 % par l'eau de pluie. Dans ce contexte de forte saison des pluies, les stations de mangrove sont autant salées les unes que les autres. Les prélèvements d'eau des stations TAS et MAS ont des valeurs isotopiques proches de celles de l'eau de mer (respectivement 88 et 99 %, Figure 38). La station MAO est au dessus de la ligne de mélange « eau de pluie – eau de mer », c'est-à-dire plus salée qu'elle ne le devrait si son eau constituait un simple mélange entre l'eau de mer (37 %) et l'eau de pluie (63 %). Les stations FMO et FMS sont au dessus de la LMWL avec des valeurs enrichies en ^2H , les stations MAS et TAS sont en dessous de la LMWL avec des valeurs appauvries en ^2H . MAO est la seule station à peu près sur la LMWL (Figure 37 B).

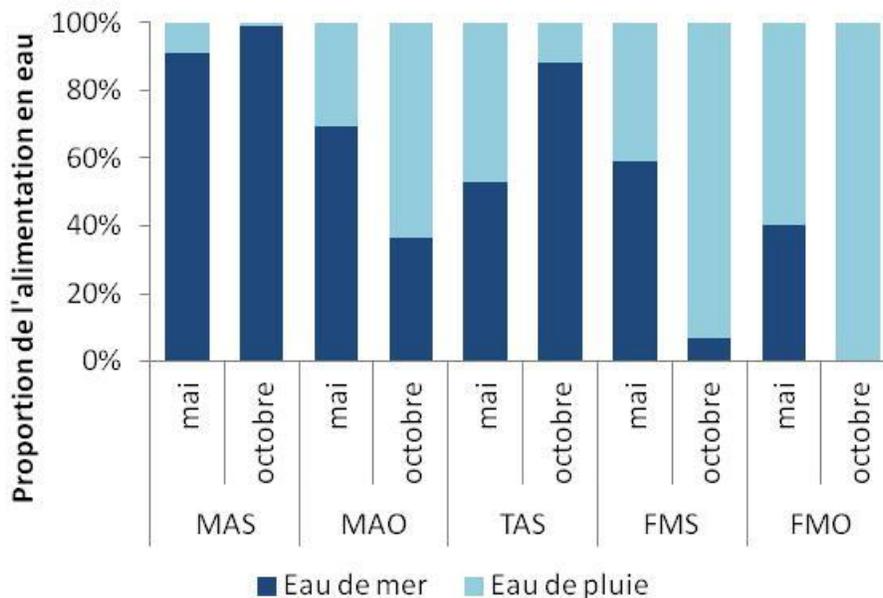


Figure 38. Proportion de l'approvisionnement en eau des stations issue de l'eau de mer ou de l'eau de pluie. Le calcul des proportions s'est fait en se basant sur la projection de la valeur en $\delta^{18}\text{O}$ du prélèvement sur l'axe des $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de mer et de l'eau de pluie.

Deux hypothèses peuvent être mobilisées pour expliquer les positionnements de stations en dessous de la LMWL (i) des phénomènes d'évaporation qui enrichissent en isotopes lourds l'eau, ou des connexions avec le pool d'eau de mer plus riche en isotopes lourds que l'eau de pluie. La structure arbustive et le couvert très ouvert de MAS et TAS favorisent l'évaporation de la nappe

d'eau et peut expliquer en partie ces valeurs. Par ailleurs, comme la salinité de ces stations est proche de la salinité de la mer et il est également probable que des connexions hydrologiques entre ces stations et la mer existent. Etant donné l'emplacement de la station MAS et sa proximité par rapport à la mer (50 m), il est probable que la nappe soit essentiellement alimentée par l'eau de mer et explique sa composition isotopique. En ce qui concerne la station TAS, les résultats ne permettent de rejeter aucune des deux hypothèses. La nappe pourrait être alimentée en eau par les pluies et serait ensuite soumise à de forts processus d'évaporation ce qui expliquerait sa composition isotopique. La salinité de la nappe de TAS serait alors due à la présence de sel stocké dans la station et remis en solution au moment des pluies. Malgré son éloignement à la mer (1000 m) la mer pourrait influencer la composition de la nappe par une connexion hydrologique directe via des canaux, ou de manière indirecte via le sous sol.

Au contraire, dans FMO et FMS, les valeurs appauvries en ^{18}O ou enrichies en ^2H , seraient liées à un recyclage de la vapeur d'eau (Levia et al., 2011). Dans ces stations, l'ambiance est forestière et le couvert est plus fermé. L'eau de la nappe s'évapore mais se condense en grande partie dans les strates supérieures de la végétation, puis réalimente la nappe.

Enfin, dans MAO, l'évaporation est faible et la salinité élevée que l'on y observe ne peut être liée qu'à la présence de sel stocké sur la station, en dehors du cycle de l'eau. Lorsqu'il pleut, l'eau de pluie remet ce sel en solution.

3.6.2 Approvisionnement en eau durant la saison sèche

Au mois de mai 2012, la composition isotopique et la salinité de la station MAS sont proches de celles mesurées en octobre (Figure 37 C). Les stations de forêt marécageuse sont légèrement plus salées et enrichies en ^{18}O qu'en octobre. La station MAO s'enrichit fortement en ^{18}O mais conserve la même salinité qu'en octobre. Enfin, dans la station TAS la salinité augmente fortement et l'eau s'appauvrit en ^{18}O . Les positions des stations autour de la LMWL changent entre le mois d'octobre et le mois de mai (Figure 37 D) : FMO, FMS et MAO s'enrichissent en ^2H , FMO et MAO atteignent la LMWL alors que FMS passe sous la LMWL, TAS se rapproche également de la LMWL mais par un appauvrissement en ^{18}O et MAS s'appauvrit légèrement en ^2H .

En forêt marécageuse, la nouvelle composition isotopique peut être due à une augmentation du processus d'évaporation dans le contexte de la saison sèche : l'eau s'enrichit en ^{18}O et la salinité

augmente légèrement. La station MAS semble toujours majoritairement alimentée par l'eau de la mer (91 %) avec des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ et de salinité encore très proches de celles de l'eau de mer. La station MAO se rapproche de la signature isotopique et de la salinité de l'eau de la mer. On peut penser que, pendant le mois de mai, la station devient alimentée proportionnellement de manière plus importante par l'eau de mer (70 %) que par l'eau de pluie (30 %). Enfin, la signature de l'eau de la station TAS en mai rappelle celle de MAO pendant le mois d'octobre. La station est positionnée sur la LMWL, ce qui signifie qu'au moment du prélèvement les processus d'évaporation n'étaient pas particulièrement importants, mais la salinité est tout de même très élevée. Le mois de mai ayant suivi une période sèche on peut penser que la salinité est liée à l'évaporation de la nappe de décembre à avril, puis à la remise de ce sel en solution pendant les pluies du mois de mai (350 mm).

3.7 Propositions de mécanisme d'évolution de la salinité et de la hauteur de nappe en forêt côtière inondable

Les paragraphes suivants proposent des mécanismes pour expliquer l'évolution du niveau de la nappe et de la salinité en surface du sol en fonction des saisons.

3.7.1 Mécanisme d'évolution de la salinité et de la hauteur de nappe en mangrove

La Figure 39 propose un mécanisme pour expliquer les évolutions de la salinité de surface et du niveau de la nappe dans les stations de mangrove à l'échelle de la période d'étude.

- En A, la situation représente le contexte de saison des pluies (novembre 2011, session 9, Figure 35, p99). Le niveau de la mer et le niveau des précipitations sont élevés, la salinité de nappe est du même ordre de grandeur que la salinité de la mer (35 g l^{-1}) dans toutes les stations.
- En B, la situation représente un contexte de saison sèche (mars 2012, session 12). Les précipitations ont été faibles depuis plusieurs mois et les niveaux d'évapotranspiration élevés, le niveau de la mer est également bas depuis plusieurs mois. L'évapotranspiration a provoqué la diminution du niveau de la nappe et l'augmentation de la concentration en sel de la nappe ; une partie du sel est déposé sur le sol et augmente la salinité du sol de

surface dans toutes les stations. Dans MAO, située en contrebas, la nappe reste affleurante et l'augmentation de la salinité de la surface du sol est moindre que dans les autres stations.

- En C, la situation représente un contexte de saison sèche interrompue par des précipitations (mois d'avril et mai 2012, session 14). Le niveau de la mer reste bas mais les précipitations sont importantes. Le niveau de la nappe remonte par l'apport de l'eau de pluie. Dans MAO le niveau de nappe remonte, l'eau de pluie remet le sel de la surface du sol des différentes stations en solution.
- En D, la situation représente le contexte d'une reprise tardive de la saison sèche (mois de juin 2012, session 15). Les précipitations sont faibles et l'évapotranspiration importante, le niveau de la mer remonte. En remontant le niveau de la mer alimente la nappe de la mangrove via des transferts direct par des canaux ou par le sous sol (« effet piston »). L'afflux d'eau de mer compense la perte d'eau par évapotranspiration et augmente la concentration en sel de la nappe. La salinité de surface des sols augmente de nouveau.
- En E, la situation représente le contexte d'un début de saison des pluies (mois d'août 2012, session 16). Les précipitations sont importantes et lessivent les sols de TAS (et dans une moindre mesure de MAS) dont la salinité diminue et qui alimente en sel la nappe de la station MAO positionnée en contrebas. La salinité de la nappe et la salinité du sol de MAO restent élevées malgré la reprise des précipitations et l'augmentation du niveau marin.
- En A', la situation représente le contexte d'une saison des pluies établie (novembre 2011 et octobre 2012, sessions 9 et 19). Les précipitations se poursuivent, le niveau de la mer augmente et les échanges entre la mer et les stations sont facilités. L'excès de sel dans les stations est exporté vers la mer moins salée par diffusion et par convection (marées).

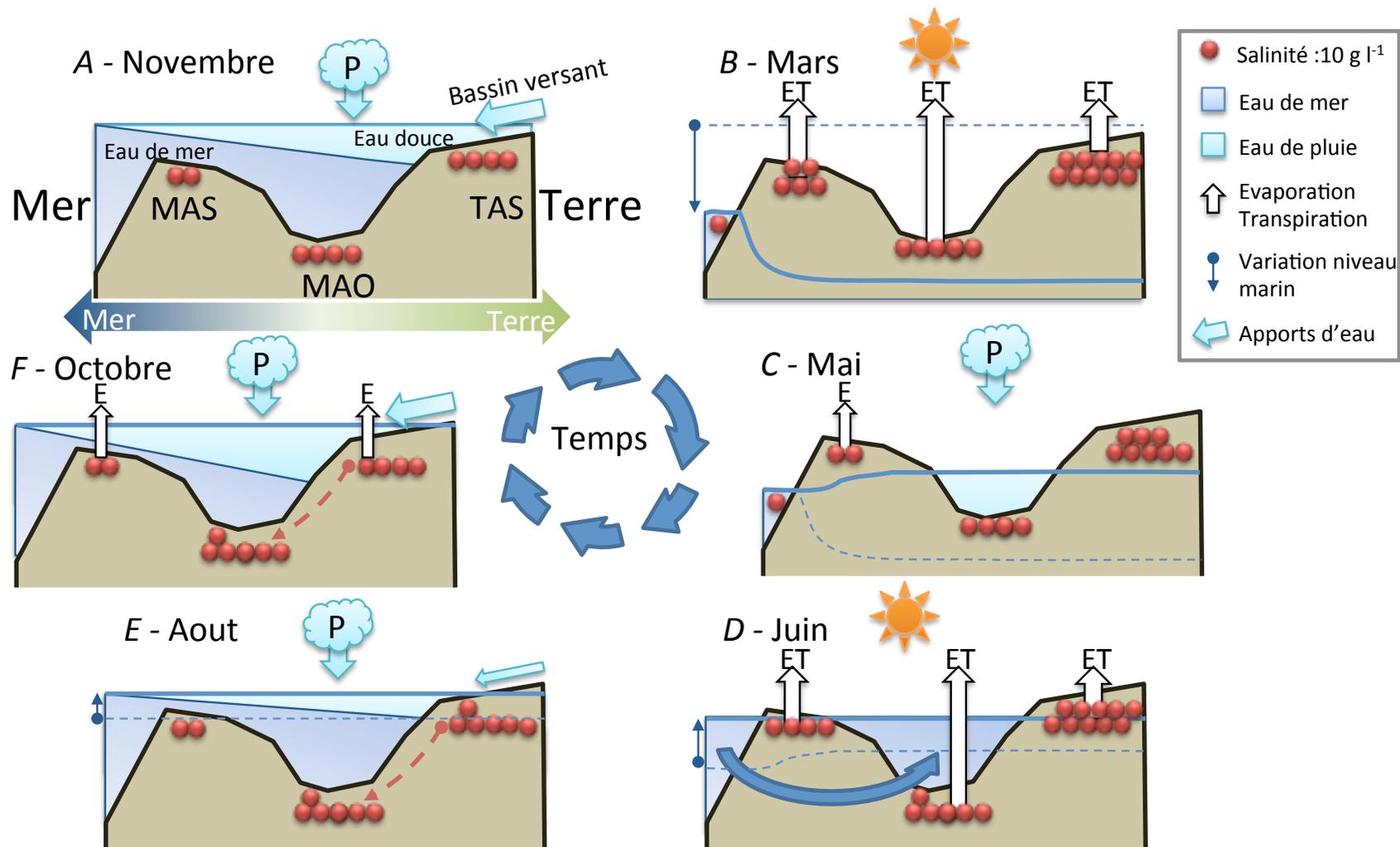


Figure 39. Schéma des relations saisonnières entre niveau de la mer, précipitations, hauteur de nappe et salinité de surface dans les stations de mangrove. Les ronds rouges figurent le sel stocké dans les sols (alignés). Les flèches annotées figurent les flux d'eau : P pour précipitations, E pour évapotranspiration. Les flèches à gauche des schémas figurent les variations du niveau marin. Les flèches à tirets figurent les transferts d'eau salée. L'échelle horizontale n'est pas respectée.

3.7.2 Mécanisme d'évolution de la salinité et de la hauteur de nappe en forêt marécageuse

En forêt marécageuse, même si l'augmentation du niveau marin contribue à augmenter le niveau d'eau dans les stations, le niveau de la mer n'a pas d'influence significative sur la salinité. Aussi, il ne semblerait pas qu'il y ait de connexions directes entre ces stations et la mer, mais que la mer ait une influence via un « effet piston » sur les masses d'eaux souterraines. La Figure 40 propose un mécanisme pour relier niveau marin, précipitations, niveau de la nappe et salinité de la surface des sols dans les stations de forêt marécageuse.

- En A, la situation représente un contexte de saison des pluies (mois de novembre 2011, session 9, Figure 35). Le niveau de la mer est élevé et inonde la mangrove d'eau de mer. Les précipitations sont importantes et les écoulements du bassin versant et des résurgences alimentent la station FMO en eau douce. La station FMS positionnée entre la mangrove et les flux d'eau douce transitant par FMO a une salinité intermédiaire.
- En B, la situation représente un contexte de saison sèche (mois de mars 2012, session 12). Le niveau de la nappe diminue en forêt marécageuse sous l'action conjuguée de l'évapotranspiration et de la baisse du niveau de la mer. La salinité de la surface du sol augmente dans FMS. Malgré l'absence de précipitations, la station FMO est toujours alimentée en eau et sa salinité reste quasiment nulle.
- En C, la situation représente un contexte d'interruption ponctuelle de saison sèche par des pluies (mois d'avril, mai 2012, session 14). Le niveau de la mer reste bas et influence peu le niveau de la nappe. Les précipitations reprennent et alimentent en eau douce la forêt marécageuse. La salinité diminue dans la station FMS.
- En D, la situation représente un contexte de reprise de saison sèche (mois de juin 2012, session 15). Le bilan hydrique est très négatif et le niveau de la nappe a tendance à diminuer en forêt marécageuse. Le niveau de la mer remonte et soutient les niveaux de nappe en mangrove et en forêt marécageuse. La salinité augmente de nouveau dans la station FMS en lien avec l'augmentation du niveau de la mer et la perte d'eau par évapotranspiration.

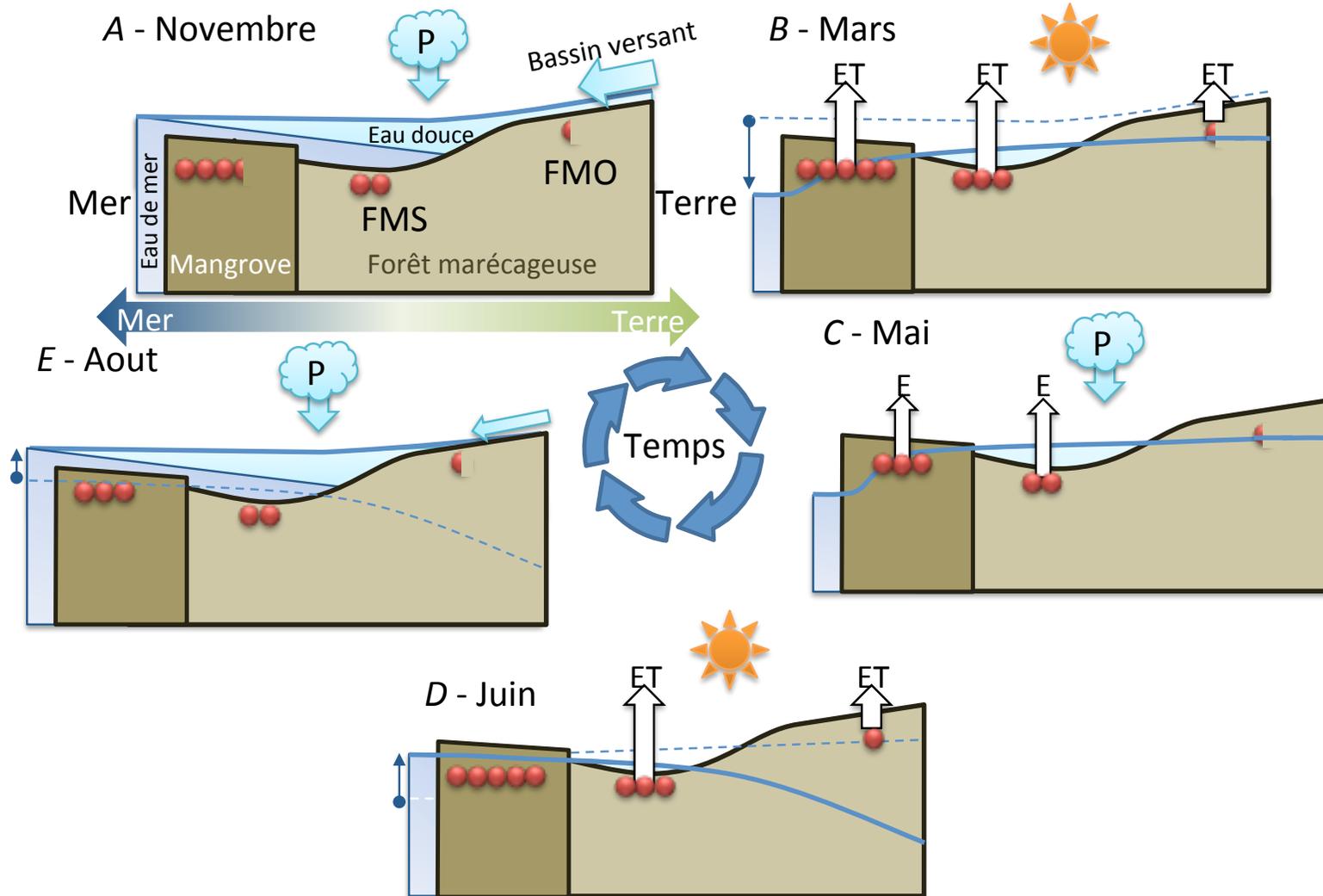


Figure 40. Schéma des relations saisonnières entre niveau de la mer, précipitations, hauteur de nappe et salinité de surface dans les stations de forêt marécageuse. Les ronds rouges figurent le sel stocké dans les sols (alignés), chaque rond représente un équivalent à 10 g l^{-1} . Les flèches annotées figurent les flux d'eau : P pour précipitations, E pour évapotranspiration, A pour les apports via des aquifères adjacents au système étudié. Les flèches bleues à gauche des schémas figurent les variations du niveau marin.

- En E, la situation représente un contexte de début de saison des pluies (mois d'août 2012, session 16). Le niveau de la mer augmente, les précipitations sont importantes, les niveaux de nappe en forêt marécageuse augmentent. Le flux d'eau douce qui traverse FMO dilue le sel de la station FMS.

3.7.3 Perspectives sur l'étude de l'hydrologie des forêts côtières inondables

Dans les milieux à l'interface entre la mer et la terre, les flux d'eau dans le sol sont déterminés par des différentes forces physiques qui contrôlent les réactions géochimiques des sédiments (Santos et al., 2012). Par exemple, dans le système étudié, les gradients hydrauliques sont responsables de l'influx d'eau douce pendant la saison des pluies (Burnett, 2003). De la même manière qu'un effet « piston » a été décrit à l'échelle du temps de la vague ou de la marée (Robinson, 2007), les fluctuations saisonnières du niveau de la mer ont influencé la salinité de surface du système étudié. Ce phénomène a déjà été décrit pour expliquer les variations saisonnières des échanges entre un aquifère et l'océan (Michael et al., 2005) et pourrait également affecter la salinité du sol en profondeur. Cela se vérifie dans le secteur d'étude, notamment dans la station FMS, dans la mesure où, en profondeur, la salinité est bien corrélée avec le niveau de la mer. Dans les stations de mangrove, des relations entre les descripteurs édaphiques de surface et de profondeur laissent penser que des flux verticaux liés aux différences de densités des solutions du sol en surface et en profondeur (convection) pourraient intervenir dans la détermination des descripteurs édaphiques (Webster, 1996). Les flux d'eau sont modulés par la texture du sol dont dépendent la porosité et les capacités de conduction horizontale et verticale. Aussi, dans la station MAS, dont le sol est entièrement tourbeux, la porosité est importante et facilite les transferts d'eau en profondeur, alors que dans les autres stations, plus argileuses, la porosité ralentit les flux d'eau entre les différents compartiments.

A l'échelle de cette étude, le schéma propose un cycle dans lequel les stations retrouvent leurs salinités initiales après une saison des pluies et une saison sèche. Or les différences de salinité entre stations montrent bien que certaines d'entre elles se sont, par le passé, « enrichies en sel » plus que d'autres. Un suivi sur une période de deux ans n'a pas permis de mettre en évidence des variations inter annuelles de salinité et il serait nécessaire de considérer des échelles de temps plus long pour déterminer les processus à l'origine des salinités différentes entre stations.

Cette étude témoigne également d'un « basculement de la nappe d'eau » en fonction des saisons qui revêt un caractère original. En mars 2012, la mangrove est exondée (niveau de la mer bas) alors que la forêt marécageuse est encore inondée (apports du bassin versant) et en juin 2012, le contraire est observé : la mangrove est inondée (augmentation du niveau de la mer) et la forêt marécageuse est à sec (arrêt des précipitations et des apports par le bassin versant). Ce phénomène ne semble pas avoir déjà été décrit dans la littérature.

4 Résumé du cadre physico chimique de l'étude

Sur les deux ans de période d'étude, l'environnement climatique et édaphique a varié de manière saisonnière. Les deux années de suivi ont offert deux contextes météorologiques différents. L'année 2011 a été pluvieuse avec une saison sèche peu marquée, l'année 2012 constitue une année représentative du climat des Antilles avec une saison sèche marquée, bien identifiable.

Les cinq stations choisies représentent cinq situations très différentes, qui se distinguent par leur positionnement sur le gradient terre – mer, leur topographie, leur fertilité et leur salinité. Dans la plupart des stations de nombreux descripteurs du sol dont dépend a priori la croissance des arbres ont varié saisonnièrement (hauteur de nappe, pH, potentiel RedOx, salinité). Dans toutes les stations le sol était submergé par la nappe en saison des pluies. En saison sèche le niveau de la nappe a diminué dans toutes les stations. Pendant la saison sèche, les sols des stations de mangrove ont été exondés et la salinité en surface du sol a augmenté dans toutes les stations.

L'approvisionnement en eau des stations de forêt marécageuse n'est pas lié à la mer. En mangrove des connexions entre l'eau des stations et la mer existent et varient saisonnièrement. Les résultats des analyses isotopiques laissent penser que dans les stations MAO et TAS du sel serait stocké et remis en solution au moment des pluies.

Dans toutes les stations, des liens forts ont pu être mis en évidence entre les variations du climat et les variations édaphiques. Les précipitations, l'évapotranspiration et le niveau de la mer régissent le niveau de la nappe. Lorsqu'il est inondé, le sol est fortement réduit et le pH est neutre. Lorsque le sol est exondé il devient plus oxydant et plus acide.

En revanche, selon les stations, la salinité du sol n'est pas liée aux descripteurs climatiques de la même manière. Les précipitations, l'évapotranspiration et le niveau de la mer apparaissent comme les principaux facteurs contrôlant la salinité. En forêt marécageuse ce sont les précipitations qui influencent les variations saisonnières de la salinité. En mangrove les précipitations et le niveau de la mer expliquent les variations de la salinité. La salinité augmente lorsque les précipitations sont faibles et le niveau de la mer bas. Lorsque les précipitations et le niveau de la mer augmentent la salinité diminue. La station MAO est située à proximité et légèrement en contrebas

de la station TAS, très salée. Pour expliquer le maintien d'une salinité élevée au retour des pluies dans MAO un mécanisme de transfert horizontal de sel depuis TAS vers MAO est proposé.

5 Summary of chapter II: Climatic seasonality and diversity of soil conditions in coastal flooded forests

Climate and edaphic environment showed seasonal variation over the two year study. Each year consisted in a specific meteorological context. Year 2011 was very rainy with no real dry season and year 2012 was an average year regarding rainfall amounts with a strong dry season.

Five stations that represent five different locations on the sea-land gradient were chosen. Stations were different regarding to their topography, soil fertility and salinity. In most of the stations, several soil parameters linked with tree growth showed seasonal variations (water level, pH, RedOx potential, salinity). In all stations soil was flooded during the rainy season. During the dry season, water level decreased in all stations. At the end of the dry season, in mangrove stations soils were not flooded anymore and in all stations soil salinity increased.

Water supply in swamp forest is not linked to the sea level when connections between mangrove stations and sea do exist and vary seasonally. In the stations MAO and TAS, results from isotopic measurements suggest that salt is stored on the soil and redissolved when the rainy season starts again.

In all stations, strong links between between climate and soil conditions were detected. Rainfalls amounts, evapotranspiration and sea level induce water level variations in stations. When soil is inundated, it is strongly reduced with neutral pH. When soil is not flooded anymore, it becomes more oxidative with low pH.

Soil salinity link with the climate parameters remains station specific. However, rainfall and sea level were the two main drivers of soil salinity. In the swamp forest, seasonal variations in rainfall amounts lead to seasonal variations in soil salinity. In mangrove, seasonal variations in rainfall and sea level were necessary to consider in order to explain soil salinity. Soil salinity increases when rainfall amounts and sea level are low, and decreases when they are high. Station MAO is located near the very salty station TAS, and at a slightly lower level. I explained that soil salinity stayed high even at the beginning of the rainy season because of a lateral transfer of salt from TAS to MAO.

CHAPITRE III :
STRUCTURE FORESTIERE ET PRODUCTION SAISONNIERE DES
FORETS COTIERES INONDABLES

1 Introduction

Les réponses biologiques des écosystèmes à leur environnement peuvent s'évaluer sur différentes échelles de temps. Sur le long terme (de plusieurs décennies aux siècles) l'environnement structure les communautés en fonction de ses caractères physico chimiques (hydrologie, facteurs de stress, fertilité) et biologiques (bio agresseurs, compétitions avec de nouvelles espèces). A plus court terme, les variations saisonnières de l'environnement impactent le fonctionnement (assimilation en carbone, respiration) de l'écosystème. Le chapitre précédent a montré que les forêts côtières inondables des Antilles offrent une grande diversité de contextes édaphiques sur une petite surface et qu'à l'échelle saisonnière les descripteurs édaphiques varient dans des proportions importantes. L'enjeu de ce chapitre est de décrypter les relations entre paramètres édaphiques, structure et production forestière dans les forêts côtières inondables des Antilles.

Les espèces des forêts côtières inondables sont soumises à de fortes contraintes environnementales. Les stress hypoxiques et salins limitent le nombre d'espèces végétales ligneuses potentielles et leur capacité de croissance. Ces deux variables édaphiques (aération et salinité) ont depuis longtemps été invoqués pour expliquer la structuration des différents faciès de mangrove ainsi que la structure et la composition de la forêt marécageuse (Lugo and Snedaker, 1974; Migeot, 2010). Dans ce chapitre, ces variables édaphiques ainsi que leurs déterminants climatiques seront mis en relation avec des indicateurs mensuels de production primaire en posant l'hypothèse que les variables édaphiques expliquent mieux la production primaire que les variables climatiques.

Les objectifs de ce chapitre sont de

- Caractériser la structure et la composition des peuplements, ainsi que la production forestière des différentes stations d'étude
- Analyser les relations entre descripteurs de peuplement et descripteurs édaphiques, et donner les tendances de la dynamique forestière à partir d'une approche démographique des structures observées
- Analyser les relations entre les différents compartiments de la production primaire (accroissement cambial, production de litière) et les variations des paramètres physico chimique de l'environnement (climat, sol) selon l'écosystème, la station et l'espèce

2 Matériel et Méthodes

2.1 Site d'étude

Les stations étudiées précédemment pour leurs caractéristiques physico chimiques ont été conservées pour l'étude de la structure de la végétation, de la production primaire et de la dynamique des populations des espèces ligneuses.

2.2 Structure de la végétation

La structure de la végétation a été caractérisée sur chaque station en distinguant trois stades de croissance. L'inventaire des arbres « adultes » a concerné les tiges de diamètre supérieur ou égal à 3,1 cm. Des parcelles de surface S_i de 150 à 1200 m² selon la station i (Table 10) ont été installées, puis décomposées en 6 placettes contigües de surface comprises entre 25 et 200 m² de manière à inventorier entre 15 et 50 tiges par placette, pour une population N_i de 100 à 270 tiges par parcelle. L'espèce de chaque tige « adulte » a été déterminée et la circonférence P_{ij} relevée à 1,30 m au mètre ruban. Dans le cas de contreforts sur *Pterocarpus officinalis* ou de racines échasses sur les individus de *Rhizophora mangle* la mesure de circonférence a été effectuée 30 cm au dessus de la dernière irrégularité de conformation du tronc. Lorsqu'une même souche portait plusieurs tiges, le nombre de tiges par souche a été relevé. Dans chaque parcelle, la hauteur dominante du couvert a été déterminée à partir de la mesure de hauteur de 15 arbres parmi les plus hauts.

La surface terrière G_{ij} a été calculée (en m²) pour chaque individu j en faisant l'hypothèse que la circonférence l'arbre P_{ij} était circulaire. La surface terrière a ensuite été rapportée à l'échelle de la parcelle G_i en m² ha⁻¹.

$$G_{ij} = \frac{P_{ij}^2}{4\pi} \quad \text{et} \quad G_i = \frac{\sum_j G_{ij}}{S_i}$$

Les individus de diamètre inférieur à 3,1 cm et de hauteur supérieure à 1 m ont été considérés comme « juvéniles ». La densité de juvéniles a été estimée dans 6 placettes de 10 à 100 m² selon les stations de manière à avoir au moins 30 individus juvéniles par parcelle. Les individus de moins de 1 m de hauteur ont été considérés comme « plantule ». La densité de plantule a été estimée en comptant le nombre de plantules dans 4 placettes de 5 m² (Figure 41).

Afin d'estimer la proportion de rayonnement transmis par le couvert, dans chaque station, 15 photos hémisphériques ont été prises à 1,5 m du sol, vers la canopée, au mois d'avril 2012. Ces photos ont été analysées avec le logiciel Gap Ligth Analyser 2.0 (1999) et la valeur de rayonnement transmis (%) utilisée pour comparer l'environnement lumineux du sous bois des stations.

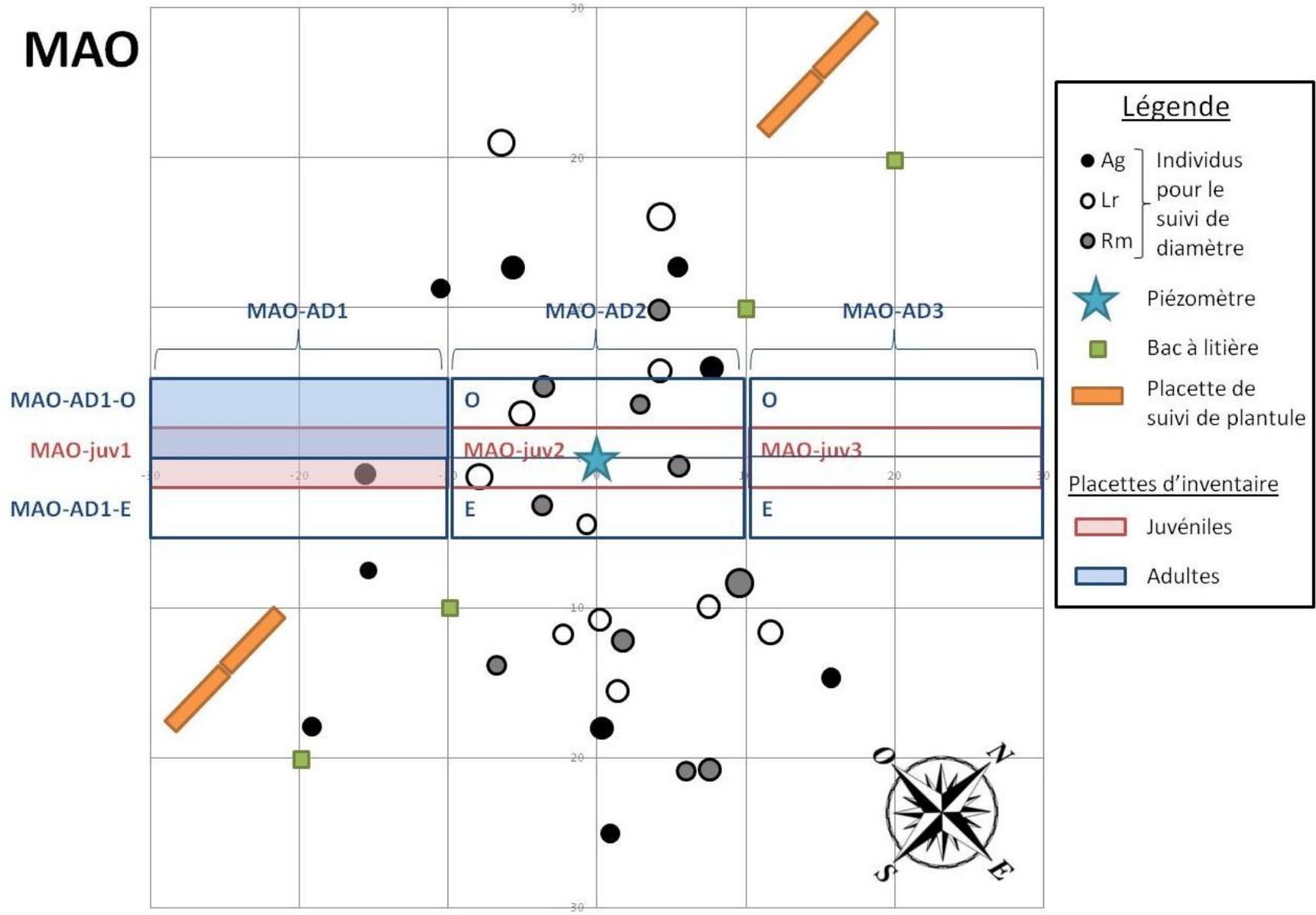


Figure 41. Schéma du dispositif d'inventaire et de suivi de la production primaire. Exemple pour la station MAO.

Table 10. Surface unitaire des placettes d’inventaire dans les différentes stations pour les deux stades de développement. Dans chaque station l’inventaire a été conduit sur 6 placettes.

Station	Stade de développement	Surface d'une placette (m)	Surface inventoriée (m)
MAS	Adulte	25	150
	Juvenile	10	60
MAO	Adulte	100	600
	Juvenile	100	600
TAS	Adulte	100	600
	Juvenile	100	600
FMS	Adulte	100	600
	Juvenile	100	600
FMO	Adulte	200	1200
	Juvenile	100	600

2.3 Accroissement cambial

La croissance secondaire des arbres se traduit par un accroissement en diamètre des troncs qui est corrélé à la biomasse produite. Afin de suivre l’accroissement des espèces présentes sur les stations d’étude, 10 individus ont été sélectionnés par espèce et par station. Dans la suite du texte, le terme de station-espèce est utilisé pour représenter la population d’une espèce donnée sur une station (*e.g.* « MAS-*A. germinans* » représente la population des *A. germinans* sur la station MAS). Le dispositif de suivi donne 9 stations-espèces au total.

Les individus ont été sélectionnés lorsqu’ils étaient en position dominante dans la canopée (classe 4 et 5 selon Dawkins (1958)) et en bon état sanitaire et architectural. Au mois de décembre 2010, des rubans dendromètres (D1, UMS, Munchen, Germany) ont été installés sur chaque individu sélectionné à 1,30 m de hauteur ou 30 cm au dessus de la dernière irrégularité de conformation du tronc. Etant donné la hauteur importante des contreforts de *P. officinalis*, les hauteurs d’installation des dendromètres ont varié de 1,30 à 4 m et nécessité, parfois, l’utilisation d’une échelle. Entre 40 et 50 jours ont été laissés aux dendromètres pour qu’ils se stabilisent sur leurs emplacements. Les diamètres ont ensuite été relevés au cours de 18 sessions de mesure réparties régulièrement du 28 janvier 2011 au 17 octobre 2012 et de manière simultanée au suivi des caractéristiques édaphiques (Figure 42).

Les accroissements en diamètre ont été calculés de la manière suivante :

$$Accr_{a,i} = \frac{(D_{a,i} - D_{a,i-1})}{n_i} \times 30$$

où, $Accr_{a,i}$ est l'accroissement cambial de l'arbre a à la session de mesure i (mm mois⁻¹), $D_{a,i}$ le diamètre de l'arbre a (mm) à la session de mesure i , $D_{a,i-1}$ le diamètre de l'arbre a à la session de mesure $i-1$ et n_i le nombre de jours entre la session de mesure i et la session de mesure $i-1$.

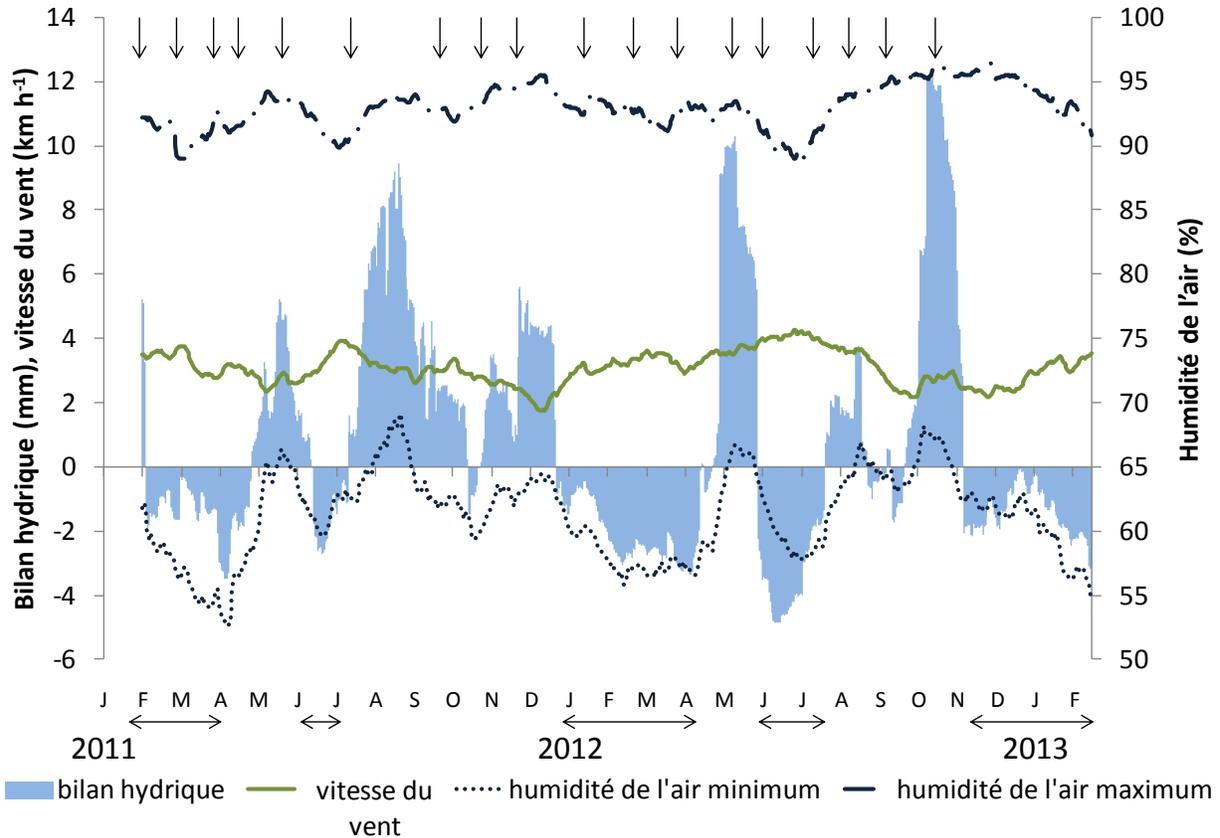


Figure 42. Localisation dans le temps des 18 suivis de croissance en diamètre (flèches simples). Les moyennes mobiles sur 30 jours du bilan hydrique, de la vitesse du vent, des humidités minimales et maximales journalières sont représentées pendant le suivi des accroissements en diamètre. Les doubles flèches soulignent les périodes de déficit hydrique (bilan hydrique négatif).

2.4 Méthode de calcul de la biomasse

Le calcul de la biomasse sur pied lors de l'inventaire de la structure de la végétation en diamètre s'est basé sur les relations allométriques entre diamètre et biomasse au dessus du sol (Table 11). Les modèles établis localement par Imbert and Rollet (1989) ont été utilisés pour *A. germinans*, *L. racemosa* et *R. mangle*. Le modèle II.5 Wet donné par Chave et al. (2005) a été choisi pour estimer la biomasse de *P. officinalis*.

Table 11. Equations allométriques d'estimation de la biomasse à partir du diamètre pour les espèces étudiées.

Espèce	Equation	Référence
<i>A. germinans</i>	Biomasse = 0,094 x Diamètre ^{2,537}	Imbert & Rollet, 1989
<i>L. racemosa</i>	Biomasse = 0,209 x Diamètre ^{2,239}	Imbert & Rollet, 1989
<i>R. mangle</i>	Biomasse = 0,178 x Diamètre ^{2,472}	Imbert & Rollet, 1989
<i>P. officinalis</i>	Biomasse = 0,119 x Diamètre ^{2,42}	Chave et al., 2005

2.5 Production de litière

Dans chaque station d'étude, quatre bacs à litière de 0,5 m ont été placés de manière systématique tous les 10 m sur un transect Nord - Sud centré sur le piézomètre de chaque station. Les bacs consistent en un filet de maille fine (2 mm) accrochés à un cadre métallique maintenu horizontalement par quatre piquets en PVC. La litière a été récoltée mensuellement de janvier 2012 à février 2013 selon la procédure citée par Utrera-Lopez et Moreno-Casasola (2008). La litière de chaque bac a été triée au laboratoire en 13 catégories : feuilles, fleurs, fruits de chaque espèce et débris de bois (*i.e.* rameaux de diamètre inférieur à 3 cm, débris ligneux, écorce). Chaque catégorie de litière triée a été séchée à l'étuve (75°C pendant 72 heures) puis pesée. Les fruits récoltés ont également été comptés afin de calculer une densité de production de fruit (m⁻²).

2.6 Dynamique de la population des plantules

Les densités de plantules ont été inventoriées cinq fois : en juin 2011, décembre 2011, mai 2012, août 2012 et février 2013. L'ensemble de ces inventaires a été utilisé pour calculer une densité moyenne de plantule par station. Dans une placette de 5 m par station, les plantules ont été mar-

quées avec des étiquettes de différentes couleurs pour chaque inventaire afin d'estimer la mortalité entre deux inventaires et le recrutement.

Le taux de mortalité a été estimé en suivant lors de chaque inventaire la densité de chaque cohorte de plantules marquées. Le taux de recrutement (établissement de nouvelles plantules) a été estimé à chaque inventaire en calculant la densité de plantules nouvellement marquées.

La densité de production de plantules a été calculée en prenant la masse de plantule produite dans les bacs à litière entre deux inventaires de la population puis en la divisant par le poids moyen d'une plantule. Le taux de mortalité des plantules avant le recrutement a été calculé en rapportant la densité de production de plantule par période d'inventaire à la densité de recrutement des plantules.

2.7 Analyse des données

2.7.1 Comparaisons des structure de végétation selon les stations et les espèces

Les données de densité, de surface terrière et de biomasse issues des 6 placettes par station ont été utilisées pour donner une valeur moyenne et une erreur type. Les données concernant la structure de la végétation ont été analysées par des comparaisons de médianes avec des tests de Kruskal Wallis, et par des comparaisons de deux modalités (*e.g.* comparaison de deux stations, ou de deux espèces, ou encore de deux stations-espèces) avec des tests de Mann et Whitney ($p < 0,05$). Pour chaque variable testée, les différentes modalités ont ensuite été regroupées en fonction des différences significatives avec chacune d'entre elle et signalées sous forme de groupes statistiques.

2.7.2 Analyse des variations spatiotemporelles de l'accroissement cambial et de la production de litière

2.7.2.1 Procédure

L'analyse des effets potentiels des variables environnementale sur l'accroissement cambial (en mm mois⁻¹) et sur la production de litière (en kg ha⁻¹ jour⁻¹) constitue une approche de la production primaire. Cette analyse a été conduite en deux temps.

Dans un premier temps, un modèle de base ne tenant compte que des effets fixes (modalités ou variables catégorielle, *e.g.* station, espèce, session, individu ou bac à litière) a été construit et sa variance analysée afin de quantifier les proportions de variance de l'accroissement (ou de la production de litière) expliquées par chaque effet fixe. Dans un second temps l'approche a consisté à rechercher le meilleur modèle possible en précisant l'effet session par des variables environnementales (climatiques et édaphiques). Le meilleur modèle a été recherché en se basant sur la plus faible valeur du critère de sélection bayésien (*Bayesian Information Criterion*, BIC). Une analyse de la variance a ensuite été conduite sur le meilleur modèle obtenu afin de quantifier les proportions de variance (de l'accroissement cambial ou de la production de litière) expliquées par chaque variable environnementale.

Pour éviter les effets de durées différentes entre les sessions de mesure et de récolte, la différence entre deux sessions de mesure a été rapportée à la racine carrée du nombre de jour séparant les deux sessions de mesure comme dans Wagner et al. (2012).

2.7.2.2 Analyse des productions à l'échelle des forêts côtières inondables

L'analyse de la production primaire (accroissement cambial et production de litière) ont été conduites à l'échelle des peuplements (l'ensemble des stations - espèces), sur les productions moyennes de chaque station – espèce à chaque session de mesure (n=162). Les paramètres climatiques correspondant à chaque session de mesure ont été rapprochés de chaque mesure correspondante de l'accroissement cambial moyen et de la production de litière moyenne.

L'analyse a recherché les proportions de variance expliquées par la station, l'espèce, la période de mesure, sous le modèle m_0 en utilisant une analyse de la covariance.

$$Accr_{s,p,i} = \sqrt{n_i} \times station_s \times espèce_p + \frac{session_i}{\sqrt{n_i}} + \varepsilon_{s,p,i} \text{ avec } \varepsilon_{s,p,i} \sim N(0, \sigma^2)$$

où $station_s$, $espèce_p$, $session_i$ sont respectivement les effets de la station s , de l'espèce p et de la session i sur l'accroissement mesuré (la litière récoltée), n_i est le nombre de jours qui séparent la session i de la session $i-1$.

Ce modèle permet de donner les parts de variance de l'accroissement (la production de litière) expliquées par l'effet station, par l'effet espèce, par l'effet session et la part de variance qui ne pourra pas être expliquée dans le cadre de ces modèles. Cette variance résiduelle est liée à l'interaction entre les différents effets (*e.g.* effet différent de la session i sur les stations s_1 et s_2)

Ensuite, toutes les variables climatiques ont été intégrées dans un modèle multivarié m_{BIC} . Les données climatiques utilisées sont issues de la station Météo-France du Raizet située à moins de 5 km des stations étudiées.

$$Accr_{s,p,i} = \sqrt{n_i} \times station_s \times espèce_p + \sum_k variable_k \frac{variable_{k,i}}{\sqrt{n_i}} + \varepsilon_{s,p,i} \text{ avec } \varepsilon_{s,p,i} \sim N(0, \sigma^2)$$

avec les k variables climatiques testées ("hmer" : niveau de la mer, "pluie" : précipitations, "vent" : vitesse du vent, "min_u" et "max_u" ; humidité minimum de maximum journalières, "etref" : évapotranspiration, "temp" : température de l'air). Chaque variable climatique a été calculée sur un pas de temps journalier (*e.g.* précipitations journalières, humidité minimum journalière) puis les valeurs journalières ont été sommées sur les 30 jours précédant la mesure.

Le meilleur modèle m_{BIC} a été obtenu après une recherche exhaustive parmi tous les modèles possibles (toutes les combinaisons de variables climatiques) en utilisant le package `glmulti`. Ce package permet de trouver la meilleure combinaison linéaire contenant le maximum d'information pour relier des variables environnementales à l'accroissement et diminue le problème de multicollinéarité en enlevant des variables trop corrélées entre elles. Le meilleur modèle m_{BIC} a été analysé selon une analyse de la covariance. Les paramètres associés aux variables environnementales conservées dans le modèle m_{BIC} ont été listés (signe de la relation (estimate), pourcentage expliqué de variance totale, F et p.value).

Ce modèle reprend les effets station et espèce mais précise l'effet session par les variables climatiques. La variance résiduelle du modèle m_{BIC} sera plus grande que la variance résiduelle du modèle m_0 dans la mesure où les variables climatiques n'expliquent pas 100 % de l'effet session.

2.7.2.3 Description des effets fixes : station, espèce, session de mesure

Une fois que les proportions des différents effets fixes sur les variables de la production primaire ont été relevées, l'analyse a ensuite cherché les différences significatives entre chaque modalité (e.g. différence d'accroissement cambial entre deux stations). Les données d'accroissements et de production de litière ont été analysées par des comparaisons avec des tests de Kruskal Wallis, et par des comparaisons de chaque modalité avec des tests de Mann et Whitney ou de Wilcoxon selon la possibilité d'appariement des données (e.g. appariement selon la session de mesure) avec un seuil de détection de 0,05.

2.7.2.4 Analyse de l'accroissement et de la production de litière pour chaque station - espèce

Dans la mesure où des différences significatives entre station – espèce ont été relevées, l'analyse a ensuite chercher à préciser les effets fixes et les effets des variables environnementales sur la production primaire (accroissement et production de litière) au niveau de chaque station - espèce. La procédure a été la même que pour l'ensemble des stations-espèces (p127).

Dans un premier temps, les variables de la production primaire ont été modélisées selon chaque individu (n=180) ou bac à litière (n=48) et la session de mesure sous le modèle m_0 ' (exemple pour l'accroissement ci-dessous, l'analyse a été la même avec la production de litière)

$$Accr_{i,j} = \sqrt{n_i} \times arbre_j + \frac{session_i}{\sqrt{n_i}} + \varepsilon_{i,j} \text{ avec } \varepsilon_{i,j} \sim N(0, \sigma^2)$$

où $arbre_j$ et $session_i$ sont respectivement les effets de l'arbre j , de l'effet de la session i sur l'accroissement et n_i le nombre de jours de la session de croissance i .

Ce modèle permet de donner les parts de variance de l'accroissement (ou de la production de litière) expliquées par l'effet individu (ou bac à litière), par l'effet session et la part de variance qui ne pourra pas être expliquée dans le cadre des modèles utilisant une analyse de la covariance.

Dans un second temps, toutes les variables environnementales (climatiques et édaphiques) ont été intégrées dans un modèle multivarié par station espèce m_{BIC} '

$$Accr_{i,j} = \sqrt{n_i} \times arbre_j + \sum_e variable_e \frac{variable_{e,i}}{\sqrt{n_i}} + \varepsilon_{i,j} \text{ avec } \varepsilon_{i,j} \sim N(0, \sigma^2)$$

avec les e variables environnementales testées (variables climatiques : "hmer" : niveau de la mer, "pluie" : précipitations, "vent" : vitesse du vent, "min_u" et "max_u" ; humidité minimum de maximum journalières, "etref" : évapotranspiration, "temp" : température de l'air ; variables édaphiques : "hnap" : hauteur d'eau dans la station, "sal5sol" et "sal60sol" : salinité du sol à 5 et 60 cm de profondeur, "redox5" et "redox60" : potentiel redox à 5 et 60 cm de profondeur, "ph5" et "ph60" : pH à 5 et 60 cm de profondeur). Les variables édaphiques considérées sont celles mesurées au cours de la session i .

De la même manière que précédemment, pour chaque station – espèce les modèles m_{BIC} ont été obtenus après une recherche exhaustive parmi tous les modèles possibles (toutes les combinaisons de variables environnementales) en utilisant le package `glmulti` du logiciel R (R Core Team, 2012). Le modèle obtenu a été étudié par une analyse de la covariance. Pour chaque station - espèce, les paramètres associés aux variables environnementales conservées dans le modèle m_{BIC} ont été listés (signe de la relation, pourcentage expliqué de variance totale, F et $p.value$).

Enfin, les relations entre accroissements en diamètre (production de litière) avec chaque variable environnementale ont été modélisées suivant des modèles linéaires univariés (en annexe). Le coefficient de corrélation de Spearman a été noté et la pente a été testée selon un test de Fisher.

2.7.3 Mise en relation de l'accroissement et de la production de litière

La relation entre la production de litière de feuilles et l'accroissement cambial de l'ensemble des stations – espèces a été testé par un modèle linéaire univarié sur les huit sessions de suivi communes. La pente de la relation, le coefficient de corrélation de Spearman, la proportion de variance de l'accroissement expliquée par la production de litière de feuilles ont été relevés.

Afin d'ôter les effets liés aux différentes stations et aux différentes espèces sur cette relation un modèle a été élaboré puis analysé selon une analyse de covariance.

$$Accr_{s,p,i} = station_s \times espèce_p \times production_{s,p,i} + \varepsilon_{s,p,i} \text{ avec } \varepsilon_{s,p,i} \sim N(0, \sigma^2)$$

où $station_s$, $espèce_p$ et $production_{s,p,i}$ sont respectivement les effets de la station s de l'espèce p et de la production de litière de feuilles de l'espèce p sur la station s pendant la session i sur l'accroissement de la même espèce, sur la même station à la même session.

La significativité de la pente a été testée avec un test de Fisher. La même démarche a été conduite auprès de chaque station - espèce.

Toutes les analyses ont été conduites avec le logiciel R (R Core Team, 2012)¹⁵.

¹⁵ <http://www.r-project.org/>

3 Résultats

3.1 Structure de la végétation de forêt côtière inondable

3.1.1 Comparaison entre stations de la structure des peuplements

La structure des peuplements varie selon les stations. Les peuplements de forêt marécageuse sont plus hauts et présentent des surfaces terrières et des biomasses plus importantes que ceux des stations de mangrove (Table 12). En forêt marécageuse les densités d'adultes et de juvéniles sont moindres qu'en mangrove alors que le nombre de plantules est équivalent dans les deux écosystèmes. Les proportions d'arbres morts en mangrove sont plus importantes qu'en forêt marécageuse, que cela soit en termes de nombre de tiges ou de surface terrière.

Table 12. Caractéristiques de la structure des peuplements dans les cinq stations d'étude. Valeur moyenne \pm erreur standard. Pour un même variable, les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les stations. Les proportions d'arbres morts sont exprimées en pourcentage d'effectif (#) et de surface terrière (G)

Station	FMO	FMS	MAO	MAS	TAS
Hauteur dominante (m)	22 \pm 0,6 ^a	12 \pm 0,4 ^b	11,5 \pm 0,2 ^b	6,3 \pm 0,5 ^d	8,1 \pm 0,1 ^c
Diamètre (cm)	20 \pm 1,2 ^a	10,6 \pm 0,4 ^b	10,3 \pm 0,4 ^b	5,3 \pm 0,2 ^d	6,4 \pm 0,2 ^c
Surface terrière (m ha ⁻¹)	51,3 \pm 3,5 ^a	39,8 \pm 2,5 ^b	24 \pm 2,3 ^c	19 \pm 2,4 ^c	19,2 \pm 2,7 ^c
Biomasse (t ha ⁻¹)	373 \pm 29 ^a	207 \pm 18 ^b	122 \pm 14 ^c	69 \pm 10 ^d	67 \pm 17 ^d
Densité d'adultes (ha ⁻¹)	1188 \pm 71 ^d	3200 \pm 98 ^b	2017 \pm 130 ^c	5667 \pm 519 ^a	2883 \pm 337 ^b
Densité de juvéniles (ha ⁻¹)	2400 \pm 35 ^b	1166 \pm 321 ^c	7916 \pm 1569 ^a	10000 \pm 2943 ^a	2716 \pm 362 ^b
Densité de plantules (m ⁻²)	20,8 \pm 3,9 ^b	11,2 \pm 1,8 ^c	17,6 \pm 3,9 ^b	42,1 \pm 10,5 ^a	12 \pm 2,9 ^c
Proportion d'arbres morts (%#)	1,1 \pm 0,5 ^d	4,6 \pm 1,8 ^e	10,5 \pm 4,2 ^{ab}	16,2 \pm 6,6 ^a	7 \pm 2,8 ^{bc}
Proportion d'arbres morts (%G)	1 \pm 0,1 ^c	5 \pm 1,7 ^b	16,8 \pm 3,3 ^a	17,6 \pm 5,8 ^a	18,8 \pm 6,4 ^a

Au sein de la forêt marécageuse et de la mangrove les structures forestières des stations présentent également des différences (Table 12). En forêt marécageuse, FMO se distingue de FMS par de faibles effectifs et de plus gros diamètres, la surface terrière et la biomasse sur pied y sont plus importantes. Parmi les stations de mangrove, MAO est la station dont les arbres sont les plus hauts, avec les plus fortes surface terrière (24 \pm 2,3 m ha⁻¹) et biomasse (122 \pm 14 t ha⁻¹) associées à la densité de tiges la plus faible (2017 \pm 130 tiges ha⁻¹). Dans MAS, les hauteurs d'arbre (6,3 \pm 0,5 m), la biomasse totale (69 \pm 10 t ha⁻¹) et la surface terrière (19 \pm 2,4 m ha⁻¹) sont plus faibles qu'en MAO et équivalentes à celles mesurées dans TAS. La station MAS se distingue de

TAS par une densité de tiges plus importante (5667 ± 519 tiges ha^{-1}) et des arbres de plus petit diamètre.

La répartition des classes de diamètre des tiges vivantes est différente selon les stations (Figure 43). La station FMO est la station avec les plus grandes classes de diamètre et avec de nombreux individus d'un diamètre supérieur à 33,8 cm (100 tiges ha^{-1}). Les répartitions selon les classes de diamètre qui sont similaires pour les stations FMS et MAO, avec des tiges allant jusqu'à 23 cm de diamètre. Les stations MAS et TAS se distinguent des autres avec des effectifs très importants (>5000 tiges ha^{-1}) dans la classe 3-8 cm. Dans la station MAS, le diamètre de tiges ne dépasse pas 18 cm ce qui rend bien compte du caractère arbustif de la station. Les répartitions en classes de diamètre sont très différentes pour les deux stations de mangrove mixte ; elles laissent penser que le milieu est plus contraignant dans la station MAS. Dans TAS, le peuplement est structuré par de nombreuses petites tiges et par quelques tiges de gros diamètre (> 28 cm). Au contraire des autres stations dans lesquelles un individu correspond généralement à une tige, dans TAS le nombre de tiges (4600 ha^{-1}) est très supérieur au nombre d'individus (2883 ha^{-1}) à cause des nombreuses réitérations de souche (1,6 tiges par souche). Ceci représente bien le port multicaule pris par les *A. germinans* de cette station.

Les stations se distinguent également par la répartition des tiges mortes en classe de diamètre (Figure 43). Dans FMO, la mortalité touche uniquement et de manière similaire les tiges inférieures à 18 cm (en moyenne 28 tiges ha^{-1}), soit seulement les trois premières sur les neuf classes de diamètre inventoriées. Dans FMS, la mortalité touche quatre classes de diamètre sur les cinq inventoriées ; la mortalité y est plus élevée pour les classes de petits diamètres (83 tiges ha^{-1} en dessous de 13 cm) que pour les diamètres plus importants (25 tiges ha^{-1} au dessus de 13 cm). Dans MAO et MAS, la mortalité est également plus importante dans les petites classes de diamètre et aucune tige morte n'a été observée pour des diamètres respectivement supérieurs à 18 et 13 cm. La répartition des tiges mortes dans TAS est différente de celles des autres stations car, comme la distribution des tiges vivantes, elle est bimodale ; on retrouve ainsi une mortalité importante dans les faibles classes de diamètre (< 13 cm) mais aussi pour les classes de diamètre les plus élevées (> 18 cm).

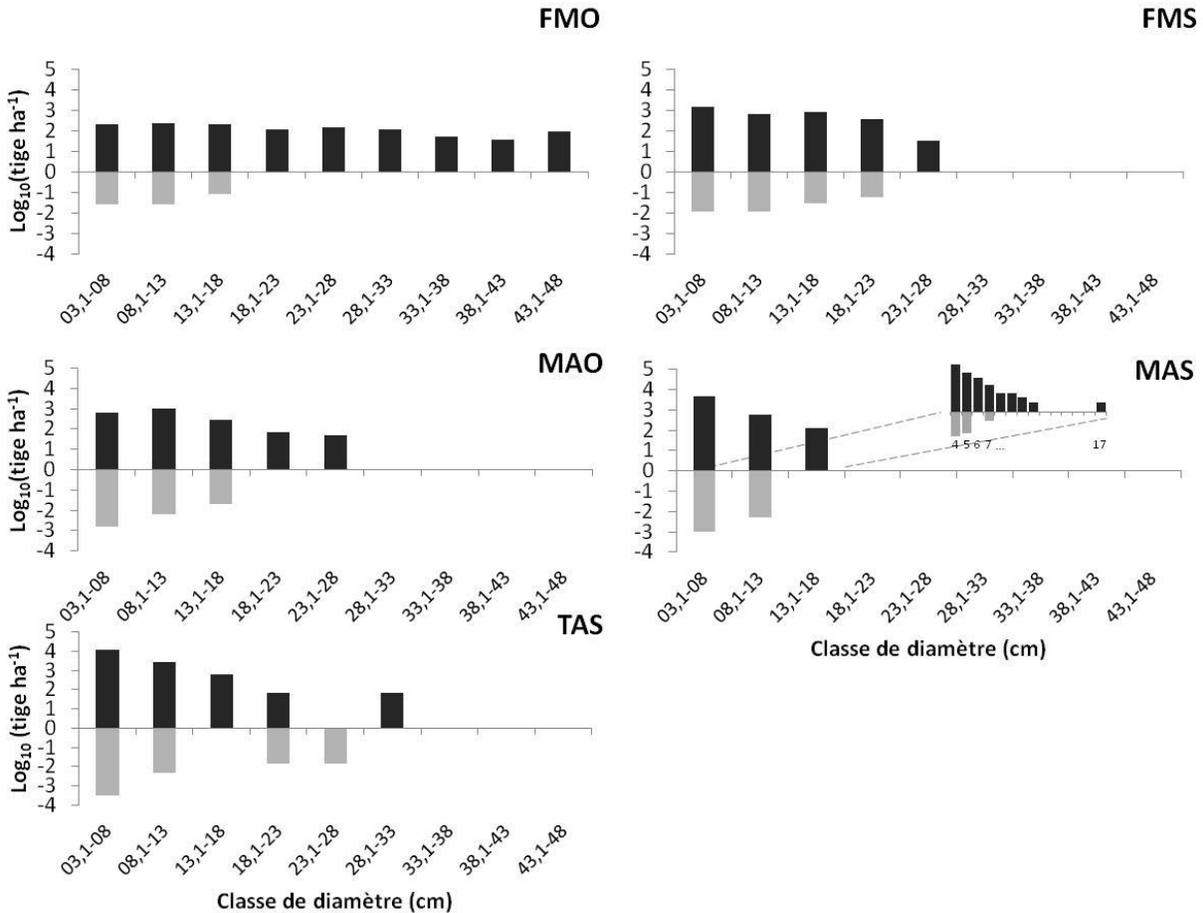


Figure 43. Log_{10} de la densité de tiges vivantes (valeurs positives, en noir) et mortes (valeurs négatives, en gris) en fonction des classes de diamètres ($\text{dbh} > 3$) dans chaque station. Pour la station MAS, la distribution relative par classe de 1 cm de diamètre (de 4 à 17 cm) est proposée.

Les différences observées entre les structures forestières des cinq stations sont à l'origine de différences de proportions de rayonnement transmis au sol (Figure 44). En forêt marécageuse, les valeurs de surface terrières (Figure 44) sont associées à de faibles valeurs du rayonnement transmis au sol (FMO : $19,9 \pm 3,2$ %, FMS : $21,1 \pm 4,8$ %). Dans les stations de mangrove MAS et TAS, où les surfaces terrières sont faibles, le rayonnement transmis au sol est plus important (respectivement $37,8 \pm 7,8$ % et $37,1 \pm 5,7$ %) ; il est intermédiaire dans la station MAO ($29,4 \pm 4$ %). Ces différences d'environnement lumineux sont susceptibles d'impacter la dynamique des populations de plantules.

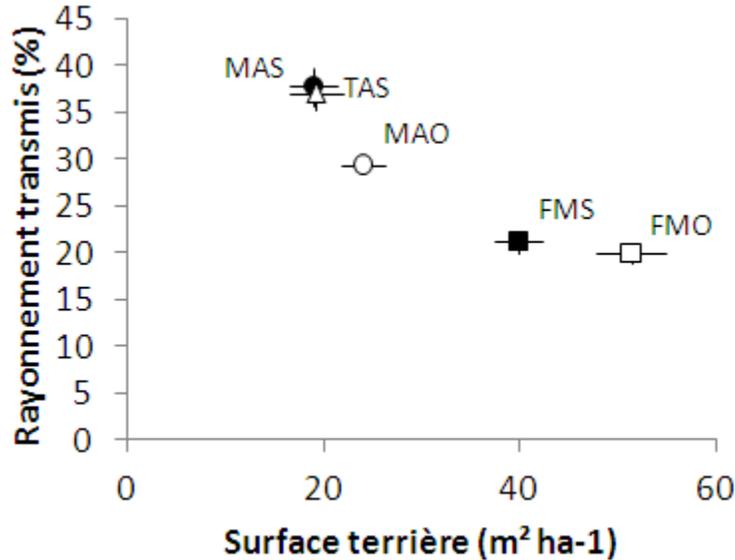


Figure 44. Relation entre le rayonnement transmis à 1,5 m au sol et la surface terrière mesurée sur chaque station.

3.1.2 Contribution des différentes espèces à la structure des peuplements

En forêt marécageuse les peuplements sont composés à près de 100 % par *P. officinalis* (Table 13). Sa dominance est totale dans FMO et, il domine le peuplement de FMS à plus de 98 % (seuls 2 individus de *Ficus citrifolia* et 1 individu de *Pisonia fragrans* ont été rencontrés sur la parcelle de 600 m).

Dans MAO, le peuplement des arbres adultes est assez élevé (12 m) ; il est dominé par *R. mangle* à 52 % en effectif et à 39 % en surface terrière (Table 13). Les effectifs de *L. racemosa* sont les plus faibles (15 %) mais, les individus de cette espèce étant d'un diamètre important, leur surface terrière (31 %) est semblable à celle des autres espèces (*A. germinans* : 30 %). Les populations de juvéniles et de plantules sont également nettement dominées par *R. mangle* (66 et 63 %). Alors qu'*A. germinans* est la seconde espèce la plus représentée au stade juvénile (27 %), aucune plantule n'a été observée au moment de la campagne. Des plantules et des individus juvéniles de *L. racemosa* ont été observés.

Table 13. Participation des différentes espèces à la structure des peuplements des cinq stations d'étude. Valeur moyenne \pm erreur standard. Pour un même variable, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre deux espèces. La contribution de chaque espèce est exprimée en pourcentage d'effectif (#) et de surface terrière (G). Pour chaque espèce, les proportions d'arbres morts sont exprimés en pourcentage de l'effectif (#) et de la surface terrière (G).

Station	FMO		FMS			MAO			MAS			TAS	
	<i>P. officinalis</i>	<i>P. officinalis</i>	<i>A. germinans</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>R. mangle</i>	<i>A. germinans</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>R. mangle</i>	<i>A. germinans</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>A. germinans</i>	<i>L. racemosa</i>	
Hauteur dominante (m)	22 a	15 b	11 cd	12 c	12 c	9 d	9 d	5 d	8 d				
Diamètre (cm)	19 a	10 bc	8 c	10 bc	9 bc	9 c	5 d	4 e	6 d				
Surface terrière (m ha ⁻¹)	51 a	39 b	6 de	7 de	9 d	7 de	6 e	5 de	19 c				
- contribution spécifique (%G)	100	99,7	30,2	31,1	38,7	38,5	31,6	29,9	100				
Biomasse (t ha ⁻¹)	373 a	207 b	23 de	36 de	38 d	27 de	16 e	24 de	67 c				
Densité d'adultes (ha ⁻¹)	1188 ab	3200 c	650 a	300 a	1067 a	733 a	1200 b	3733 bc	2883 d				
- contribution spécifique (%#)	100	98,4	32,4	14,8	52,8	12,9	22,1	65,8	100				
Densité de juveniles (ha ⁻¹)	2400 c	1100 d	2166 c	500 e	5250 b	1000 d	1000 d	9333 a	2350 c	550 e			
Densité de plantules (m ⁻²)	21 a	11 b	0 d	7 bc	12 b	1 d	30 a	10 b	9 b	2 cd			
Prop. de tiges mortes (%#)	6 b	6 b	36 abd	53 a	11 bcd	15 cd	41 abcd	5 c	19 d				
Prop. de tiges mortes (%G)	1 a	4,5 b	5,6 b	11,7 c	1,4 a	7,4 b	7,3 bc	1,7 a	17,6 d				

Dans MAS, le peuplement d'arbres adultes (Table 13) a tendance à présenter deux strates distinctes : une strate basse (moins de 5 m) et dense essentiellement constituée de *R. mangle* et une strate haute (9m) clairsemée où se déploient *A. germinans* et *L. racemosa*. Le peuplement est nettement dominé par *R. mangle* (65 %) en termes d'effectifs mais pas en surface terrière (30 %). En effet, les diamètres moyens des individus de *R. mangle* sont plus petits que ceux des deux autres espèces. La population d'*A. germinans* adultes est la moins importante (12 %) mais le diamètre important des tiges de cette espèce lui confère une part importante de la surface terrière (38 %). La population de juvéniles est essentiellement composée de *R. mangle* (82 %), même si l'espèce la plus représentée en effectif au stade plantule est *L. racemosa* (73 %). Les effectifs d'*A. germinans* aux stades plantules et juvéniles sont les plus faibles (respectivement 2,4 et 8,9 %).

Le peuplement d'arbres adultes de la station TAS a une hauteur dominante de 8 m et est uniquement composé d'*A. germinans*. Cette espèce domine le peuplement des juvéniles et celui des plantules (respectivement 81 et 82 %). En effet, malgré l'absence de tiges « adultes » de *L. racemosa*, une population non négligeable de juvéniles de cette espèce (550 ha⁻¹) a pu être observée. Les facteurs de stress associés à cette station semblent trop importants pour permettre à *L. racemosa* d'atteindre une architecture d'arbre « adulte ». Cependant, il convient de remarquer que beaucoup de ces jeunes individus étaient porteurs de fleurs et/ou de fruits.

Les différences de répartition des effectifs en classe de diamètre entre les stations MAO et MAS ne sont pas liées au comportement d'une espèce en particulier. La Figure 45 montre que dans MAO, chacune des trois espèces de palétuviers se répartit dans 4 à 5 classes de diamètre alors que dans MAS elles ne se répartissent, au maximum, que dans 3 classes de diamètre. Dans MAO, il est intéressant de noter le déficit de tiges vivantes de *L. racemosa* dans la plus petite classe de diamètre ; dans cette station les tiges mortes sont essentiellement des tiges de faibles diamètres. Dans MAS, la distribution des diamètres est plus réduite, avec un déficit de tiges dès 10 cm de diamètre, cela a nécessité une division en classes de diamètre plus petites pour mieux comprendre la structure démographique de ce peuplement. Pour *A. germinans*, les tiges mortes sont peu nombreuses ; elles ne concernent que des individus de 9 et 10 cm de diamètre. Pour *L. racemosa*, la répartition des tiges mortes suit une loi exponentielle décroissante. Pour *R. mangle* la répartition des tiges suit également une loi exponentielle décroissante classique avec de la mortalité observée

pour les plus petites classes de diamètre. Dans cette station, les trois espèces montrent des modes très différents de répartition des tiges en classes de diamètre.

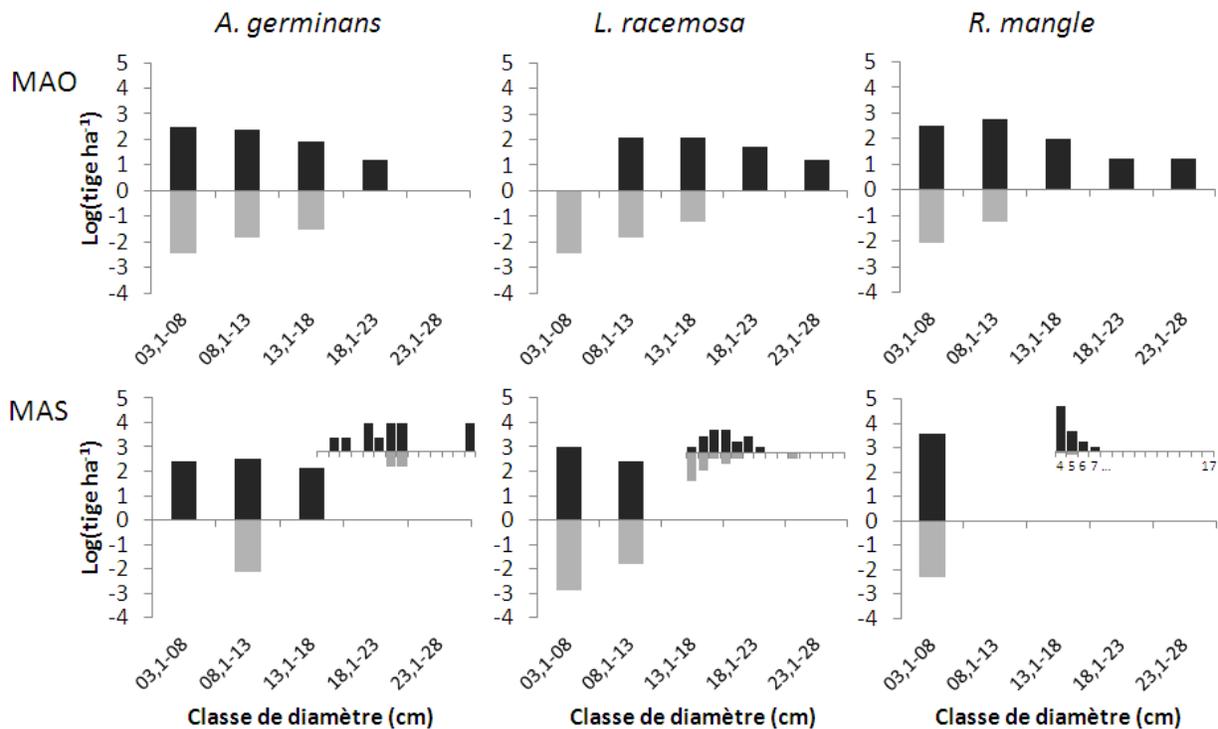


Figure 45. Log_{10} de la densité de tiges vivantes et mortes en fonction des classes de diamètres (dbh >3 cm) pour chaque espèce dans les stations de mangrove mixte. Valeurs positives en noir, valeurs négatives, en gris. Pour la station MAS, la distribution relative en nombre de tige par classe de 1 cm de diamètre (de 4 à 17 cm) est proposée.

3.2 Production primaire : accroissement cambial et production de li-tière

3.2.1 Accroissement cambial

L'analyse de l'accroissement cambial est divisée en 3 parties. La première partie présente une analyse globale des effets fixes (station, espèce, session de mesure) sur la variance de l'accroissement. Cette partie donne les proportions de variance expliquée par chaque effet fixe et met également en avant les variables climatiques majeures qui impactent l'accroissement cambial à l'échelle de toutes les stations - espèces. La seconde partie précise les effets fixes : les différences d'accroissement (i) entre stations toutes espèces confondues, (ii) entre espèces sur une même station, (iii) entre stations pour une même espèce et (iv) étudie les variations de

l'accroissement en fonction des sessions de mesure pour chaque station - espèce. La troisième partie donne les meilleurs modèles possibles d'accroissement cambial en fonction des paramètres environnementaux (climatiques et édaphiques) et analyse l'effet de chacun des paramètres impliqués.

3.2.1.1 Variabilité de l'accroissement cambial

Conduite à l'échelle de l'ensemble des stations – espèces, l'analyse de l'accroissement permet d'évaluer l'importance des différents effets fixes. La station apparaît comme un paramètre essentiel à prendre en compte et explique plus de 20 % de la variance totale observée sur l'accroissement (Figure 46, Table 14). Les différences d'accroissement entre stations seront précisées dans la partie qui suit. L'effet de l'espèce sur l'accroissement est moins fort (8,5 %) car il est en partie masqué par l'effet station, les stations de forêt marécageuse ne comprenant qu'une seule espèce. L'accroissement cambial a varié de manière importante entre les différentes sessions de mesure : celles-ci comptent pour 30 % de la variance totale de l'accroissement. La variance résiduelle constitue environ 40 % de la variance totale de l'accroissement.

Les deux variables climatiques les plus explicatives couvrent 73 % de l'effet session. Il s'agit des précipitations (54 %) et de la vitesse du vent (19 %). Les accroissements ont eu tendance à augmenter lorsque les précipitations étaient élevées et à diminuer lorsque le vent était plus fort.

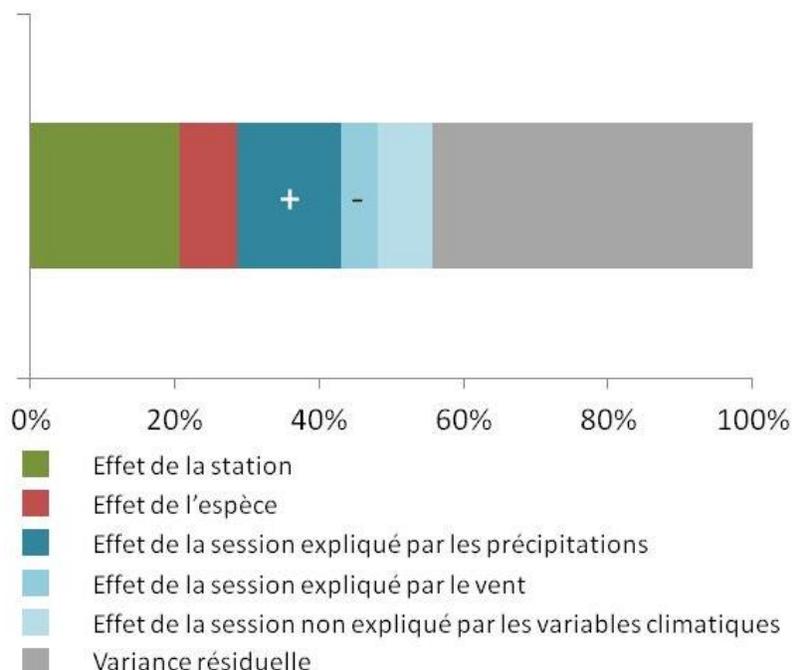


Figure 46. Proportion de la variance de l'accroissement cambial expliquée par les effets fixes (station, espèce, session), par les variables climatiques retenue dans le modèle BIC et par la variance résiduelle. Les signes + et – donnent les sens des relations entre l'accroissement et les paramètres climatiques retenus dans le modèle BIC.

Table 14. Paramètres des modèles m_0 et m_{BIC} pour l'ensemble des stations et espèces. *Df* donne le degré de liberté, *Pente* + ou – indique le sens de la relation entre les variables explicatives retenue par le modèle BIC et l'accroissement, *F* donne le paramètre de Fisher et *p* sa significativité.

	Variables	<i>Df</i>	<i>Pente</i>	% de variance	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>BIC</i>
m_0 Toutes stations	station	4		22,33	19,30	***	
	espèce	2		8,54	14,70	***	
	session	17		29,25	0,06	***	
	résidus	138		39,86			
m_{BIC} Toutes stations	station	4		22,33	19,30	***	
	espèce	2		8,54	14,70	***	
	pluie	1	+	15,68	50,01	***	728,29
	vent	1	-	5,47	17,46	***	
	résidus	153		47,96			

(* : $0,05 > p > 0,01$; ** : $0,01 > p > 0,001$; *** : $0,001 > p$)

3.2.1.2 Influences respectives de la station, de l'espèce et de la saisonnalité sur l'accroissement cambial

Les variations spatiales de l'accroissement cambial sont indiquées dans la Figure 47. En forêt marécageuse, les accroissements de FMO sont significativement supérieurs à ceux de FMS et, en mangrove, les accroissements des stations TAS et MAO sont significativement supérieurs à ceux de MAS. Bien qu'importants ($0,2 \text{ mm mois}^{-1}$), les accroissements de FMO sont inférieurs aux valeurs d'accroissement de MAO et TAS ($0,35 \text{ mm mois}^{-1}$). Les valeurs d'accroissement relatif (rapporté au diamètre initial) donnent la même hiérarchisation à ceci près que la croissance relative dans TAS est significativement supérieure à celle de MAO (données non montrées).

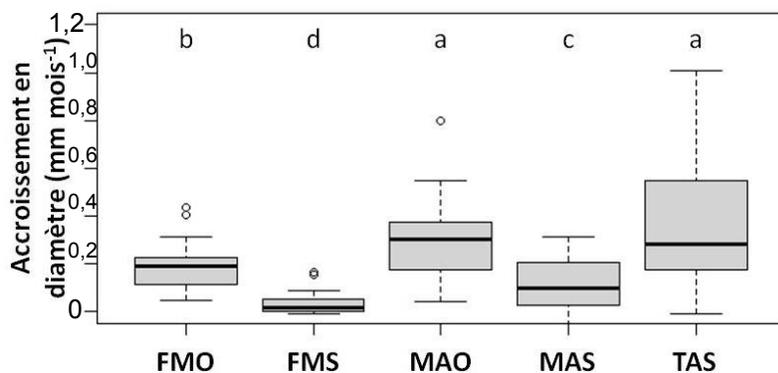


Figure 47. Boxplots des accroissements mensuels en diamètre (mm mois^{-1}) dans les cinq stations. Les lettres donnent les différences significatives entre stations. Tests de Wilcoxon appariés par sessions de mesure ($n=18$).

En mangrove mixte, des valeurs de croissance significativement différentes selon les espèces ont été mises en évidence au sein d'une même station (Figure 48). Dans MAO, toutes les espèces ont des accroissements différents (Kruskal Wallis, $p<0,001$) : *R. mangle* a eu les plus fortes croissances ($0,6 \text{ mm mois}^{-1}$), suivi de *L. racemosa* ($0,3 \text{ mm mois}^{-1}$) et de *A. germinans* ($0,1 \text{ mm mois}^{-1}$). Dans MAS, en revanche, les accroissements (moyens et relatifs) des trois espèces ne sont pas significativement différents (Kruskal Wallis, $p=0,618$).

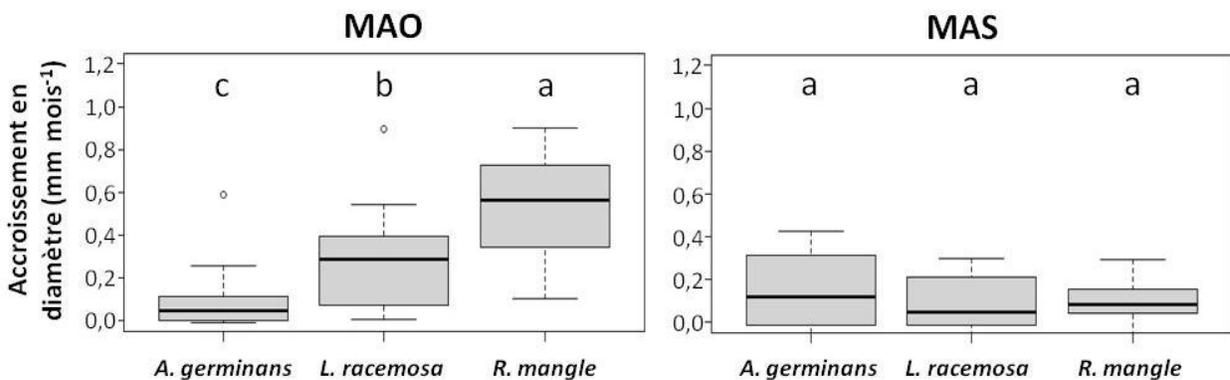


Figure 48. Boxplots des accroissements mensuels en diamètre (mm mois^{-1}) pour chaque espèce dans les stations de mangrove plurispécifiques. Les lettres donnent les différences significatives entre stations. Tests de Wilcoxon appariés par sessions de mesure ($n=18$).

Par ailleurs, pour chaque espèce, des différences significatives d'accroissement ont été observées entre les stations (Figure 49). Pour *P. officinalis*, la croissance a été supérieure dans FMO par rapport à FMS (Wilcoxon, $p < 0,001$). Pour *L. racemosa* et *R. mangle* la croissance a été supérieure dans MAO par rapport à MAS (Wilcoxon, $p < 0,001$), tandis qu'*A. germinans* n'a pas montré de différence significative d'accroissement entre ces deux stations (Wilcoxon, $p = 0,185$). En revanche, dans TAS, la croissance en diamètre d'*A. germinans* a été supérieure à celle mesurée dans MAO (Wilcoxon, $p < 0,001$) et dans MAS (Wilcoxon, $p = 0,004$).

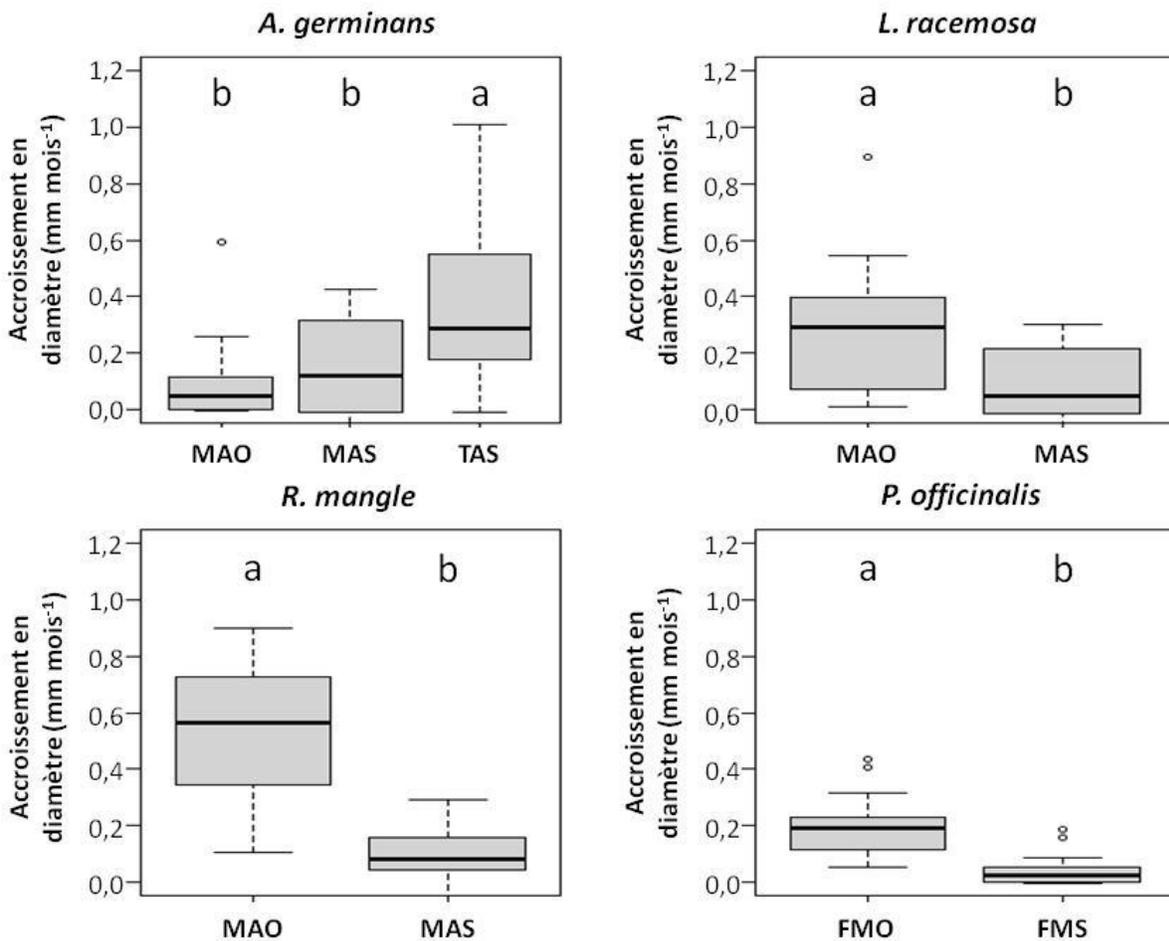


Figure 49. Boxplots des accroissements mensuels en diamètre (mm mois⁻¹) pour chaque espèce dans les cinq stations. Les lettres donnent les différences significatives entre stations, tests de Wilcoxon appariés par sessions de mesure (n=18).

La Figure 50 présente l'évolution de l'accroissement cambial mensuel moyen, pour chaque espèce et dans les différentes stations. Tout au long du suivi, les accroissements ont été plus élevés dans MAO par rapport à MAS pour *L. racemosa* et *R. mangle*, dans FMO par rapport à FMS pour *P. officinalis*. En ce qui concerne *A. germinans*, les accroissements mesurés dans TAS ont presque toujours été supérieurs (14 sessions de mesure sur 18) aux accroissements dans MAO et MAS. Pour chaque espèce et dans chaque station, les accroissements en diamètre ont diminué au cours des périodes sèches. Ainsi les accroissements les plus faibles ont été enregistrés de février à mars 2011, au mois de juin 2011, de janvier à avril 2012 et au mois de juin 2012. Les accroissements les plus élevés ont été mesurés aux mois de septembre et novembre 2011 ainsi qu'aux mois de juillet et octobre 2012.

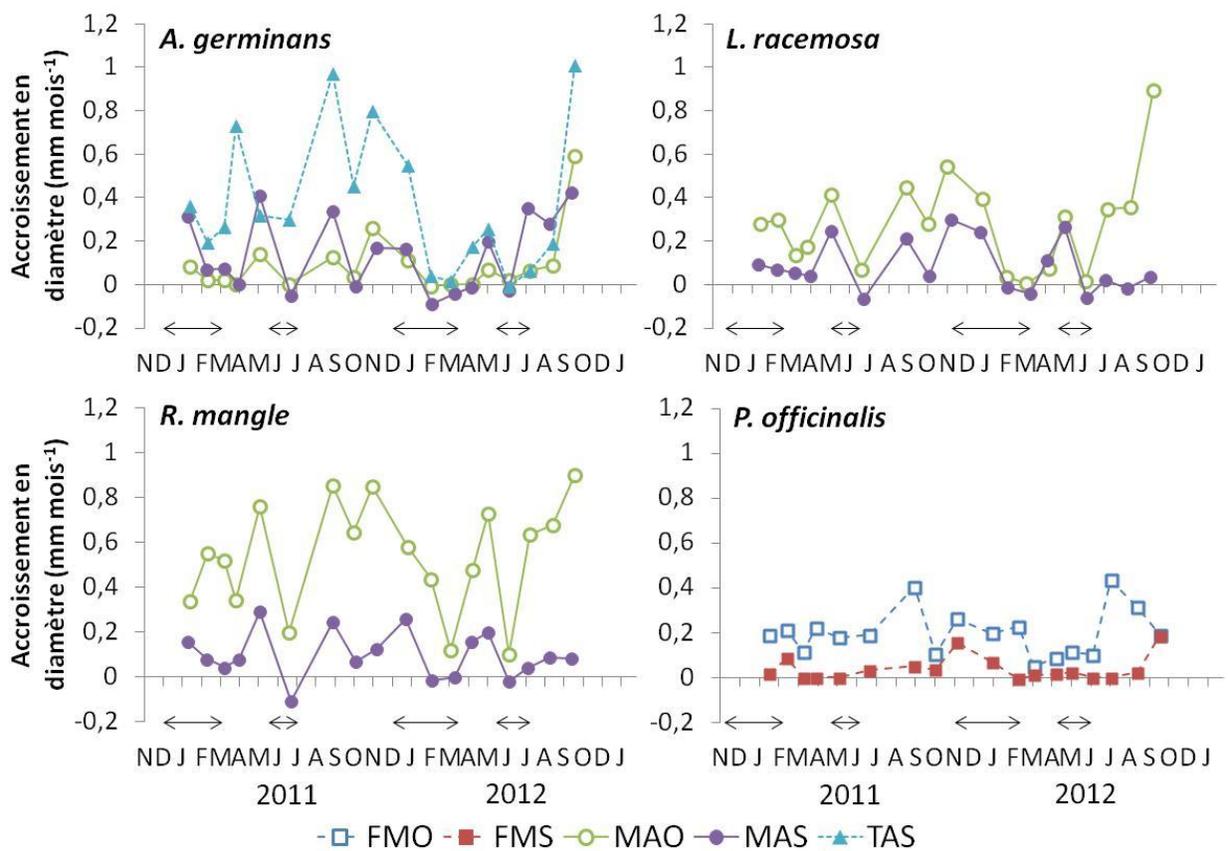


Figure 50. Accroissement mensuel moyen du diamètre des troncs pour chaque espèce dans les cinq stations. Les doubles flèches soulignent les périodes de déficit hydrique pendant le suivi.

3.2.1.3 Effet des variations environnementales saisonnières sur l'accroissement cambial

La Figure 51 illustre, pour chaque espèce et pour chaque station, la proportion de variance de l'accroissement expliquée par l'effet individuel de chaque arbre et par l'effet de la session de mesure ; l'effet de la session de mesure est ensuite décomposé entre les effets expliqués et non expliqués par les variables environnementales (climatiques et édaphiques). La proportion de variance expliquée par l'effet session mais pas par les variables environnementales correspond aux cas où la croissance a varié dans des proportions différentes que les variations des paramètres climatiques ou édaphiques. La variance résiduelle correspond à des variations d'accroissement moyen sur la station qui ne sont pas expliquées par une même réponse de tous les individus à la session de mesure ; autrement dit lorsqu'une session de mesure n'a pas le même effet sur l'accroissement cambial de tous les individus d'une même station.

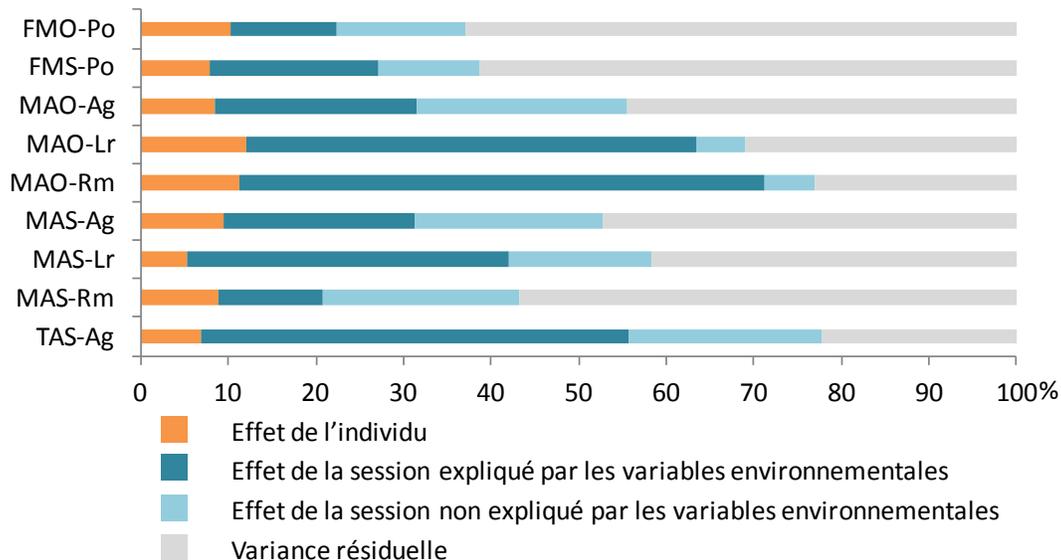


Figure 51. Proportions de la variance de l'accroissement cambial expliquées par l'effet de l'individu, l'effet de la session de mesure lié ou non aux variables environnementales et variance résiduelle pour chaque station - espèce. Po : *P. officinalis*, Ag : *A. germinans*, Lr : *L. racemosa*, Rm : *R. mangle*.

La proportion de variance expliquée par l'effet individuel est similaire pour toutes les stations-espèces (entre 5 et 12 %). En revanche, l'effet de la session de mesure est beaucoup plus variable d'une station-espèce à l'autre. Cet effet est maximal dans la station TAS (71 %) et minimal dans la station FMO (27 %). Dans les stations TAS et MAO, l'effet de la session de mesure explique une part importante de l'accroissement pour toutes les espèces (entre 47 et 71 %). Dans MAS

l'effet de la session de mesure est plus faible que dans MAO (entre 34 et 53 %) mais reste supérieur à celui observé en forêt marécageuse (entre 26 et 31 %).

L'effet de chaque variable environnementale sur l'accroissement cambial est détaillé dans la Figure 52. Les neuf stations-espèces présentent une grande diversité de réponse aux différentes variables environnementales. Selon, les stations-espèces, de une à huit variables environnementales participent à expliquer les accroissements observés. Ainsi, dans MAS, les accroissements de *R. mangle* sont expliqués uniquement par la variation des précipitations alors que pour la même espèce dans MAO, la hauteur du niveau marin, les humidités minimum et maximum de l'air, l'évapotranspiration, les précipitations, la salinité en surface du sol, le potentiel RedOx participent à expliquer les variations d'accroissement cambial.

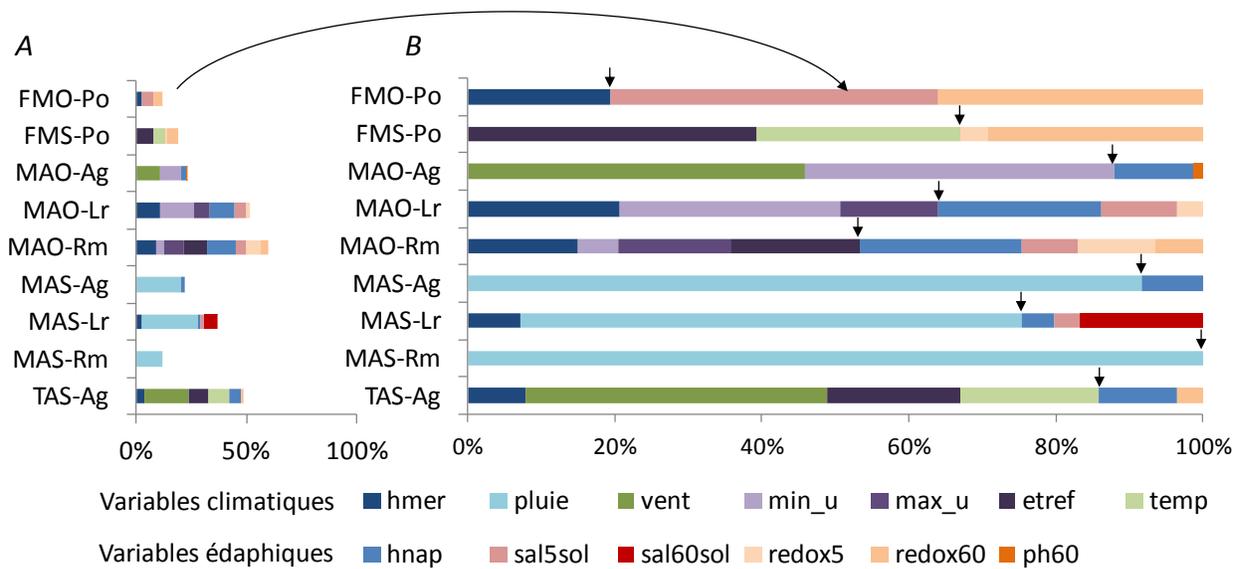


Figure 52. Proportion de la variance d'accroissement cambial expliquée par les variables environnementales mesurées pour chaque station-espèce. En A, la proportion de variance expliquée est donnée par rapport à la variance totale de l'accroissement. En B, la proportion de variance expliquée est donnée par rapport à la proportion totale de variance expliquée par chaque variable environnementale. Les flèches simples indiquent la séparation entre les variables climatiques et édaphiques.

D'une manière générale, les variables climatiques ont tendance à mieux expliquer les accroissements que les variables édaphiques. A l'échelle de l'ensemble des stations-espèces, les précipitations et la hauteur de nappe (variables « pluie » et « hnap ») sont les variables qui expliquent le mieux les variations d'accroissements. Le vent, la hauteur du niveau marin et les minima journaliers de l'humidité (variables « vent », « hmer », « min_u ») expliquent aussi une part importante des variations d'accroissement. Les variables qui expliquent le moins les variations

d'accroissement sont le pH, la salinité et le potentiel RedOx à 60 cm de profondeur (variables « ph60 », « sal60sol » et « redox60 »).

Les résultats présentés dans la Figure 52 permettent de mettre en évidence des réponses très différentes de l'accroissement aux variations environnementales selon les stations - espèces. Dans MAS, les accroissements ont été particulièrement dépendants de la variation des précipitations ; celles-ci expliquent entre 12 et 25 % de la variation totale des accroissements en diamètre dans cette station ; une augmentation des précipitations est significativement corrélée à une augmentation de l'accroissement (Table 15). Dans MAO, l'accroissement des mêmes espèces n'a pas été directement influencé par les précipitations en elles-mêmes, mais plutôt par les variations du niveau de la nappe (entre 2 et 13 % de la variance totale) : lorsque le niveau de nappe est élevé, les accroissements ont augmenté. Un lien évident existe entre le volume des précipitations et le niveau de la nappe. Cependant, si la variable « pluie » n'a pas été retenue dans les modèles d'accroissement pour les espèces de MAO, cela signifie que, même en début de saison sèche lorsque les niveaux d'eau étaient encore importants et les précipitations faibles, les accroissements en diamètre ont continué à être élevés. En revanche, dans MAS, dès le début de saison sèche, les accroissements en diamètre ont fortement diminué (Figure 50). Les variations d'accroissement dans MAO sont également bien expliquées par les variations d'humidités atmosphériques minimum et maximum journalières.

L'effet du vent a été relevé comme étant significatif pour la croissance d'*A. germinans* ; lorsque le vent est plus fort, les accroissements diminuent dans MAO et TAS (Table 15).

En forêt marécageuse, l'accroissement de *P. officinalis* dans les deux stations est sensible aux variations du potentiel RedOx à 60 cm de profondeur ; lors des épisodes de sécheresse intense où les sols s'assèchent en profondeur, le potentiel RedOx à 60 cm augmente et l'accroissement diminue.

En mangrove, là où les variations de salinité sont importantes, l'effet de la salinité sur l'accroissement n'apparaît pas très prononcé. Il ne concerne qu'environ 5 % des variations d'accroissement pour *L. racemosa* dans MAO et MAS, et autant pour *R. mangle* dans MAS. *A. germinans*, qui est l'espèce la plus résistante à la salinité, n'est pas influencé significativement par les variations de salinité. En revanche, dans FMO où les variations de la salinité sont les plus

faibles, celles-ci ont tout de même un effet négatif et significatif (5 % de la variance totale) sur les accroissements en diamètre de *P. officinalis*.

Table 15. Paramètres des modèles m_{BIC} pour chaque station espèce. Seules les variables sélectionnées par la procédure glmulti sont renseignées. *Df* donne le degré de liberté, *Pente* + ou – indique le sens de la relation entre les variables explicatives et l'accroissement (Table sur deux pages). Le nombre d'étoiles donne le degré de significativité, l'absence d'étoile signifie que la relation n'est pas significative.

	<i>BIC</i>	Variables	<i>Df</i>	<i>Pente</i>	% de variance	<i>p</i>
FMO-Po	-586	arbre	9		10,22%	*
		hmer	1	+	2,37%	*
		redox60	1	-	4,40%	**
		sal5sol	1	-	5,42%	***
		Résidus	167		77,58%	
FMS-Po	-820	arbre	9		7,91%	*
		etref	1	-	7,59%	***
		temp	1	+	5,34%	**
		redox5	1	+	0,71%	
		redox60	1	-	5,64%	***
		Résidus	149		72,81%	
MAO-Ag	-747	arbre	9		8,44%	***
		min_u	1	+	9,68%	***
		vent	1	-	10,55%	***
		hnap	1	+	2,52%	*
		ph60	1	+	0,26%	
		Résidus	146		63,44%	
MAO-Lr	-647	arbre	10		12,00%	***
		hmer	1	-	10,49%	***
		min_u	1	+	15,71%	***
		max_u	1	+	6,90%	***
		hnap	1	+	11,64%	***
		redox5	1	-	1,82%	**
		sal5sol	1	+	5,12%	***
		Résidus	180		36,33%	
MAO-Rm	-588	arbre	9		11,22%	***
		hmer	1	-	9,00%	***
		etref	1	+	10,47%	***
		min_u	1	+	3,33%	***
		max_u	1	+	9,16%	***
		hnap	1	+	13,29%	***
		redox5	1	-	6,26%	***
		redox60	1	-	3,97%	***
		sal5sol	1	+	4,54%	***
		Résidus	162		28,75%	

(* : $0,05 > p > 0,01$; ** : $0,01 > p > 0,001$; *** : $0,001 > p$)

Table 14, suite : Paramètres des modèles m_{BIC} pour chaque station espèce.

	<i>BIC</i>	Variables	<i>Df</i>	Pente	% de variance	<i>p</i>
MAS-Ag	-568	arbre	9		9,43%	**
		pluie	1	+	19,98%	***
		hnap	1	+	1,83%	*
		Résidus	168		68,76%	
MAS-Lr	-764	arbre	9		5,29%	.
		pluie	1	+	25,10%	***
		hmer	1	-	2,62%	**
		hnap	1	+	1,58%	*
		sal5sol	1	-	1,30%	.
		sal60sol	1	+	6,15%	***
		Résidus	165		57,96%	
MAS-Rm	-330	arbre	9		8,86%	.
		pluie	1	+	11,96%	***
		Résidus	84		79,18%	
TAS-Ag	-470	arbre	9		6,84%	**
		hmer	1	-	3,87%	***
		etref	1	-	8,86%	***
		temp	1	+	9,24%	***
		vent	1	-	20,04%	***
		hnap	1	+	5,21%	***
		redox60	1	+	1,71%	*
		Résidus	164		44,23%	

(* : $0,05 > p > 0,01$; ** : $0,01 > p > 0,001$; *** : $0,001 > p$)

3.2.2 Production de litière : variations spatiales, spécifiques et temporelles

3.2.2.1 Variabilité de la production de litière

Conduite à l'échelle de l'ensemble des stations – espèces, l'analyse de la production de litière permet d'évaluer l'importance des différents effets fixes (station, espèce, session de récolte). La station apparaît comme un paramètre essentiel à prendre en compte car cette variable explique 43 % de la variance totale observée sur la production de litière (Figure 53, Table 16). L'effet de l'espèce sur la production de litière est également important (21 %). La production de litière a peu varié entre les différentes sessions de mesure : cette variable ne représente que 2 % de la variance totale et n'apparaît pas significative à l'échelle de l'ensemble des stations - espèces. La variance résiduelle constitue environ 30 % de la variance totale de la production de litière.

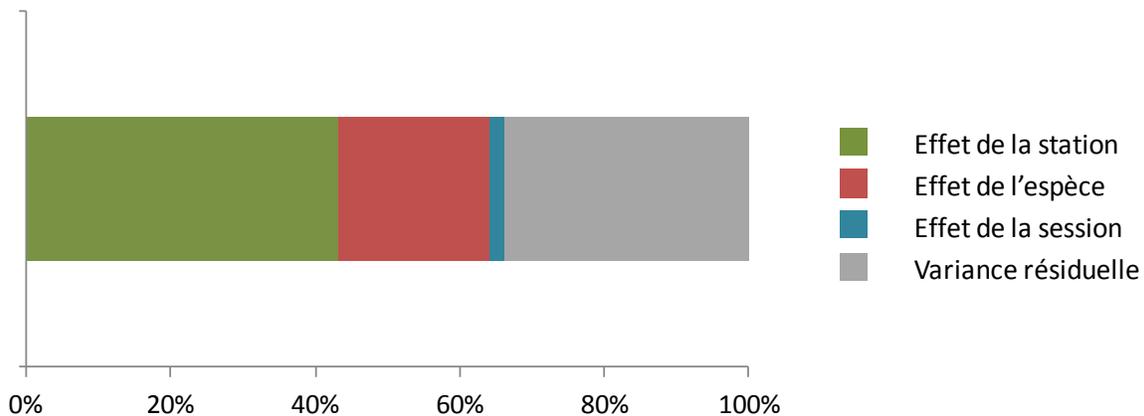


Figure 53. Proportion de la variance de la production de litière expliquée par les effets station, espèce, session de récolte et variance résiduelle.

A cette échelle, aucune variable climatique n'a été retenue par la procédure glmulti de recherche de modèle et le modèle m_0 est resté le meilleur modèle.

Table 16. Paramètres des modèles m_0 et m_{BIC} pour l'ensemble des stations et espèces. Df donne le degré de liberté, F le paramètre de Fisher, p sa significativité et BIC l'indice de crière Bayésien du modèle.

	Variables	Df	% de variance	F	p	BIC
m_0 ou m_{BIC} Toutes stations	station	4	43,1	28,7	***	643,9
	espèce	2	20,9	27,9	***	
	session	11	2,3	0,5	ns.	
	résidus	90	33,7			

3.2.2.2 Influence respectives de la station, l'espèce et la saisonnalité sur la production de litière

La production de litière totale varie selon les stations (Kruskal - Wallis, $p < 0,001$). En forêt marécageuse, la station FMO est plus productive que FMS et en mangrove MAO produit des quantités de litière supérieures à MAS et TAS (Figure 54).

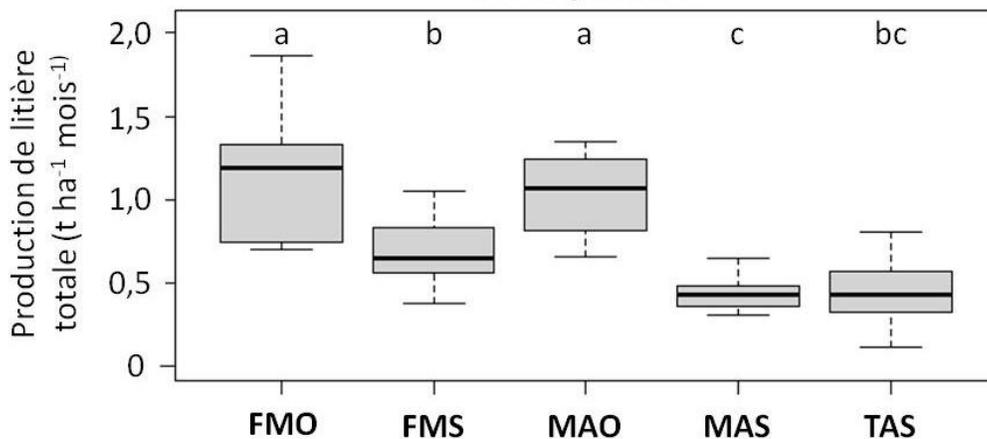


Figure 54. Production de litière totale par unité de surface pour chaque station. Les lettres donnent les différences significatives entre stations, tests de Wilcoxon appariés par sessions de mesure ($n=12$).

Ces différences entre stations ne sont pas uniquement liées aux variations spatiales de la biomasse épigée. En effet, les quantités de litière produite par unité de biomasse sur pied (productivité en $\text{kg t}^{-1} \text{mois}^{-1}$) varient également selon les stations (Kruskal - Wallis, $p < 0,001$). MAO produit plus par unité de biomasse que les autres stations ($7,3 \pm 0,4 \text{ kg t}^{-1} \text{mois}^{-1}$). Les stations FMO, MAS et TAS produisent des quantités de litière relative équivalentes (respectivement $4,4 \pm 0,4$; $5,1 \pm 0,3$ et $5,4 \pm 0,6 \text{ kg t}^{-1} \text{mois}^{-1}$) et FMS produit le moins ($3,2 \pm 0,2 \text{ kg t}^{-1} \text{mois}^{-1}$).

En forêt marécageuse, les proportions de feuilles dans la litière totale sont de 56 et 64 % dans FMO et FMS respectivement, en mangrove elles sont de 75, 91 et 76 % dans MAO, MAS et TAS respectivement. Au niveau spécifique, des différences de production de litière de feuilles peuvent être relevées entre les stations (Figure 55). La production de litière de feuilles par hectare est ainsi plus importante dans MAO par rapport à MAS pour *L. racemosa* et pour *R. mangle* et elle est plus importante dans FMO par rapport à FMS pour *P. officinalis*. Pour *A. germinans* la production de litière de feuilles s'échelonne de la manière suivante TAS > MAS > MAO.

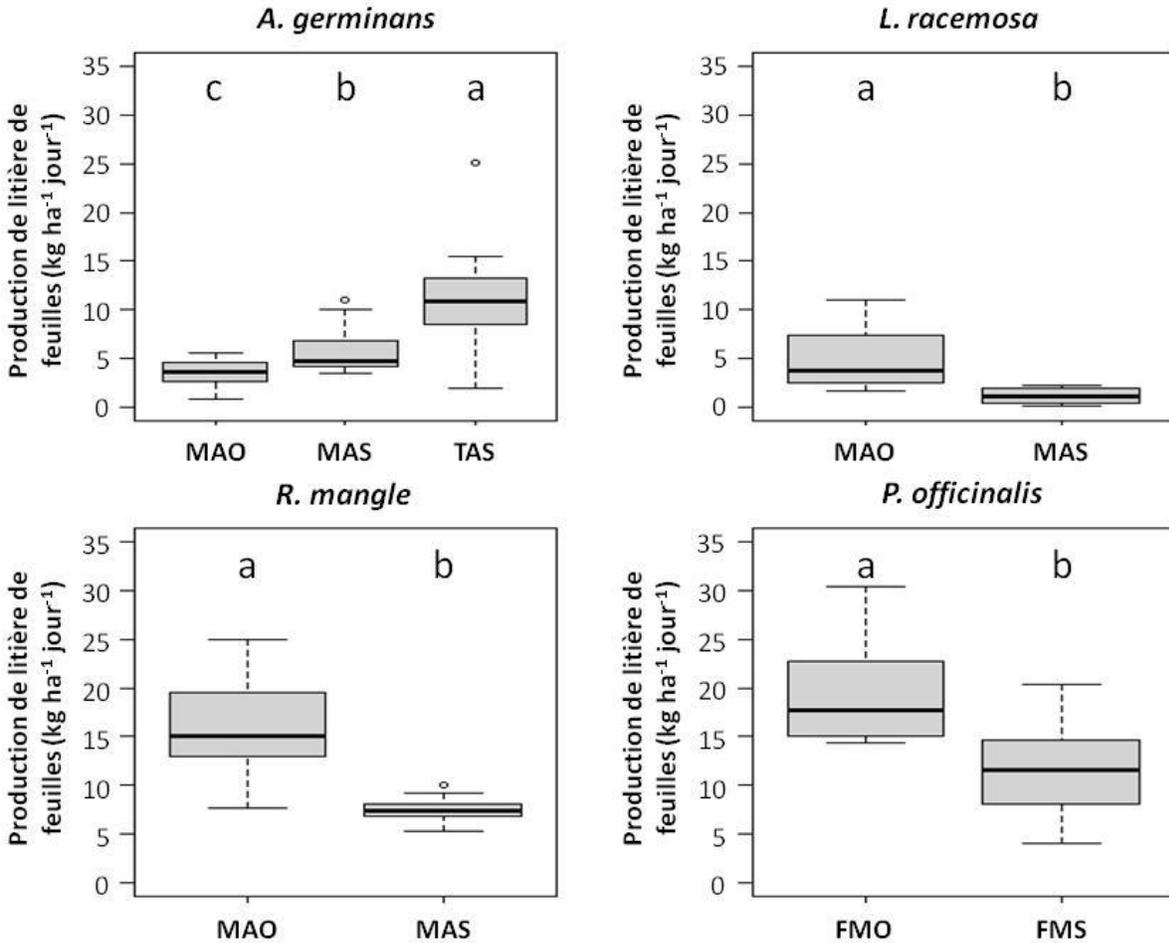


Figure 55. Production de litière de feuilles (kg ha⁻¹ jour⁻¹) par site pour chaque espèce. Les lettres donnent les différences significatives entre stations. Tests de Wilcoxon appariés par sessions de mesure, n=12.

Lorsque la production de litière est rapportée à la biomasse épigée (kg t⁻¹ jour⁻¹) ces différences entre stations sont modifiées. Les stations produisent autant de litière de feuille par unité de biomasse pour *A. germinans* (Kruskall - Wallis, $p=0,076$), pour *R. mangle* (Wilcoxon, $p=0,77$) et pour *P. officinalis* (Wilcoxon, $p=0,09$). Dans MAO, *L. racemosa* maintient une production de litière relative supérieure à celle de MAS (Wilcoxon, $p<0,001$).

Dans les sites de mangrove plurispécifique, les différentes espèces ne produisent pas autant de feuilles les unes que les autres. La Figure 56 donne les productivités de litière de feuille (production de feuille rapportée à la biomasse épigée par espèce). Dans MAO, *R. mangle* est plus productif que les deux autres espèces, et dans MAS, *L. racemosa* produit moins de litière de feuille qu'*A. germinans* et *R. mangle*.

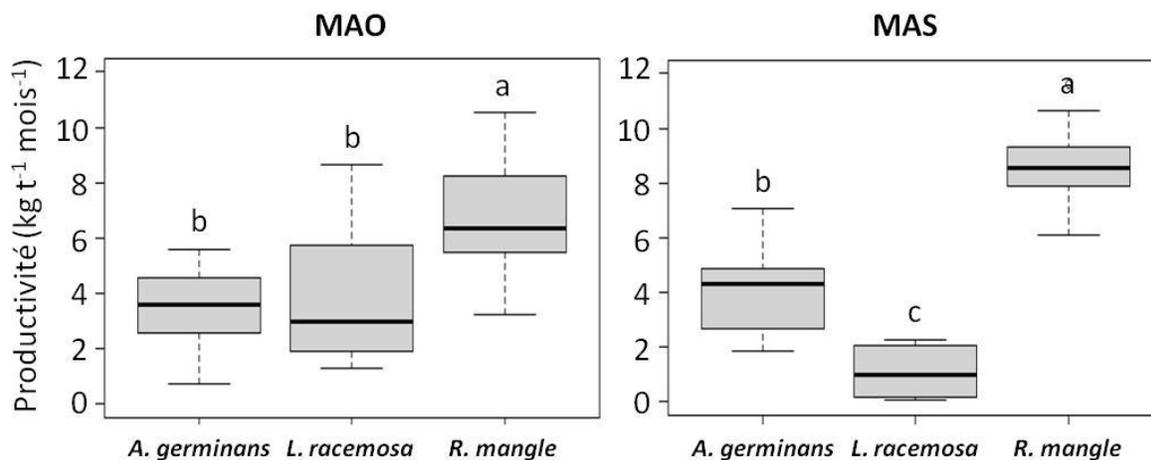


Figure 56. Productivité de litière de feuilles ($\text{kg t}^{-1} \text{mois}^{-1}$) par espèce dans les deux stations de mangrove plurispécifique. Les lettres donnent les différences significatives entre espèces. Tests de Wilcoxon appariés par sessions de mesure, $n=12$.

A l'échelle de l'ensemble des stations-espèces, les différentes sessions de mesure de productions de litière de feuille ne sont pas significativement différentes (Kruskal - Wallis, $p=0,93$) et ne semblent dessiner aucun pattern général de variation saisonnière (Figure 57). Ce résultat correspond à l'absence d'effet session relevé en début de cette partie (p149).

En revanche en considérant chaque station-espèce, la production de litière de feuille varie entre les sessions de mesure. La Figure 57 représente l'évolution de la production de litière de feuille ($\text{kg ha}^{-1} \text{jour}^{-1}$) pour les différentes espèces dans chaque station. Des pics de production de litière de feuille ont été observés pendant la période d'étude et dépendent de l'espèce considérée. *A. germinans* a produit son maximum de litière de feuille en octobre, *L. racemosa* en juin, *R. mangle* et *P. officinalis* ont connu deux pics de production : en avril et en août pour *R. mangle* et en mai et juillet pour *P. officinalis*.

En mangrove, il semble que la chute de feuille puisse s'interpréter selon deux phénomènes : (i) la réduction de la surface foliaire en période de stress hydrique (février, mars, juin), (ii) renouvellement du feuillage lors de la reprise de croissance (mois d'août à octobre). Sous cette considération, *A. germinans* semble plutôt renouveler ces feuilles en période pluvieuse, *L. racemosa* plutôt perdre ses feuilles en période sèche. *R. mangle* et *P. officinalis* semblent affectés par les deux phénomènes. Ces réactions du feuillage aux périodes plus ou moins sèches peuvent s'interpréter comme différentes stratégies d'allocation de la ressource.

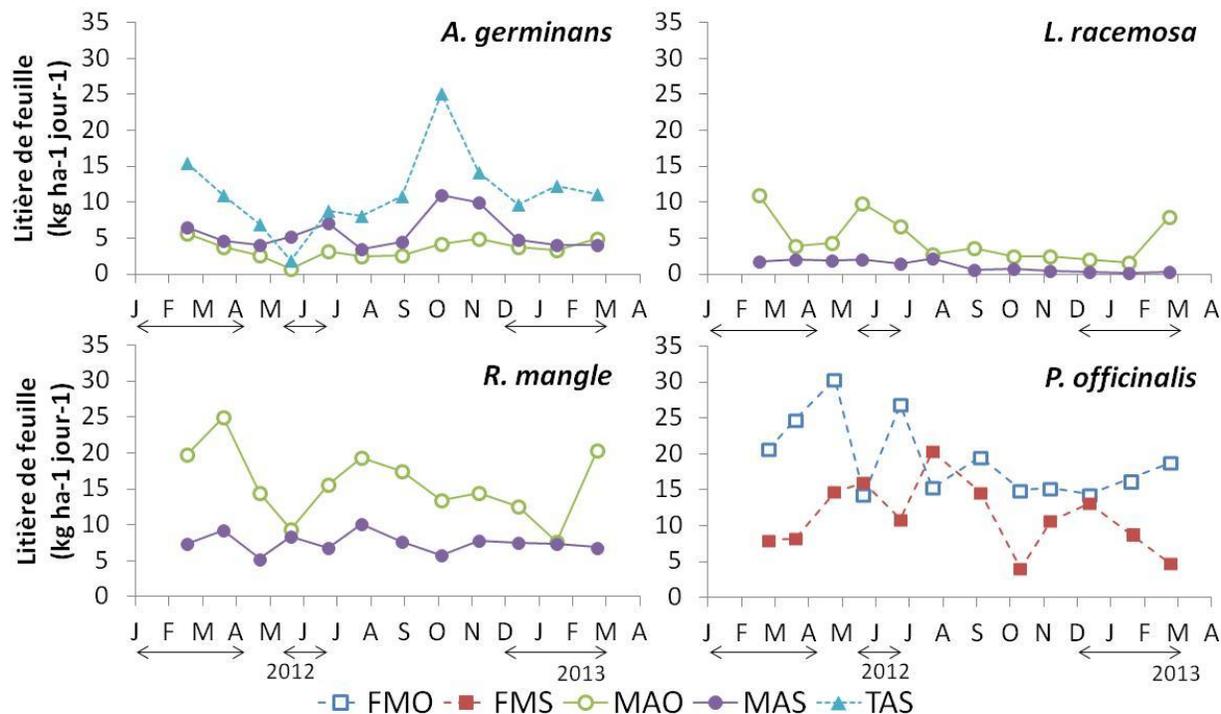


Figure 57. Production de litière de feuille par station mesurée mensuellement pendant de février 2011 à février 2012) pour les quatre espèces. Les doubles flèches représentent de déficit hydrique.

3.2.2.3 Relations entre la production de litière de feuille et les variables environnementales

Même si l'effet de la session de récolte est apparu comme faible à l'échelle de l'ensemble des stations, la Figure 57 montre qu'il reste possible de mettre en évidence pour une station ou une espèce particulière un effet plus fort de la session de récolte et/ou des variables environnementales.

De la même manière que les accroissements en diamètre, la production de litière a été modélisée en fonction des différentes variables environnementales. Il a été choisi de conduire cette analyse sur les données de production de litière de feuilles par unité de surface (kg ha⁻¹ jour⁻¹). La Figure 58 représente la proportion de variance expliquée par l'effet individuel de chaque bac à litière et par l'effet de la session de récolte ; l'effet de la session de récolte est ensuite décomposé entre les effets expliqués et non expliqués par les variables environnementales (climatiques et édaphiques).

L'effet du bac à litière varie beaucoup d'une station - espèce à l'autre. Dans les stations monospécifiques (FMO, FMS, TAS), cet effet est assez faible (<6 %) et correspond à une production de litière de feuille homogène entre les différents bacs à litière. Dans les stations plurispécifiques

(MAO, MAS), l'effet du bac à litière est beaucoup important (entre 10 et 47 %). Ceci souligne la répartition spatiale hétérogène de certaines espèces à l'échelle des bacs à litière. Par exemple, dans MAO les bacs à litière n°2 et n°3 ont reçu moins de $2 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ de feuilles d'*A. germinans* à chaque récolte tandis que les bacs n°1 et n°4 en ont reçu entre 2 et $14 \text{ kg ha}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ selon la récolte. Ceci s'explique par un couvert plus dense en *A. germinans* autour des bacs n°1 et n°4, par rapport aux bacs n°2 et n°3. Une forte hétérogénéité spatiale pour la production de litière d'*A. germinans* peut être également notée dans MAS. A l'opposé, malgré la faible densité de tiges de *L. racemosa* dans MAO, la production de litière de feuille de cette espèce est, d'un point de vue spatial, remarquablement homogène dans cette station.

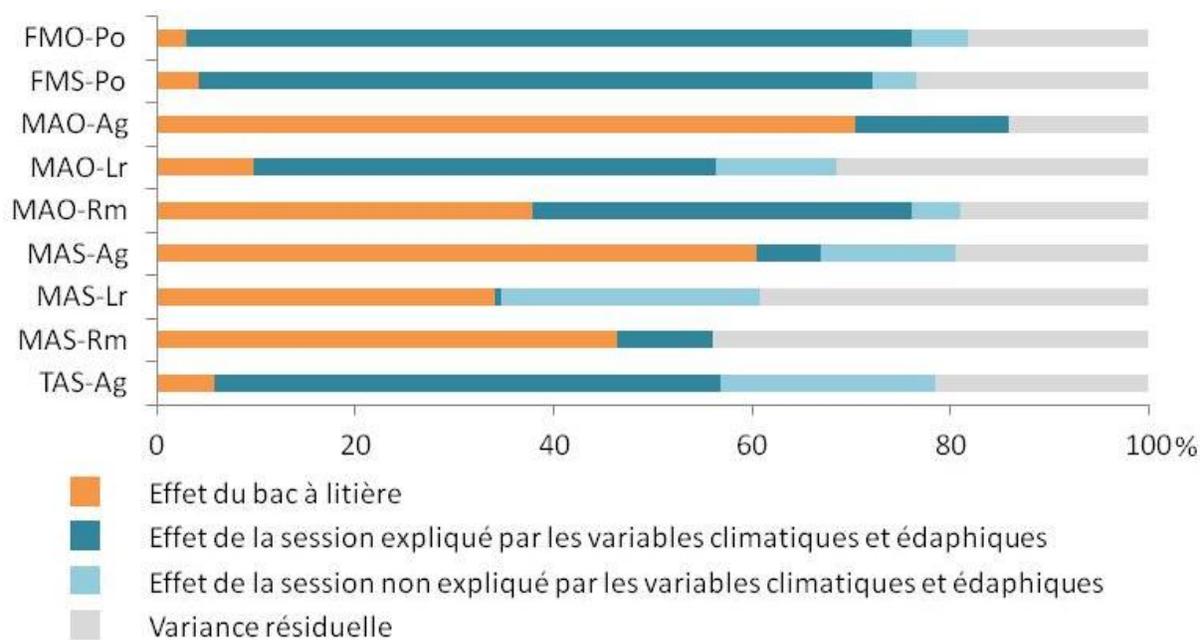


Figure 58. Partition de la variance de la production de litière. La production de litière expliquée par l'effet du bac à litière et par l'effet de la session de récolte (lié ou non aux variables climatiques et édaphiques) et variance résiduelle pour chaque espèce dans chaque station.

L'effet des différentes sessions de récolte sur la production de litière varie également entre les sites. Il est très important dans les sites monospécifiques (entre 72 et 78 %), en partie à cause du faible effet bac à litière. Dans les sites plurispécifiques il varie entre 7 et 59 %. Il est intéressant de noter que, dans la plupart des stations - espèces, les variables environnementales expliquent une grande part de la variation de production de litière liée aux différentes récoltes. La variance résiduelle correspond aux interactions, *e.g.* à des productions de litières différentes entre les bacs au cours d'une même session.

La Figure 59 illustre les effets des différentes variables environnementales sur la production de litière pour chaque station-espèce. Les différentes stations-espèces montrent une grande diversité de réponse aux variables environnementales que cela soit en termes de quantité de variance expliquée ou en termes de nature des variables impliquées.

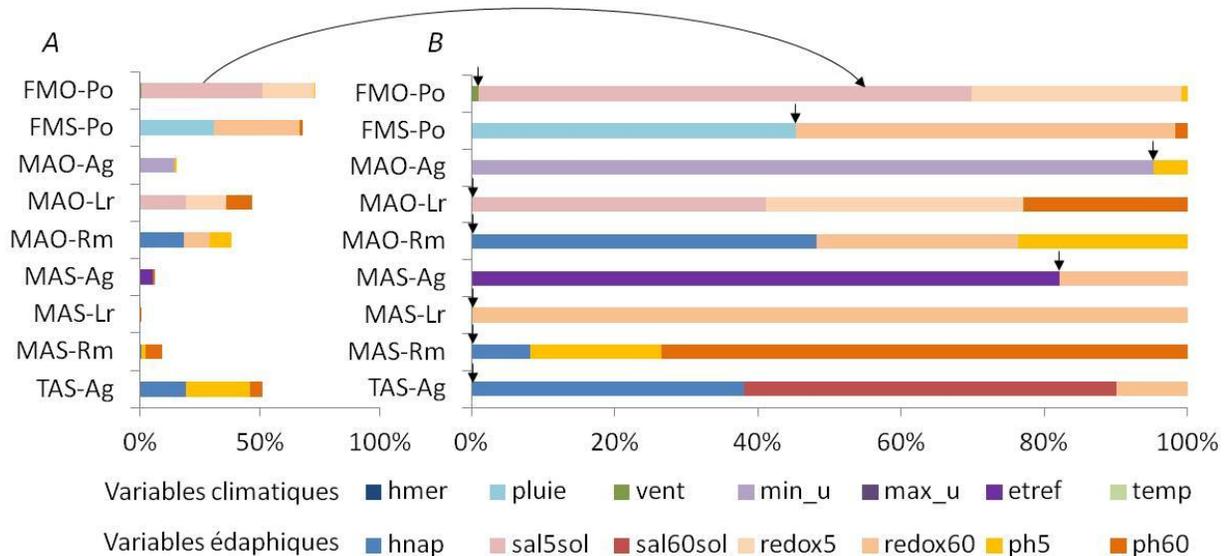


Figure 59. Proportion de la variance de production de litière expliquée par les effets des différentes variables environnementales mesurées pour chaque station-espèce. En A, les proportions de variance expliquées sont données par rapport à la variance totale de l'accroissement. En B, les proportions de variance expliquées sont données par rapport à la somme des variances expliquées par les variables environnementales. Les flèches simples indiquent la séparation entre les variables climatiques et édaphiques.

La variation de la production de litière de *L. racemosa* dans MAS n'est quasiment pas expliquée (0,6 %) par les variables environnementales, tandis que dans FMO les variables environnementales permettent d'en expliquer 71 % (Table 17). Pour chaque station-espèce, peu de variables environnementales sont mobilisées par les modèles (entre 1 et 4, en moyenne 3) mais d'une station-espèce à l'autre les variables mobilisées ne sont pas les mêmes (11 variables sur les 14 possibles). Il est donc difficile de dégager de grandes tendances sur l'impact des différentes variables environnementales sur la production de litière avec cette approche de modélisation. Néanmoins, les variables édaphiques semblent avoir globalement plus de poids que les variables climatiques pour expliquer les variations de la production de litière ; notamment la salinité, le potentiel RedOx et la hauteur de nappe. Ces résultats à l'échelle de chaque espèce - station confirment la faible contribution de la session et des variables climatiques pour expliquer les variations de production de litière à l'échelle de l'ensemble des stations (cf. Figure 57).

Table 17. Paramètres des modèles m_{BIC} pour chaque station espèce. Pente + ou – indique le sens de la relation entre les variables explicatives et la production de litière. Le nombre d'étoiles donne la significativité, son absence d'étoile signifie que la relation n'est pas significative.

Station sp	BIC	variable	Df	Pente	% de variance	p.value
FMO-Po	145	num_bac	3		5%	
		vent	1	-	1%	
		sal5sol	1	+	50%	***
		redox5	1	-	22%	**
		ph5	1	+	1%	
		Résidus	16		22%	
FMS-Po	134	num_bac	3		9%	
		pluie	1	+	31%	***
		redox60	1	-	36%	***
		ph60	1	-	1%	
		Résidus	17		23%	
MAO-Ag	117	num_bac	3		58%	***
		min_u	1	-	15%	**
		ph5	1	+	1%	
		Résidus	18		26%	
MAO-Lr	138	num_bac	3		15%	
		sal5sol	1	-	19%	**
		redox5	1	-	17%	*
		ph60	1	+	11%	*
		Résidus	17		39%	
MAO-Rm	157	num_bac	3		38%	***
		hnap	1	-	18%	**
		redox60	1	+	11%	*
		ph5	1	-	9%	*
		Résidus	17		24%	
MAS-Ag	98	num_bac	3		55%	**
		etref	1	+	24%	**
		ph60	1	+	0%	
		Résidus	12		22%	
MAS-Lr	80	num_bac	3		42%	*
		ph60	1	-	0%	
		Résidus	17		58%	
MAS-Rm	142	num_bac	3		58%	***
		hnap	1	-	1%	
		ph5	1	+	2%	
		ph60	1	-	7%	.
		Résidus	17		32%	
TAS-Ag	-152	num_bac	3		25%	**
		hnap	1	-	19%	**
		ph5	1	+	26%	***
		ph60	1	+	5%	.
		Résidus	17		24%	

(* :0,05 > p > 0,01 ; ** :0,01 > p > 0,001 ;*** : 0,001 > p)

Une autre approche consiste à regarder, une par une, les relations univariées entre chaque variable environnementale et la production de litière. Les résultats des modèles linéaires univariés sont présentés en annexe (pxix). Lorsque l'on considère l'ensemble des stations et des récoltes, la salinité du sol a un effet négatif et le pH un effet positif sur la production de litière. Ceci est en partie dû au fait que les stations de forêt marécageuse produisent globalement plus de litière que les stations de mangrove (Figure 54) et que ce sont également les stations les moins salées avec les pH les plus élevés. Ce résultat reflète principalement des variations spatiales plutôt que des variations temporelles de production. Pour mettre en évidence des relations entre production de litière et saison, l'analyse doit se faire à l'échelle des stations ou des stations-espèces.

Les variations de production de litière de feuille ont été bien corrélées avec les précipitations du mois précédent la récolte dans FMO (Fisher, $p=0.0018$; $r=-0,44$). Dans cette station, la quantité de litière produite a augmenté lorsque les précipitations étaient faibles et la même tendance a également été observée dans MAO. Pour les autres stations, aucune tendance de l'effet des précipitations ne s'est dégagée. La production de litière a augmenté significativement avec la vitesse moyenne du vent pour *P. officinalis* (Fisher, $p=0.0853$; $r=0.31$) et pour *L. racemosa* (Fisher, $p=0,043$; $r=0,22$), mais a diminué pour *A. germinans*, en particulier dans TAS (Fisher, $p<0,001$; $r=-0,53$). La quantité de litière produite a été faible lorsque les niveaux de nappes ont été élevés dans MAO (Fisher, $p=0,0157$; $r=-0,21$) et bas dans FMS (Fisher, $p=0,0338$; $r=0,32$). La quantité de litière produite par la population de *L. racemosa* de MAO a diminué lorsque la salinité du sol a été plus importante (Fisher, $p=0,019$; $r=-0,53$), alors qu'elle a augmenté parallèlement dans FMO (Fisher, $p<0,0001$; $r=0,72$). Lorsque le potentiel RedOx a été élevé, la production de litière a eu tendance à baisser, en particulier dans la station FMS. Enfin, les plus fortes valeurs de pH ont été corrélées avec les plus fortes valeurs de production de litière de feuilles dans TAS, et avec les plus faibles valeurs de production de litière de feuilles dans FMO.

3.2.3 Variation dans le temps de la production d'organes reproducteurs

Les fleurs et les fruits ont été considérés ensemble en tant qu'organes reproducteurs. La Figure 60 donne les variations de productivité de la litière d'organes reproducteurs (production rapportée à la biomasse épigée de chaque espèce).

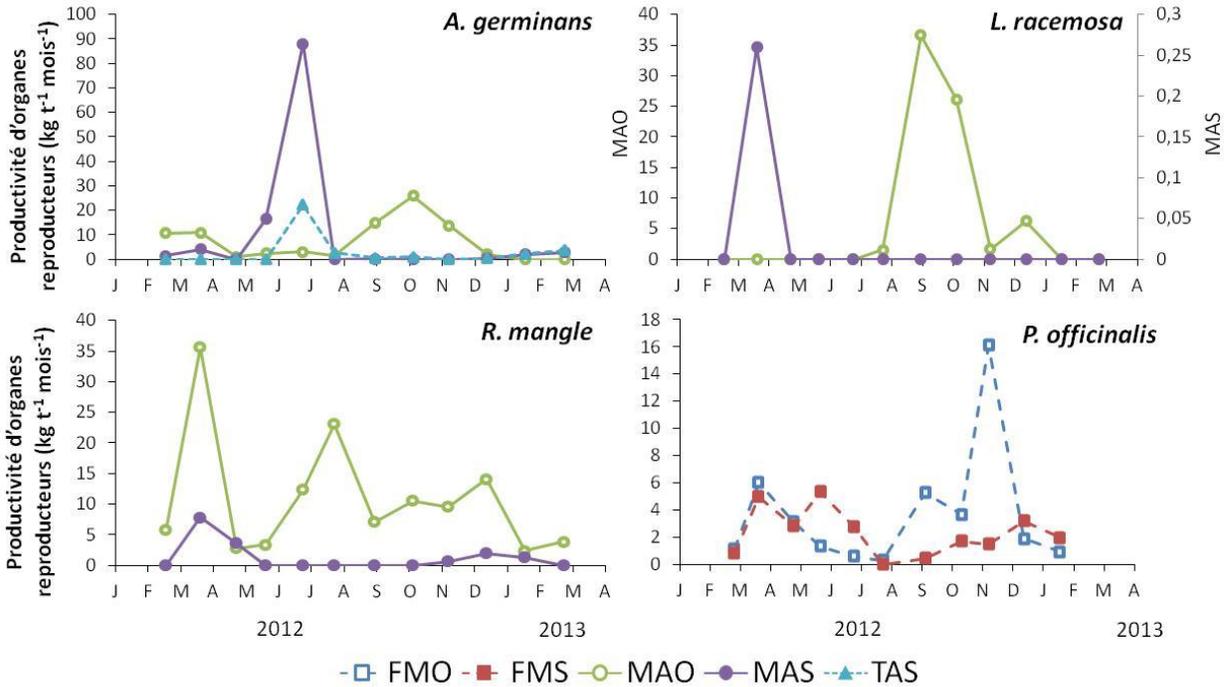


Figure 60. Productivité de litière d'organes reproducteurs en ($\text{kg t}^{-1} \text{mois}^{-1}$) pour chaque espèce dans les cinq stations d'étude. Les échelles en ordonnées ne sont pas les mêmes selon les espèces, et, pour *L. racemosa*, chaque station a une échelle correspondante.

Pour chaque espèce de pics de reproduction ont été identifiés. Ces pics de reproduction n'ont pas toujours été synchrones entre deux stations pour une même espèce. *A. germinans* a connu un pic de reproduction dans les stations MAS et TAS en juillet 2012 alors que celui-ci a eut lieu entre septembre et novembre pour la station MAO. De la même manière, pour *L. racemosa*, le pic de reproduction a d'abord eu lieu dans MAS (avril) puis dans MAO (septembre – octobre). Pour *R. mangle* et pour *P. officinalis* un pic de reproduction a lieu de manière synchrone dans les deux stations en avril, en revanche la productivité d'organes reproducteurs n'a pas été synchrone par la suite : elle est restée élevée tout le long de l'année 2012 dans MAO et presque nulle dans MAS pour *R. mangle*, et, dans FMS, la productivité est restée élevée d'avril à juin, puis a fortement diminué, alors que, dans FMO, la productivité a chuté jusqu'en aout et a connu un fort pic entre septembre et novembre pour *P. officinalis*.

L'expression de la productivité d'organes reproducteurs relativise la production à la biomasse de l'espèce sur la station et permet d'apprécier l'investissement dans la reproduction de chaque espèce sur chaque site. Par exemple, *A. germinans* a, proportionnellement à sa biomasse épigée, plus investi dans ses organes reproducteurs dans la station MAS que dans les autres stations, *L. racemosa* et *R. mangle* ont plus investi dans la reproduction dans MAO par rapport à MAS et *P. officinalis* a d'avantage investi dans la reproduction dans FMO par rapport à FMS. Aussi, pour *L. racemosa*, *R. mangle* et *P. officinalis* la productivité de reproduction a été plus importante dans les stations où la croissance était la plus élevée. Toutes les espèces de mangrove ont investi à peu près autant dans la reproduction dans MAO alors que les proportions d'investissement dans MAS ont été très différentes selon les espèces.

3.2.4 Relation entre production de litière et accroissement cambial

Les relations entre accroissement en diamètre et production de litière de feuilles sont données dans la Table 18. A l'échelle de toutes les stations – espèces, la relation est significative et l'accroissement cambial d'autant plus fort que la production de litière est forte. Ce résultat est en partie du aux variations spatiales des productions et des accroissements, les stations les plus productives en litière étant également celles avec les plus forts accroissements. En enlevant les effets liés aux stations et aux espèces la production de litière n'explique plus que 1,3 % de l'accroissement cambial et la relation n'est plus significative (Table 19).

Table 18. Paramètres des relations entre accroissement cambial et production de litière pour l'ensemble des stations – espèces (Tt sp station) puis pour chaque station – espèce.

Station - espèce	Pente	r^2	F	$p.value$	% de variance
Tt sp station	1,59	0,09	6,89	**	8,96
FMO-Po	-7,51	0,31	2,72	ns.	31,23
FMS-Po	-3,22	0,32	2,83	ns.	32,05
MAO-Ag	2,10	0,04	0,22	ns.	3,56
MAO-Lr	-3,70	0,19	1,45	ns.	19,41
MAO-Rm	-4,05	0,32	2,86	ns.	32,29
MAS-Ag	1,79	0,06	0,40	ns.	6,31
MAS-Lr	4,33	0,10	0,64	ns.	9,60
MAS-Rm	-0,77	0,05	0,34	ns.	5,31
TAS-Ag	7,76	0,49	5,65	*	48,51

(* : 0,05 > p > 0,01 ; ** : 0,01 > p > 0,001 ; *** : 0,001 > p)

Table 19. Analyse de la covariance des effets des stations, espèces et de la production de litière sur l'accroissement cambial à l'échelle de l'ensemble des forêts côtières inondables.

	<i>Df</i>	% de variance	<i>F</i>	<i>p.value</i>
Station	4	19%	8,90	***
Espèce	2	47%	44,52	***
Production litière	1	1%	2,52	ns.
Résidus	57	30%		

(* : 0,05 > p > 0,01 ; ** : 0,01 > p > 0,001 ; *** : 0,001 > p)

La Figure 61 confronte l'accroissement en diamètre, la production de litière de feuille et d'organes reproducteurs sur les sessions de mesure communes.

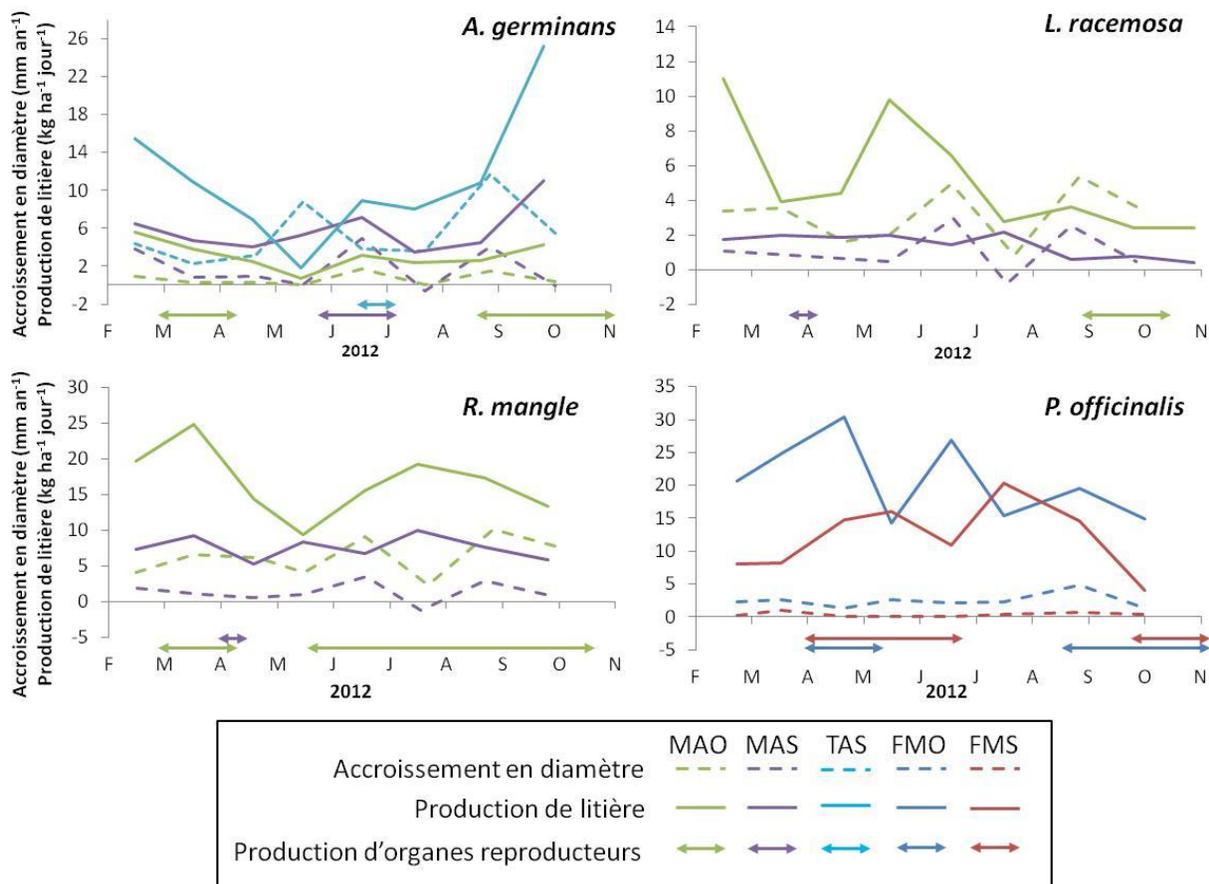


Figure 61. Evolution de l'allocation des ressources entre la croissance en diamètre, la production de litière de feuilles et d'organes reproducteurs. L'accroissement en diamètre est indiqué en trait d'union, la production de litière de feuilles en trait plein et les périodes de reproduction sont indiquées par des doubles flèches sous le graphique.

A l'échelle de chaque station – espèce, la relation entre production de litière de feuilles et accroissement cambial n'est pas significative (Table 18). Toutefois, on peut noter qu'en forêt marécageuse la production de litière de feuilles a permis d'expliquer 30 % de l'accroissement cambial

: plus la quantité de litière a été importante plus les accroissements en diamètre ont eu tendance à être faibles (Figure 61). Au cours de cette période, *P. officinalis* a eu tendance à produire d'avantage d'organes reproducteurs lorsque la production de feuille était la plus forte (mois d'avril mai). La même relation entre accroissement et production de litière de feuille et d'organes reproducteurs a pu être observée pour *R. mangle* dans les deux stations de mangrove mixte. En revanche, la relation est inverse dans toutes les stations pour *A. germinans* : la production de litière de feuille et d'organes reproducteurs a été simultanée aux forts accroissements et cette relation est particulièrement significative dans la station TAS (Fisher, $p=0,05$). En ce qui concerne *L. racemosa* le sens de la relation dépend des stations : dans MAO accroissement et production sont synchrones alors que dans MAS ils sont déphasés.

3.3 Dynamique des populations de plantules

La Figure 62 représente, par station, l'évolution de la densité de plantules de chaque espèce tout au long de l'étude. Dans toutes les stations, les populations d'*A. germinans*, de *L. racemosa* et de *R. mangle* ont tendance à diminuer de janvier 2012 à janvier 2013. Dans la forêt marécageuse, la densité de plantules de *P. officinalis* est stable jusqu'au troisième trimestre de 2012, elle augmente ensuite en début d'année 2013 dans FMO, alors qu'elle diminue dans FMS. Pour une même espèce, les stations avec les environnements les plus lumineux (Figure 44) ont tendance à avoir une population de plantules plus importante que les stations où une moindre quantité de lumière atteint le sol.

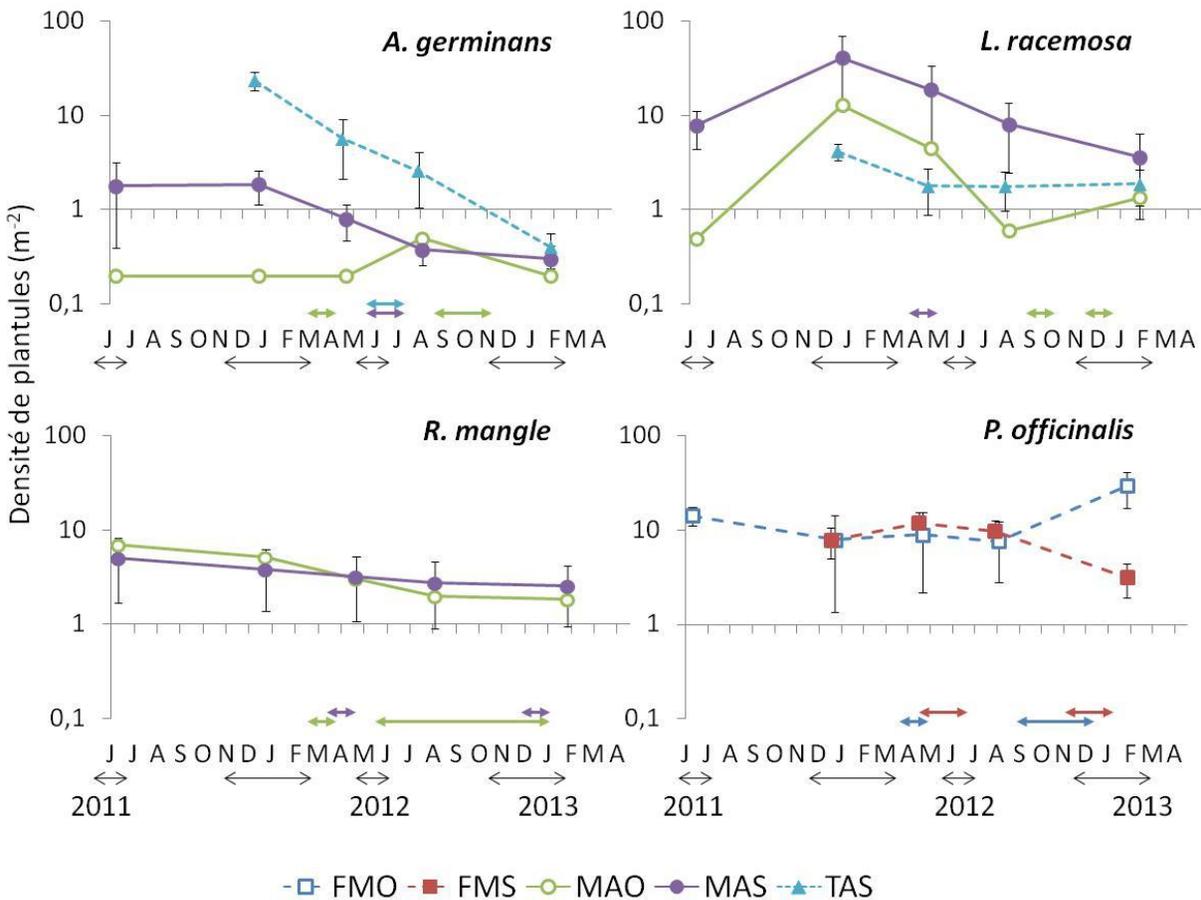


Figure 62. Variation de la densité moyenne de plantule (échelle en \log_{10}) de chaque espèce sur les cinq stations tout au long de l'étude. Les barres d'erreurs représentent l'écart type ($n=4$). Les doubles flèches noires représentent les périodes de déficit hydrique. Les doubles flèches de couleur représentent les périodes de fructification pour chaque station.

La densité de la population de plantule dépend de la densité mesurée au cours de l'inventaire précédent et des processus de recrutement et de mortalité entre les deux inventaires. Les Figure 63 et Figure 64 présentent les densités de recrutement et de mortalité au cours de la période de suivi.

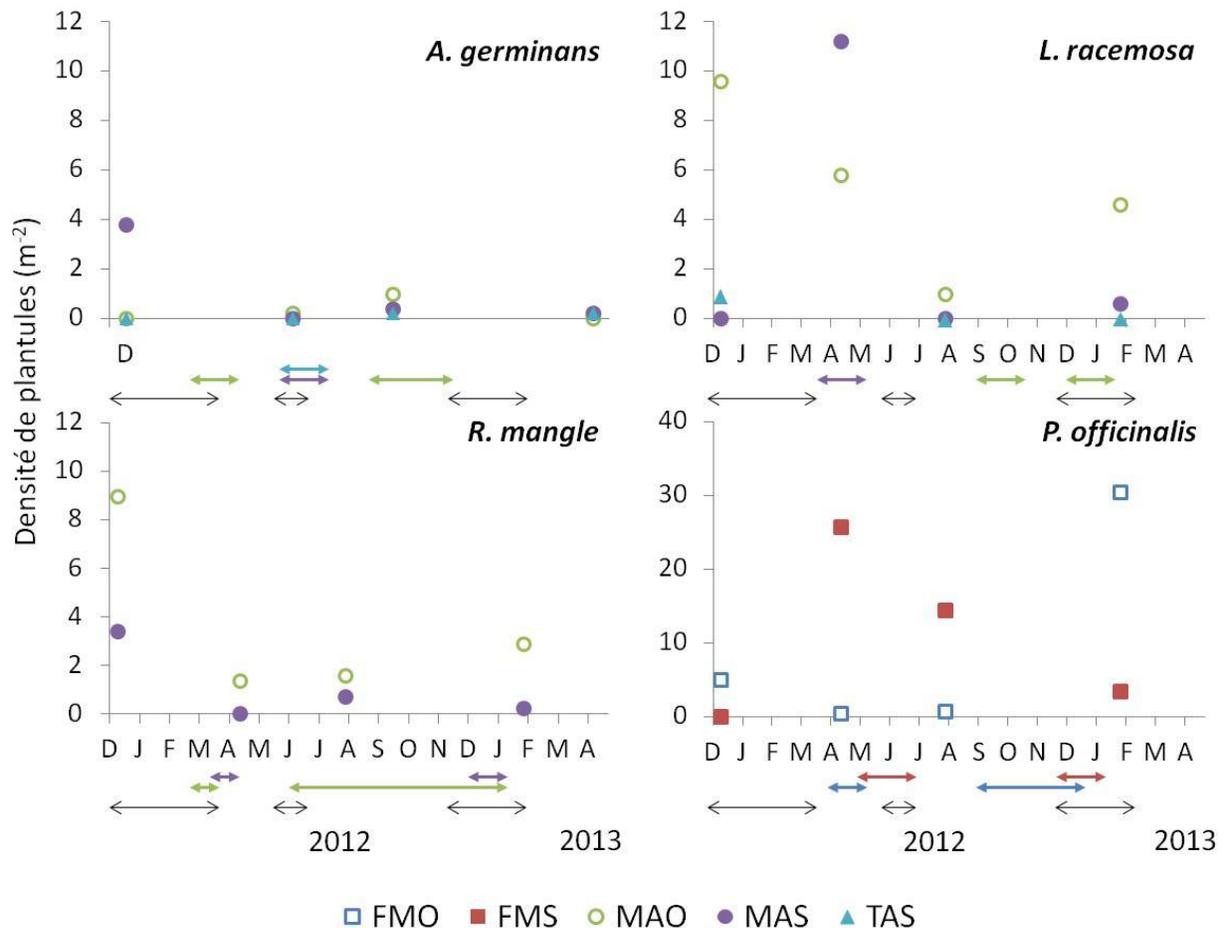


Figure 63. Densité du recrutement de plantules pour chaque espèce dans les différentes stations. Les doubles flèches représentent les périodes de déficit hydrique et les flèches de couleur les périodes de fructification (une couleur pour chaque station). L'échelle de densité utilisée pour *P. officinalis* n'est pas la même que pour les espèces de mangrove.

Pour *R. mangle*, dans les deux stations où l'espèce est présente, un important recrutement de plantules a été observé en décembre 2011. On retrouve un pic d'installation au même moment dans MAS pour *A. germinans*, dans MAO pour *L. racemosa* et dans FMO pour *P. officinalis*. Les autres périodes importantes dans le recrutement de plantule ont été mai 2012 pour *L. racemosa* dans MAS et *P. officinalis* dans FMS, qui se sont déroulées de manière synchrone à une période de forte productivité d'organes reproducteurs. D'autres recrutements importants ont été observés en février 2013 pour *P. officinalis* dans FMO et aussi pour *L. racemosa* et *R. mangle* dans MAO après des périodes de reproduction. Pour ces espèces, le recrutement observé en février 2013 cor-

respond à peu près à la même période dans l'année que celui de décembre 2011. Aussi, pour *L. racemosa* et *R. mangle* dans MAO un cycle de recrutement annuel semble apparaître en fin d'année. Pour les autres espèces, les données recueillies ne permettent pas de mettre en évidence un cycle annuel. Pour *L. racemosa*, seule la période d'avril 2012 a été une période avec un important recrutement de plantules à la fois dans MAO et dans MAS.

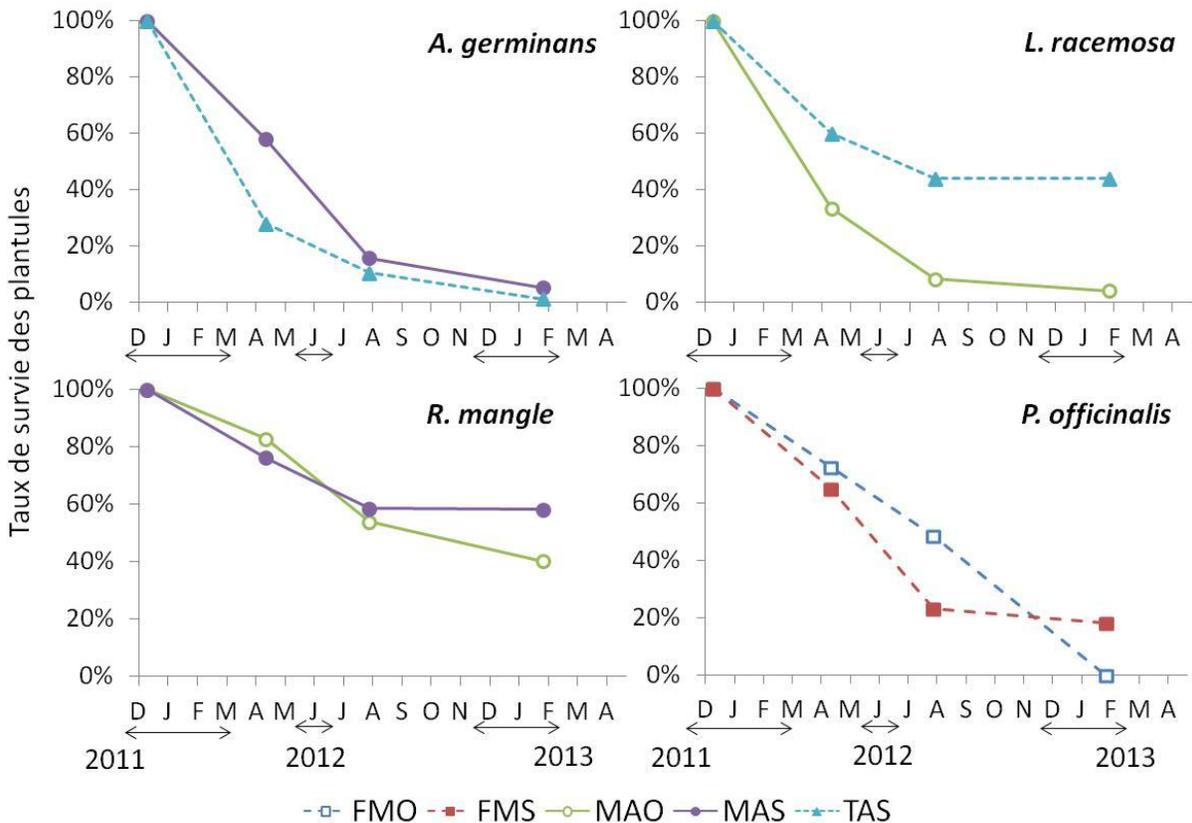


Figure 64. Taux de survie des plantules recrutées en décembre 2011 pour chaque espèce dans les différentes stations. Les doubles flèches représentent les périodes de déficit hydrique.

Etant donné l'absence de recrutement de plantules d'*A. germinans* dans MAO et de *L. racemosa* dans MAS en décembre 2011, les évolutions du taux de survie de ces populations ne sont pas représentées dans la Figure 64. Chez *A. germinans* le taux de survie diminue de la même manière dans MAS et TAS : très rapidement lors des sept premiers mois du suivi, puis plus lentement lors des sept mois suivants pour atteindre une survie inférieure à 5 % au bout d'un an et deux mois. Pour *L. racemosa* dans la station MAO, l'effectif diminue de la même manière que pour *A. germinans* pour atteindre un taux de survie de 4 % à la fin de l'étude. En revanche, dans la station TAS, le taux de survie de la population de *L. racemosa* se stabilise à 44 %. L'évolution du taux de survie des cohortes de *R. mangle* dans MAO et MAS est assez proche de celui de *L. racemosa*

dans TAS, avec une stabilisation autour de 40 et 58 %. Pour *P. officinalis*, le taux de survie de la cohorte diminue de la même manière dans FMO et FMS durant les sept premiers mois. Cependant, au bout d'un an et deux mois, la cohorte suivie a presque complètement disparu dans FMO (3 % de survie) alors que le taux de survie se maintient à 18 % dans FMS.

La Table 20 donne les taux de production de plantules (chute dans les collecteurs) ainsi que les mortalités avant et après le recrutement (l'établissement) d'une plantule. Les stations les plus productives sont celles de forêt marécageuse, MAS est la station la moins productive. Le taux de mortalité avant l'établissement est élevé (>58 %) pour toutes les espèces quelles que soit les stations, avec des valeurs atteignant 100 % dans MAO pour *A. germinans* et dans MAS pour *R. mangle*. Dans certains cas (*L. racemosa* dans MAS et TAS), il n'a pas été possible de calculer un taux de mortalité car aucun fruit n'a été récolté dans les bacs à litières. Le taux de mortalité des plantules établies varie selon les espèces et les stations. Les plus faibles taux de mortalité des plantules sont observés dans MAS pour *R. mangle* (42 %) et dans TAS pour *L. racemosa* (66%) alors que les productions de fruits et les succès d'installation des plantules ont été très faibles. Dans la station MAO, *R. mangle*, et dans la station FMS, *P. officinalis*, ont également un faible taux de mortalité (60 et 82 % respectivement). Pour toutes les autres stations - espèces, la mortalité est importante et dépasse les 95 %.

Table 20. Densité de la production de plantules, mortalité avant le recrutement et mortalité des plantules pour chaque espèce - station. nd : donnée non disponible.

Station	Espèce	Densité de la production de fruits (m ⁻² an ⁻¹)	Mortalité avant le recrutement (%)	Mortalité des juvéniles (% an ⁻¹)
FMO	<i>P. officinalis</i>	133,2	72	97
FMS	<i>P. officinalis</i>	53,3	83	82
MAO	<i>A. germinans</i>	8,1	100	nd
	<i>L. racemosa</i>	40,9	90	96
	<i>R. mangle</i>	9,9	58	60
MAS	<i>A. germinans</i>	7,6	94	95
	<i>L. racemosa</i>	0,0	nd	nd
TAS	<i>R. mangle</i>	2,7	100	42
	<i>A. germinans</i>	19,3	99	99
	<i>L. racemosa</i>	0,0	nd	66

4 Discussion

4.1 Variation spatiale de la structure de la végétation dans les forêts côtières inondables

4.1.1 Représentativité des stations étudiées

Les forêts côtières inondables développent une grande diversité de structure (Table 21). En mangrove, les hauteurs de peuplements varient de 1,5 à 23 m, les densités varient d'un facteur 16, les surfaces terrières d'un facteur 11 et les biomasses d'un facteur 44 entre les différents pays du bassin caribéen et du Golf du Mexique. Cette diversité de structure de peuplement est à relier avec la grande diversité des géomorphologies côtières ; présentant les plus fortes biomasses lorsque les stations sont influencées par des cours d'eau où les apports en nutriments sont importants (*e.g.* Guyane française).

Malgré sa faible superficie (toutes les stations d'étude se situent dans un rayon d'1 km) le secteur d'étude offre une grande diversité de conditions édaphiques (cf. chapitre II, p81). Cette diversité édaphique est liée à la géomorphologie contrastée du secteur (plaine côtière inondable parsemée de collines) qui détermine les gradients édaphiques sur lesquels se positionnent les cinq stations étudiées.

Le peuplement de la station MAO est semblable à ceux de type « bassin » au sens de Lugo & Snedaker (1974), ou « ceinture forestière interne » (Imbert and Rollet, 1989; Sherman et al., 2003). Son originalité est d'être constituée en proportions équivalentes par les trois espèces de palétuviers. Ceci peut s'expliquer par les niveaux d'eau importants mesurés dans cette station qui constituent des conditions plus favorables pour *R. mangle* que pour les autres espèces. Il se peut que cette station soit dans une dynamique d'évolution : autrefois dominée par *A. germinans*, l'augmentation du niveau de la mer au cours des dernières décennies pourrait être à l'origine d'une augmentation du niveau d'eau dans la station à l'origine d'une augmentation de la contribution de *R. mangle* dans le peuplement.

La station MAS est localisée non loin de la mer, sur un sol pauvre en éléments minéraux développé à partir d'une tourbe racinaire de type de *Rhizophora*. Sa structure la rapproche de celle des stations de type « arbustif » décrites par Golley et al. (1962) et par Imbert & Rollet (1989).

Cette station présente toutefois l'originalité d'accueillir en proportion équivalentes les trois espèces de palétuviers, pour une surface terrière et une biomasse supérieures de 20 % à celles décrites par Imbert & Rollet (1989) sur le même site. La population de *R. mangle* est plus élevée que dans les situations typiques de mangrove arbustive décrite par Lugo et Snedaker (1974), mais la population d'*A. germinans* est, elle, conforme à la littérature participe à la biomasse élevée du peuplement. Les individus de *L. racemosa* sont de petite taille et près de la moitié des tiges rencontrées sont mortes ; plus encore que les deux autres espèces, il semble bien que cette espèce soit dans des conditions limitantes de sa croissance.

Il est couramment admis que la croissance des palétuviers diminue lorsque la salinité du sol augmente (Imbert et al., 2000b; Sherman et al., 2003). Ce qui n'est pas le cas lorsque l'on considère MAS et MAO. Pour mieux comprendre les différences de structure de la végétation, il est nécessaire de prendre en compte la composition chimique des sols dans son ensemble et pas seulement la teneur en NaCl. Dans MAS, la fertilité des sols semble être le facteur limitant : les teneurs en P_2O_5 , K_2O et MgO sont les plus faibles des trois stations étudiées. Or de faibles ressources en nutriments, particulièrement en phosphore, ont déjà été montrées comme responsables de la structure arbustive de peuplements de mangrove (Boto and Wellington, 1983; Feller, 1995; Lovelock et al., 2006a; Naidoo, 2006; Feller et al., 2007).

La station TAS est située sur un sol argileux, très salée. Elle est peuplée, dans la strate supérieure, uniquement par des individus d'*A. germinans* ; dans le sous bois, les stades plantules et juvéniles d'*A. germinans* sont accompagnés de quelques *L. racemosa*. Cette association d'espèces dans un milieu aussi salé est originale et n'a jamais été rapportée dans la littérature. La salinité élevée de la station (75 g l^{-1}) explique bien la composition et la structure du peuplement. En effet, dans la région caraïbe et le Golf du Mexique, seul *A. germinans* semble pouvoir surmonter des salinités aussi élevées (Tomlinson, 1986; Imbert et al., 2000b). Par ailleurs, l'architecture particulière des arbres de cette station (faible hauteur avec de nombreux rejets de souche) et la forte mortalité des tiges (148 % de la surface terrière totale) suggèrent que la forte salinité de l'eau interstitielle abaisse la composante osmotique du potentiel hydrique du sol et que l'ascension de la sève dans les troncs est limité à de faibles hauteurs. Une telle limitation hydraulique pourrait expliquer, non seulement la faible hauteur du peuplement (8 m), mais aussi , dans un contexte de forte variabilité interannuelle des conditions climatiques et édaphiques (cf. chapitre II, p66), l'alternance entre

mortalité et réitération des axes (Imbert and Ménard, 1997). La salinité semble bien trop forte pour *L. racemosa* décrite comme l'espèce de palétuvier la moins tolérante à la salinité dans la mangrove des Antilles (Imbert et al., 2000b). Le fait qu'elle parvienne à s'établir durablement dans cette station (plusieurs individus présentent de nombreux rejets et un diamètre au collet supérieur à 2 cm laissant penser qu'ils sont âgés de plusieurs années) et même à y fructifier (les individus ne dépassent pas 2 m de haut mais se reproduisent), indique un tempérament opportuniste, voire pionnier qui semble ne pas avoir été documenté.

Cette étude montre que *P. officinalis* semble pouvoir se maintenir sur des sols dont la salinité atteint en moyenne salés à 20 g l⁻¹ en surface et 30 g l⁻¹ en profondeur (station FMS). Ceci confirme des observations déjà réalisées dans cette forêt (Saint-Etienne et al., 2006) avec des salinités mesurées à 26 g l⁻¹ et élargit la gamme de salinité tolérée par cet écosystème rapportée par la littérature (Alvarez-Lopez, 1990; Migeot, 2010; Migeot and Imbert, 2012). Cependant, cette salinité élevée n'est pas sans conséquence sur la structure de la végétation. Dans la station la plus salée (FMS), la végétation est moins haute avec une moindre surface terrière et de plus fortes densités de tiges que dans la station la moins salée (FMO) (Table 12). Cette observation confirme l'effet de la salinité sur la structure des peuplements de forêt marécageuse déjà décrit auparavant (Migeot, 2010). Il est possible que les quantités moins importantes de P₂O₅ dans le sol de la station FMS (cf. chapitre II, p77) puissent également expliquer la moindre stature de ce couvert dans cette station.

Ainsi, en forêt côtière inondable, la salinité et l'inondation déterminent la composition floristique, et, pour une même espèce, la salinité et la fertilité du sol déterminent la structure spatiale (hauteur, surface terrière) du peuplement. Si ces déterminants édaphiques influencent la composition et de la structure des peuplements de forêt côtière inondable, il est probable qu'ils impactent certainement la production primaire.

Table 21. Données de structure des peuplements de mangrove et de forêt marécageuse à *P. officinalis* dans les Néotropiques issues de la littérature et de cette étude

Pays	Type de station (<i>nom original</i>)	Espèces dominantes	Hauteur (m)	Densité (ha ⁻¹)	Surface terrière (m ha ⁻¹)	Biomasse (t ha ⁻¹)	Référence
Porto Rico	C. arbustive (<i>peripheral</i>)	<i>Rm</i>	8,6	3400	9	47,7	Golley et al., 1962*
R. dominicaine	C. externe (<i>fringe</i>)	<i>Ag, Lr, Rm</i>	22	1000		195	Sherman et al., 2003
	C. interne (<i>basin</i>)	<i>Lr, Rm</i>	22	850		349	
Floride	C. arbustive (<i>scrub</i>)	<i>Rm</i>	1,5			7,8	Lugo et Snedaker, 1974
	C. côtière (<i>fringe</i>)	<i>Rm</i>				86 - 152	
	C. rivulaire (<i>riverine</i>)	<i>Rm</i>				98 - 173	
	C. côtière (<i>overshash</i>)	<i>Rm</i>				119 - 129	
		<i>Lr</i>	7,4			164	Lahmann, 1988**
Guadeloupe	C. côtière	<i>Rm</i>			22,6	152,3	Imbert et Rollet, 1989
	C. arbustive	<i>Ag, Rm</i>			13,2	56,3	
	C. interne	<i>Rm</i>	13		23,5	98,6	
	C. externe	<i>Ag, Lr</i>				50,9	
	C. externe	<i>Lr</i>			23	72	
	C. externe	<i>Ag</i>			21	52,8	
	C. rivulaire	<i>Ag, Lr, Rm</i>		4000	4,2		
	C. interne	<i>Ag, Lr</i>		11600	11,7		
	C. arbustive	<i>Ag, Rm</i>		14500	10,2		
	C. interne (MAO)	<i>Ag, Lr, Rm</i>	11,5	2017	24	122	
C. arbustive (MAS)	<i>Ag, Lr, Rm</i>	6,3	5667	19	69	Cette étude	
C. externe (TAS)	<i>Ag</i>	8,1	2883	19	67		
Martinique	C. côtière (A1)	<i>Rm</i>	10		35		Imbert & Ménard, 1997
	C. interne (A3)	<i>Ag</i>	9		20		
	C. rivulaire (B3)	<i>Ag, Lr, Rm</i>	18		30		
	C. interne (B1)	<i>Ag</i>	12		20		
Porto Rico	Sabana seca	<i>Po</i>			68,9-73,5		Eusse & Aide, 1997
	Luquillo, Mayaguez, Humacao, Patillas	<i>Po</i>	17-32	950-1910	27-55		Alvarez Lopez, 1990
Guadeloupe	Golconde	<i>Po</i>	11-17	350-2500	31-77		Migeot & Imbert, 2010
	FMO	<i>Po</i>	22	1118	51,3	373	Cette étude
	FMS	<i>Po</i>	12	3200	39,8	207	

Ag : *Avicennia germinans*, *Lr* : *Laguncularia racemosa*, *Rm* : *Rhizophora mangle*, *Po* : *Pterocarpus officinalis*

* calculé, ** donné par Fromard et al. 1998

4.2 Variation spatiale de la production primaire

Cette partie confronte les accroissements en diamètre mesurés chez les différentes espèces des stations étudiées aux données de la littérature. Elle cherche ensuite à expliquer les différences d'accroissements entre station par les paramètres édaphiques présentés au chapitre II.

4.2.1 Variabilité spatiale de l'accroissement cambial

Dans la littérature, peu d'études (Table 22) donnent des valeurs d'accroissement individuel (mm an^{-1}) car le plus souvent ces données sont utilisées pour calculer et communiquer une production globale de l'écosystème (en $\text{t ha}^{-1} \text{an}^{-1}$) (Imbert and Rollet, 1989; Day Jr et al., 1996; Sherman et al., 2003; Hossain et al., 2008; Komiyama et al., 2008). Dans cette étude, l'accroissement cambial a été suivi uniquement pour des individus dominants, d'une certaine classe de diamètre et en bonne santé. Cet échantillonnage, conçu pour comparer la croissance optimale des espèces dans chaque station, n'est pas nécessairement représentatif de la croissance de l'ensemble des populations étudiées (individus dominés, dépérissants...). Aussi, il n'aurait pas été rigoureux d'extrapoler la biomasse produite par ces individus au peuplement des stations car cela aurait donné lieu à une surestimation de la biomasse produite.

Pour les espèces *L. racemosa* et *R. mangle*, les accroissements mesurés dans la station MAO sont équivalents à ceux mesurés par Imbert & Ménard (1997) pour les mêmes espèces dans les peuplements d'une petite vallée côtière de la Baie de Génipa (site B), en Martinique. Ils sont plus élevés que ceux mesurés dans la station MAS (Figure 50). Les stress liés à la salinité et à l'inondation sont moins forts dans MAS et ne peuvent donc pas expliquer la moindre croissance observée par rapport à MAO. Le rayonnement transmis est supérieur dans MAS et ne devrait donc pas être un facteur limitant (Figure 44), ni un stress, les espèces de palétuviers étant particulièrement résistantes à la photoinhibition (Cheeseman et al., 1991). Même si dans MAS quelques individus de *R. mangle* ont semblé attaqués par le parasite *Elaphidion mimeticum* (*Cerambycidae*), le nombre d'individus touché n'est pas apparu comme suffisamment important pour être quantifié plus en détail. Les sols de MAS étant plus pauvres en phosphore (- 80 %) et potassium (- 30 %) que les sols de MAO (cf. chapitre II, p77), il est possible que cette moindre fertilité soit à la fois la cause des faibles croissances et de la structure arbustive du peuplement.

Table 22. Comparaison de l'accroissement cambial des peuplements étudiés avec celui des autres formations de mangrove et de forêts marécageuses du Bassin caraïbes et du Golf du Mexique.

Ecosystème	Pays (Site)	Type de forêt (Nom de station)	Espèce	Salinité (g l ⁻¹)	Accroissement cambial (mm an ⁻¹)	Référence	
Mangrove	Floride (<i>Naples Bay</i>)	C. arbustive (<i>scrub</i>)	<i>Ag</i>	28-40	1,1 - 3,2	Proffitt & Devlin (2005)	
			<i>Lr</i>		0,7		
			<i>Rm</i>		1,6		
	Martinique (<i>Baie de Génipa</i>)	C. externe (A) C. arbustive (A) C. côtière (A) C. externe (B) C. interne (B) C. interne (B)	<i>Ag</i>	60	0,2 - 0,8	Imbert & Ménard (1997)	
			<i>Rm</i>	45	0 - 0,5		
			<i>Rm</i>	40	0,2 - 2		
			<i>Ag</i>	50	3,4 - 6,8		
			<i>Lr</i>	10	3,7 - 7,6		
			<i>Rm</i>	20	3,4 - 5,3		
	Guadeloupe	MAO MAS TAS		<i>Ag</i>	50	0,7 ± 0,1	Cette étude
				<i>Lr</i>		3,1 ± 0,3	
				<i>Rm</i>		6,6 ± 0,4	
<i>Ag</i>			32	1,4 ± 0,3			
<i>Lr</i>			1,3 ± 0,2				
<i>Rm</i>			1,9 ± 0,4				
Forêt marécageuse	Guadeloupe (<i>Golconde</i>)	Peu salée (I) Salée (III) FMO FMS	<i>Po</i>	2	2,4	Migeot (2010)	
			<i>Po</i>	5	1,4		
			<i>Po</i>	6	2,6 ± 0,3	Cette étude	
			<i>Po</i>	21	0,4 ± 0,1		

Sa : *Sonneratia alba*, *Bg* : *Bruguiera gymnorrhiza*, *Ra* : *Rhizophora apiculata*, *Rmu* : *Rhizophora mucronata*, *Xg* : *Xylocarpus granatum*, *Ag* : *Avicennia germinans*, *Lr* : *Laguncularia racemosa*, *Rm* : *Rhizophora mangle*

La croissance mesurée sur les tiges d'*A. germinans* ne suit pas la même hiérarchisation entre stations que pour *L. racemosa* et *R. mangle*. La station où la croissance d'*A. germinans* est la plus élevée est la station TAS qui montre pourtant les valeurs de salinité les plus élevées. La teneur en nutriment dans les sols ne semble pas non plus pouvoir expliquer ces différences de croissance et aucune différence marquée d'herbivorie entre les stations n'a été remarquée. Le niveau d'inondation, beaucoup plus élevé dans MAO que dans les deux autres stations, pourrait constituer un stress pour *A. germinans* dans cette station (McKee, 1996; Pezeshki et al., 1997) et expliquer la faible croissance de cette espèce dans MAO par rapport à TAS mais aussi par rapport au site B de la Martinique (Imbert and Ménard, 1997). Le port multicaule (rejets de souche) des individus d'*A. germinans* dans TAS pourrait expliquer les fortes croissances mesurées dans cette station. En effet, le rejet profite du système racinaire anciennement créé et, dans une certaine mesure, d'éléments minéraux par translocation depuis les tiges sénescents. On peut penser qu'un

rejet de souche d'*A. germinans* dans TAS part avec plus de ressources à sa disposition qu'un juvénile d'*A. germinans* dans MAO ou MAS. Le phloème complexe et réticulé d'*A. germinans* (Zamski, 1979) pourrait, par ailleurs, représenter un avantage adaptatif en facilitant la translocation d'une tige à l'autre. Néanmoins, dans un environnement en termes de salinité du sol, Imbert & Ménard (1997) ont mesuré dans une population d'*A. germinans* de structure similaire, une croissance dix fois inférieure. Il est possible qu'une plus forte carence en éléments nutritifs soit à l'origine de cette plus faible croissance cambiale.

En forêt marécageuse, les valeurs obtenues sont très proches de celles mesurées précédemment dans la même forêt (Migeot, 2010). Les accroissements en diamètres sont plus importants dans la station FMO que dans la station FMS. Ces stations manifestent des différences en termes de salinité et également de fertilité. Dans FMS, la salinité est toujours 2 à 3 fois plus élevée que dans FMO et atteint des valeurs supérieures à 20 g l⁻¹ décrites comme limitantes pour la croissance de *P. officinalis* (Rivera-Ocasio et al., 2007; Dulorme et al., 2010). Par ailleurs, la quantité plus faible de P₂O₅ dans le sol de la station FMS peut également expliquer en partie les accroissements plus faibles dans cette station. La présence de lianes n'a pas été évaluée, mais elles ont paru plus abondantes dans FMS que dans FMO, ce qui est vraisemblablement lié à une plus grande ouverture du couvert forestier. Or, d'une manière générale, en forêt tropicale, la présence de liane est un facteur qui limite la croissance des arbres (Van Der Heijden and Phillips, 2009). Aussi, les causes des faibles accroissements mesurés dans FMS sont nombreuses, mais le stress salin semble être le facteur le plus limitant.

4.2.2 Différences spécifiques d'accroissement

D'une manière générale, les conditions environnementales déterminent l'expression des capacités de production propres à chaque espèce. Le choix des stations MAO et MAS avait pour but d'observer le comportement des trois espèces majeures de palétuviers des Antilles placées dans des conditions stationnelles identiques. Or ces trois espèces n'ont pas eu les mêmes réponses d'accroissement et de production de litière (Figure 48 et Figure 56). Ces différences sont à relier avec l'existence de conditions optimales de croissance propres à chaque espèce (Ball, 1988).

Si l'on émet l'hypothèse que, dans MAO, la ressource en éléments minéraux est peu limitante, les différences de croissance entre espèces sur cette station doivent être liées aux différentes tolé-

rances physiologiques aux stress autres environnementaux potentiels (salinité, hypoxie) (Ball, 1988). Il a été décrit qu'*A. germinans* est plus sensible que *R. mangle* aux fortes inondations ou aux potentiels RedOx trop négatifs (McKee, 1993; Pezeshki et al., 1997), et que *L. racemosa* est sensible aux fortes salinités (Imbert et al., 2000b; Sobrado, 2005). Dans MAO, la croissance d'*A. germinans* a dû être limitée par le niveau d'eau important au cours de la saison des pluies, tandis que celle de *L. racemosa* a été limitée par la salinité élevée sur la station.

Par ailleurs, la compétition entre espèce peut également moduler les capacités de croissance des différentes espèces. En Australie, il a été montré qu'une autre espèce du genre *Avicennia* (*A. marina*) était particulièrement sensible à la compétition (Clarke and Myerscough, 1993) et, dans une expérience en conditions contrôlées, il a été montré que *L. racemosa* développait des taux de croissance plus élevés en mélange avec *R. mangle* plutôt qu'en conditions monospécifiques (Cardona-Olarte et al., 2006). Ainsi, dans MAO, la croissance d'*A. germinans* a dû être limitée par l'inondation à laquelle a pu s'ajouter un effet négatif lié à la compétition avec les autres espèces. En revanche, l'impact négatif de la salinité sur la croissance de *L. racemosa* pourrait être partiellement compensé par un effet positif lié à la compétition. Aussi, dans MAO, les tolérances des différentes espèces et l'effet de la compétition entre espèce peuvent expliquer les accroissements moyens des différentes espèces.

Dans MAS les stress liés à la salinité et l'inondation sont moindres et ne discriminent, ni ne favorisent, aucune espèce. En revanche, les sols peu fertiles constituent certainement le facteur limitant et entraînent une contrainte équivalente pour l'ensemble des espèces.

4.2.3 Variabilité spatiale de la production de litière

Dans la canopée, les feuilles sont produites, vieillissent puis tombent. Ces processus déterminent la surface foliaire de la canopée qui, en retour, détermine l'assimilation en carbone. Lorsque l'écosystème est à l'équilibre, il a été supposé que la production de biomasse était égale à la production de litière (Bray et al., 1964). Récemment, il a été confirmé que la production de litière permettait une bonne estimation ($r = 0,83$) de la production primaire de l'écosystème (Malhi et al., 2011).

A l'échelle des forêts côtières inondables du Bassin caribéen et du Golf du Mexique, même si les méthodes d'estimation de production de litière peuvent être assez différentes d'une étude à

l'autre, les valeurs données par la littérature varient de 1,3 à 16 t ha⁻¹ an⁻¹ mais restent bien centrées autour de 9,7 t ha⁻¹ an⁻¹ (coefficient de variation de 30 %, Table 23). A l'échelle des mangroves de l'ensemble de la zone tropicale, une valeur de 9,1 t ha⁻¹ an⁻¹ est donnée par Twilley (1992) dans le cadre d'une large revue de la littérature.

En mangrove, les stations sélectionnées représentent les deux extrêmes de la gamme de valeurs de production de litière observée dans les Caraïbes et le Golf du Mexique. Le peuplement de la station MAO est particulièrement productif (12,4 t ha⁻¹ an⁻¹) en raison de la très forte production de *R. mangle*. Une telle production est uniquement surpassée dans la littérature par des stations monospécifiques côtières ou rivulaires à *R. mangle* (Saenger and Snedaker, 1993; Coronado-Molina et al., 2012). Les stations MAS et TAS ont des productions faibles, du même ordre de grandeur que des stations de mangrove respectivement arbustive mixte et monospécifique à *A. germinans* (Twilley et al., 1986; Castaneda-Moya et al., 2011). Le positionnement des stations dans leur contexte hydrologique peut en partie expliquer ces différences.

Dans des mangroves de type « bassin » en Floride et à Porto Rico, il a été mis en évidence que la production de litière diminuait lorsque la salinité du sédiment augmentait (Cintrón et al., 1978; Twilley et al., 1986; Day Jr et al., 1996). Dans les deux stations étudiées qui relèvent de ce type de mangrove, ceci se vérifie puisque la production de litière dans MAO (salinité de 49,9 g l⁻¹) est bien supérieure à celle de TAS (72 g l⁻¹). Cependant, le site le moins salé (MAS : 32,2 g l⁻¹) n'est pas non plus le site le plus productif. Ceci peut être dû au fait que MAS n'est pas une mangrove de type « bassin » au sens strict mais un peuplement arbustif plurispécifique proche du bord de mer. Dans les autres études citées précédemment, les salinités plus élevées étaient également associées à une diminution de paramètres structuraux de la végétation (densité d'arbre, surface terrière et hauteur du peuplement). Comme observé dans la littérature, notre étude montre que plus la surface terrière d'une station est élevée, plus la station produit des quantités de litière importante. Aussi, cela suggère que les facteurs environnementaux qui limitent le développement de la surface terrière et de la croissance en diamètre, telles que les faibles ressources en nutriments (phosphore, potassium) relevées dans MAS, entrent aussi en jeu pour expliquer la faible production de litière (Boto and Wellington, 1983; Feller, 1995).

A l'échelle de l'ensemble des stations étudiées, la production de litière de feuille représente environ 70 % de la litière totale ce qui est proche de la valeur moyenne mondiale proposée par Meen-

temeyer et al. (1982). En mangrove, la proportion de feuille dans la litière totale (proche de 80 %) est toujours plus élevée qu'en forêt marécageuse (proche de 60 %). En effet, en mangrove où le milieu est plus salé, l'élimination des feuilles sénescentes constitue une stratégie pour éliminer une partie des sels en excès dans l'organisme (Aziz and Khan, 2001b).

En forêt marécageuse, la station la plus salée (FMS) est celle qui produit le moins de litière. Cette observation confirme les résultats obtenus dans une forêt marécageuse à Porto Rico (Eusse and Aide, 1999). La différence de salinité entre les deux stations suivies ($\Delta=15 \text{ g l}^{-1}$) est certainement suffisamment importante pour qu'un effet de la salinité soit visible. En effet, dans cette même forêt, en considérant des différences de salinité entre stations plus faibles ($\Delta=5 \text{ g l}^{-1}$), les différences de production de litière n'ont pas toujours été significatives (Migeot and Imbert, 2012). Ces mêmes auteurs suggèrent que la salinité n'est pas le seul facteur pouvant influencer la production de litière en forêt marécageuse et que la hauteur d'eau peut également avoir une influence, les stations les plus inondées étant les plus productives. Dans le cadre de notre étude les deux stations des niveaux d'inondation comparables.

Table 23. Comparaison de la production de litière mesurée dans les stations de cette étude avec celle d'autres formations de mangrove et de forêts marécageuses de la Caraïbe et du Golf du Mexique.

Lieu	Type de forêt, espèces	Compartment de litière (t ha ⁻¹ an ⁻¹)					Référence	
		g l ⁻¹	Feuilles et stipules	Organes reproducteurs	Bois et divers	Total		
Mangrove	C. rivulaire, <i>Rm</i>	25				12,8	Coronado-Molina et al. (2012)	
	C. côtière, <i>Ag, Rm</i>	45				9,7		
	C. interne, <i>Ag</i>	70				5,2		
	C. côtière, <i>Ag, Rm</i>		10,1		1	11,2	Coronado-Molina (2000)	
	C. interne, <i>Ag, Rm</i>		4,8		0,5	5,4		
	C. interne, <i>Ag, Rm</i>	50				3,9	Day Jr et al. (1996)	
	C. arbustive, <i>Ag</i>	70				3		
	C. interne, <i>Ag, Rm</i>	75				4,1		
	Mexique	C. rivulaire, <i>Lr</i>	25	9,8			11	Flores-Verdugo et al. (1987)
		C. côtière, <i>Rm</i>	0-27	7,8	2,2	1,1	11,2	Aké-Castillo et al. (2006)
		C. interne, <i>Ag, Lr, Rm</i>		6,6	0,6		9	Rico-Gray & Lot (1983)
		C. interne, <i>Ag, Rm</i>	32	6,3		2,6	8,9	Utrera-Lopez & Moreno-Casasola (2008)
		C. interne, <i>Ag, Lr, Rm</i>	21	7,9		0,8	9,7	
		C. rivulaire, <i>Rm</i>	6	8,2		5,3	13,5	
		C. côtière, <i>Rm</i>	27	4,5		1,9	6,9	
	Floride	C. arbustive, <i>Rm</i>	12				2,5	Coronado-Molina et al. (2012)
		C. côtière, <i>Ag, Rm</i>	24				9,1	
		C. interne, <i>Ag, Rm</i>	27				6,5	
C. interne, <i>Ag, Lr, Rm</i>		42	5,7	1,8		7,5	Twilley et al. (1986)	
C. interne, <i>Ag</i>		72	2,1	1,4		3,5		
Porto Rico						9,8	Pool et al. (1975)	
Guadeloupe	<i>MAO, Ag, Lr, Rm</i>	50	8,9	1,7	1,8	12,4	Cette étude	
	<i>MAS, Ag, Lr, Rm</i>	32	4,7	0,3	0,3	5,3		
	<i>TAS, Ag</i>	71	4,1	0,6	0,7	5,5		
Forêt marécageuse	Rivulaire, <i>Po</i>	4				14,1	Alvarez-Lopez (1990)	
	C. interne, <i>Po</i>	1,5				11,9		
	C. interne, <i>Po</i>	3				8,7		
	Porto Rico	C. interne, <i>Po</i>	11,5	4,6	0,2		9,8	Eusse & Aide (1999)
		C. interne, <i>Po</i>	9,7	4,1	0,2		12	
		Ecotone mangrove, <i>Po, Lr</i>	15,1	1,8	0		13,8	
	Guadeloupe	Plaine inondable, <i>Po</i>	7	7,3	1,9	2,7	13	Migeot & Imbert (2012)
		Plaine inondable, <i>Po</i>	4	7,1	1,8	2,9	14	
		Plaine inondable, <i>Po</i>	6	2,7	0,5	2,6	10	
			<i>FMO, Po</i>		7,1	2,5	3,9	13,4
		<i>FMS, Po</i>		5,4	1,0	1,9	8,2	

4.3 Variations saisonnières de la productivité en forêt côtière inondable

4.3.1 L'accroissement cambial est bien expliqué par les paramètres climatiques

L'accroissement cambial n'a pas été linéaire au cours de la période de suivi et chaque espèce a montré une rythmicité de croissance (Figure 50). Nos résultats s'accordent avec des observations obtenues dans des contextes saisonniers marqués dans les mêmes écosystèmes (Imbert and Ménard, 1997; Cadamuro, 1999; Migeot, 2010) et dans d'autres forêts tropicales (Bullock, 1997; Worbes, 1999; Schöngart et al., 2002; Stahl, 2010). Les accroissements ont été maximums pendant les périodes pluvieuses et minimums pendant les périodes sèches. Dans les Antilles, les saisons des pluies apportent de nombreuses dépressions tropicales d'intensité variables pouvant atteindre le stade de cyclone. Les effets d'un cyclone peuvent alors être dévastateurs sur la végétation (perte de feuilles, de branches, chablis) et avoir des effets négatifs sur la croissance (Imbert et al., 1996; Sherman et al., 2001). Au cours de notre période de suivi les dépressions tropicales n'ont pas été suffisamment importantes pour limiter la croissance des arbres suivis, et ont, au contraire, favorisé leur croissance. Ce contexte météorologique a également permis d'étudier le rythme de production de litière en l'absence de perturbation majeure. Les résultats ont montré que la production de litière avait été constante dans le temps.

Cette partie (i) relativise la qualité des modèles reliant accroissement et variables environnementales élaborées par rapport à une autre étude ayant adopté la même démarche, (ii) propose des mécanismes expliquant les liens entre accroissement et précipitations, (iii) entre accroissement et les autres variables environnementales d'intérêt, (iv) explicite les déterminants de la production de litière en forêt côtière inondable et (v) met en relation les deux compartiments de la production primaire évalués (accroissement cambial et production de litière) afin d'évoquer les stratégies d'allocation en carbone des espèces étudiées.

4.3.1.1 Les précipitations, meilleure variable explicative des accroissements

A l'échelle de l'ensemble des forêts côtières inondables, les descripteurs climatiques (précipitations et vent) permettent d'expliquer 21 % de l'accroissement cambial. Cette proportion peut être

comparée avec les 7,2 % de variance de l'accroissement expliquée par les variables environnementales en forêt guyanaise (Wagner et al., 2012). Dans ce modèle guyanais, la disponibilité de l'eau dans le sol, la température minimum journalière et le rayonnement étaient les variables retenues suivant la même démarche de recherche du meilleur modèle. La meilleure explicativité du modèle d'accroissement pour les forêts côtières inondables est à relier avec le fait qu'elles contiennent moins d'espèces différentes (4 contre 54 dans le travail de Wagner et al.) et donc moins de diversité potentielle de réponses aux stress environnementaux. Par ailleurs, malgré les fortes hétérogénéités édaphiques de la zone, la croissance des arbres répond de manière plus homogène qu'en forêt guyanaise. Le fait que l'ensemble de la zone soit salée explique probablement l'homogénéité de l'effet des précipitations sur l'accroissement. Aussi, dans le contexte des forêts côtières inondables, renseigner l'espèce et la station permet d'affiner considérablement le modèle d'accroissement en augmentant de 31 % l'explication de la variance. Le modèle d'accroissement à l'échelle des forêts côtières inondables apparaît comme un bon modèle : la station, l'espèce et les variables climatiques permettent d'expliquer plus de la moitié de l'accroissement (52 %).

Dans toutes les stations d'étude, l'accroissement cambial a été significativement corrélé avec les précipitations du dernier mois (Figure 46 et corrélations univariées présentées en annexes pxviii). Si cette relation est robuste dans notre contexte, il faut cependant noter que dans des régions à forte saisonnalité, la mesure de diamètre peut être biaisée, notamment à cause de la baisse de l'humidité de l'air et de la rétractation de l'écorce en saison sèche (Baker et al., 2002). Il a été montré que ces variations pouvaient être du même ordre de grandeur que la croissance cambiale et pouvaient donc la masquer (Stahl et al., 2010). Dans le cadre de cette étude, l'effet potentiel de la rétractation de l'écorce n'a pas pu être évalué. Cependant, les variations d'humidité relative ont été relativement faibles (coefficient de variation sur les humidités relatives mesurées à midi en plein air : 14 %) et les espèces étudiées avaient des épaisseurs d'écorce plutôt faibles (< 2 mm selon Yanez-Espinoza et al. (2008)) comparées à celles étudiées par Stahl et al. (2010) qui allaient jusqu'à 18 mm. Aussi, le biais sur la mesure des incréments de diamètre a été jugé négligeable.

De la même manière qu'en Martinique (Imbert and Ménard, 1997), un minimum de 100 mm de précipitation par mois semble nécessaire pour assurer une croissance en diamètre supérieure à 1 mm mois⁻¹. Au-delà de 150 mm de précipitation, la croissance est très variable d'autres facteurs

devenant limitants. Par exemple, de trop fortes précipitations sont généralement liées à une diminution de la durée d'ensoleillement (données mensuelles, Fisher ; $p < 0,001$) et donc une baisse de disponibilité en énergie lumineuse pour l'assimilation en carbone.

L'augmentation de la croissance dans les périodes pluvieuses peut être due à une diminution des conditions de sécheresse édaphique (remontée de la teneur en eau, dilution des fortes salinités) mais aussi à la remobilisation d'éléments minéraux (Migeot, 2010). En effet, dans ces milieux où les sols sont pauvres en nutriment, les périodes sèches permettent d'accélérer la dégradation de la litière et la minéralisation de la matière organique. Au moment du retour des pluies ces éléments minéraux récemment créés sont dispersés dans l'ensemble de la zone, assimilés par les plantes et permettent leur croissance (Roy and Singh, 1995).

Cependant, toutes les stations et toutes les espèces ne répondent pas de la même manière à l'augmentation des précipitations. Par exemple, pour *A. germinans* et *P. officinalis*, les fortes précipitations des mois de mai 2012 n'ont pas eu autant d'effet sur la croissance que les précipitations intervenues aux mois de septembre et octobre 2011 et 2012 (Figure 50). Pour ces espèces, le moment où interviennent les précipitations est à replacer dans un contexte saisonnier plus large : au mois de mai 2012, en sortie de période sèche, ces espèces n'ont pu relancer immédiatement leur croissance, le retour au niveau de croissance de la saison des pluies précédente nécessitant alors un certain temps. De la même manière, lors des mois pluvieux (précipitations > 100 mm) qui ont suivi la courte, mais intense, saison sèche de juin 2012, la croissance n'a pas repris dans la station MAS pour *L. racemosa* et *R. mangle* ($< 0,08$ mm mois⁻¹). Même lors du mois précédent la mesure d'accroissement d'Octobre 2012 où les précipitations ont été intenses (316 mm) les accroissements ont été très faibles. Ceci témoigne fort impact de la saison sèche sur la croissance chez ces deux espèces dans cette station. Pourtant, le premier semestre de l'année 2012 n'a pas été particulièrement sec (13^{ème} premier semestre le plus pluvieux sur les 62 dernières années). Aussi, une année moyennement sèche affecte à moyen terme la croissance des individus dans la station de mangrove arbustive. La différence de croissance entre les périodes pluvieuses encadrant une saison sèche peut être due à la fertilité du sol, mais aussi aux variations plus importantes de la salinité dans MAS par rapport à MAO. En effet, d'une manière générale, la salinité est plus faible dans MAS par rapport à MAO mais lors des périodes sèches de 2012 l'amplitude d'augmentation de la salinité a été plus importante dans MAS. Dans cette même station, les es-

pèces les plus sensibles au stress salin (*L. racemosa* et *R. mangle*) sont moins acclimatées aux salinités élevées que dans MAO, et il est possible que l'effet d'une salinité ponctuellement élevée ait des conséquences importantes sur leur capacité à retrouver une croissance élevée dès le retour des pluies. Par ailleurs, le profil particulier de variation de la salinité en 2012, avec deux périodes salées plutôt qu'une seule, a pu affecter le fonctionnement de ces espèces.

Ces résultats de suivi de croissance permettent également de mieux comprendre la différence de structure forestière entre les deux stations de mangrove mixte. Les différences de surface terrière sont dues (i) à des différences d'accroissement cambial au moment de la saison des pluies et (ii) à des capacités de retour à des croissances élevées dès le retour des pluies, plutôt qu'à des différences de résistance (maintien d'une croissance) au moment de la saison sèche.

4.3.1.2 Les autres variables explicatives de l'accroissement cambial

L'effet de la vitesse du vent sur les accroissements en diamètre à l'échelle des forêts côtières inondables peut surprendre car aucune dépression tropicale n'a eu d'effet dévastateur sur les peuplements durant le suivi. La vitesse du vent est en fait liée avec le régime des alizés au moment de la saison sèche : les vents sont plus constants qu'en saison des pluies et ne dépassent pas 36 km h⁻¹ de moyenne horaire. Le vent diminue la couche limite au niveau des feuilles et augmente la conductance hydraulique de la feuille. Les conditions de sécheresse atmosphérique sont augmentées et peuvent renforcer le stress hydrique, notamment au niveau des stomates (Meinzer et al., 1993). Cet effet semble particulièrement fort pour *A. germinans* pour laquelle le vent est l'une des variables environnementales explicatives dans les modèles d'accroissement des stations MAO et TAS. Un effet du même type se confirme, dans la station MAO, pour les trois espèces où les variations d'accroissement sont bien expliquées par les variations d'humidités atmosphériques minimum et maximum journalières. Lorsque l'heure la plus sèche ou la plus humide de la journée devient de plus en plus sèche, les accroissements diminuent (Table 15). Cet effet a déjà été suspecté pour *P. officinalis* pour expliquer les faibles accroissements en saison sèche malgré les niveaux d'eau élevés (Migeot, 2010). En ce qui concerne cette espèce, la vitesse du vent n'apparaît pas comme une variable explicative dans les meilleurs modèles d'accroissement des stations FMO et FMS. Cependant, des relations significatives ont été établies entre l'accroissement cambial et les minima et maxima d'humidité journalière (table des corrélations en annexe, pxviii).

Ceci confirmerait que des conditions de sécheresse atmosphérique peuvent être à l'origine d'une baisse de croissance dans les peuplements de forêt marécageuse, mais aussi en mangrove.

A l'échelle de la station - espèce, les variables environnementales utilisées permettent d'expliquer entre 12 et 60 % de l'accroissement cambial et apparaissent comme étant très variées selon la station et selon l'espèce. Par rapport au modèle obtenu à l'échelle de toutes les stations – espèces, les modèles obtenus pour chacune d'entre elles ne donnent pas une place très importante aux variables édaphiques. Ceci rejette l'hypothèse que les conditions édaphiques détermineraient plus la croissance que les conditions climatiques. Par exemple, la salinité du sol est particulièrement absente des variables retenues dans les modèles d'accroissement pour chacune des stations - espèces. La salinité n'intervient que pour les deux espèces *a priori* les plus sensibles à la salinité (*P. officinalis* dans FMO et *L. racemosa* dans les deux stations de mangrove mixte) mais ne semble pas réguler les accroissements d'*A. germinans* et de *R. mangle*.

Aussi, il semble possible de développer une approche de modélisation de la croissance des peuplements basée essentiellement sur les variables climatiques et sur les variations de hauteur de nappe, les autres variables environnementales étant peu explicatives.

4.3.2 La production de litière est expliquée par les paramètres édaphiques

La production de litière dépend fortement de la station et de l'espèce ; à l'échelle du secteur d'étude, aucun pattern général de production en fonction du temps ne s'est dessiné (Figure 57). Le fort effet « station » sous entend que les paramètres édaphiques ont une part importante dans la régulation de la production de litière. Ceci est confirmé à l'échelle de chaque station – espèce lors de l'analyse de l'effet « session » : les proportions de variance expliquées par les variables édaphiques sont plus importantes que celles expliquées par les variables climatiques.

D'une manière générale deux hypothèses peuvent être mobilisées pour expliquer la production de litière : (i) elle peut correspondre au renouvellement des feuilles en début de période de croissance, ou (ii) correspondre à une perte de feuille lors de période de stress.

Dans les deux stations de mangrove mixte, les variables environnementales n'ont pas le même poids pour expliquer la production de litière : dans MAO elles permettent d'en expliquer entre 15 et 48 % alors que, dans MAS, elles ne permettent pas d'en expliquer plus de 9,6 %. Les espèces n'ont pas eu leurs pics de production de litière de manière synchrone : la production de litière

d'*A. germinans* et de *R. mangle* est plus importante en période pluvieuse alors que celle de *L. racemosa* augmente au cours des périodes sèches (Figure 57). *L. racemosa* produit par exemple beaucoup de litière en avril 2012 alors qu'à la même période la production de litière chez les deux autres espèces est minimale. Les pics de production de litière d'*A. germinans* et *R. mangle* interviennent juste après la première période sèche de 2012 et peuvent s'interpréter comme un renouvellement des feuilles pour maximiser la croissance pour la période pluvieuse (Flores de Verdugo et al., 1987; Day Jr et al., 1996), le stress mécanique imposé par les précipitations sur des feuilles (Migeot and Imbert, 2012) affaiblies par la saison sèche pouvant également favoriser leur chute. Les pics de production de litière de *L. racemosa* peuvent s'interpréter comme une défoliation lors des périodes sèches pour éviter le stress hydrique et éliminer une partie du sel en excès (Day Jr et al., 1996; Biebel & Kinzel (1965) in Cram et al., 2002; Lugo et al., 2007b).

En forêt marécageuse la production de litière est bien expliquée par la variation des paramètres environnementaux (environ 70 % pour FMO et FMS). Dans FMO, *P. officinalis* augmente sa production de litière en saison sèche et dans quelques conditions de saison des pluies. Une augmentation de la production de litière au moment de la saison sèche a déjà été documenté dans cette forêt (Migeot and Imbert, 2012) et dans une expérience en conditions contrôlées, une perte de surface foliaire dans des traitements plus salés a déjà été décrite (Dulorme et al., 2010). Aussi peut on faire l'hypothèse que lors des mois de saison sèche, avec les salinités les plus élevées, l'augmentation de la production de litière permet une diminution de sa surface foliaire afin d'éviter le stress hydrique. Une hypothèse complémentaire pourrait être que l'allocation des ressources *P. officinalis* pendant les mois secs irait préférentiellement vers la production de nouvelles feuilles pour remplacer les anciennes et « préparer » le saison de croissance à venir, de la même manière que cela a pu être observé pour les forêts de Guyane pendant la saison sèche (Wagner et al., 2013). Dans FMS, la production de litière est plus importante lors des mois pluvieux Ceci peut également s'expliquer par un renouvellement des feuilles pour favoriser la croissance mais aussi par le stress mécanique exercé par la pluie sur les feuilles et qui favorise leur chute, comme par exemple lors de passage de dépression tropicale (Migeot and Imbert, 2012). Les deux stations de forêt marécageuse étudiées présentent donc deux réponses différentes à la saisonnalité (Figure 57). Les réponses de la station FMO sont conformes aux résultats obtenus par Migeot et Imbert (2012) à l'échelle de l'ensemble du massif forestier de Golconde. La station

FMS présente, quant à elle, une réponse originale certainement liée à sa situation particulière à la limite des conditions de tolérance de *P. officinalis*.

Si, à l'échelle de l'ensemble des peuplements étudiés, la production de litière de feuille n'a pu être reliée aux variations environnementales cela peut être parce qu'elle dépend de variables non mesurées (photopériode, position du soleil), de régulations internes à l'échelle de l'organisme ou de la population (contraintes phylogénétique, chronobiologie) ou encore d'évènements phénologiques tels que les productions ou abscission des feuilles, fleurs ou propagules (Gill and Tomlinson, 1971; Migeot and Imbert, 2012).

4.3.3 Des stratégies spécifiques d'allocation des ressources

Deux types de relation entre production de litière de feuilles et accroissement cambial ont été observés. Pour *P. officinalis*, *R. mangle*, l'accroissement est faible au moment où la production de litière est importante, tandis que pour *A. germinans*, l'accroissement et la production de litière sont corrélés positivement. Pour *L. racemosa*, la relation entre l'accroissement et la production de litière change en fonction de la station.

Les réponses de *P. officinalis* et de *R. mangle* peuvent venir d'un pattern différentiel d'allocation des ressources dans le temps (production alternative de bois et de feuilles) comme cela a pu être observé en forêt guyanaise (Stahl, 2010; Wagner et al., 2013). En effet, il a été montré que la production de tissus non ligneux ne diminuait pas significativement les stocks de carbohydrates (Wurth et al., 2005) contrairement à la production de tronc (Kozłowski, 1992). Aussi, au moment où la croissance est contrainte par le stress hydrique, il pourrait être rentable d'investir dans les organes photosynthétiques pour « préparer » la prochaine saison de croissance. Ces réponses peuvent aussi être expliquée par l'effet des dépressions tropicales (vents et précipitations) car elles favorisent la chute de feuilles mûres et sénescentes au cours des mois où la croissance est la plus importante.

Le comportement inverse d'*A. germinans* correspond à une synchronisation de ses productions ligneuse, foliaire et reproductive. Lorsque les conditions sont favorables les photoassimilats sont mobilisés pour toutes les productions de l'individu. Le même type de synchronisation a été observé en Martinique chez cette même espèce (Imbert and Ménard, 1997).

La différence de comportement de *L. racemosa* entre les deux stations semble montrer que cette espèce adapte sa stratégie d'allocation des ressources en fonction de son milieu. Dans un milieu stressant ou limitant pour la croissance (MAS), *L. racemosa* profite des périodes peu favorables à la croissance pour renouveler ses feuilles. Dans MAO, qui apparaît comme étant un milieu moins limitant pour cette espèce, elle profite des conditions favorables pour à la fois augmenter en diamètre et renouveler ses feuilles. L'ajustement de stratégie d'allocation au milieu de *L. racemosa* est original et illustre bien le caractère opportuniste de cette espèce, qui parvient à se développer et se reproduire même dans les milieux les plus contraignants comme dans TAS.

Ces relations entre accroissement et production de litière sont toutefois à relativiser par le faible nombre de suivis communs des deux paramètres de production ($n=8$) et qui ne couvrent pas une année complète (230 jours).

4.4 Dynamique de la végétation dans les stations étudiées

Après avoir confronté les résultats concernant la structure de la végétation et la croissance des arbres avec les conditions édaphiques des stations, cette partie propose de donner une dynamique de la végétation sur chaque station en en mettant en relation les données discutées précédemment : structure des peuplements, croissance des arbres et dynamique des populations de plantule.

4.4.1 Dynamiques de la végétation dans les stations de mangrove

Dans MAO, les fortes densités de plantules et de juvéniles de *R. mangle* associées aux mortalités élevées chez les arbres adultes des autres espèces conduisent à penser que la dynamique de cette station mène vers un peuplement à *R. mangle*, où subsisteraient à terme que quelques *A. germinans*. Les données d'accroissement relatif en diamètre (cf. p139) confirment cette interprétation. La population adulte de *L. racemosa* présente les plus forts diamètres, mais l'on peut noter de faibles croissances relatives et une faible densité de juvéniles en dépit de l'abondance de plantules. La proportion importante de tiges mortes montre que la population de *L. racemosa* a du mal à se maintenir, certainement à cause de la salinité élevée de la station. Les projections climatiques qui prévoient une accélération de l'augmentation du niveau de la mer donnent à penser que ces changements de végétation devraient être précipités par une augmentation du stress hypoxique qui défavorise les autres espèces que *R. mangle*. Cependant, les projections climatiques annon-

cent aussi une relative « aridification » du climat des Antilles ce qui pourrait se traduire par des salinités plus élevées maintenant, pour un temps, la compétitivité d'*A. germinans* sur les micro sites les moins inondables.

La station MAS est peuplée par des *A. germinans* de forts diamètres et des *R. mangle* et *L. racemosa* plus petits. Toutes les espèces ont cependant des croissances équivalentes. La proportion de tiges mortes de *L. racemosa* est 9 fois plus élevée que celle de *R. mangle* et représente 42 % de la population adulte de *L. racemosa*. Malgré une croissance équivalente à celle des autres espèces, la population de *L. racemosa* est certainement soumise à un stress lié à la salinité élevée du milieu et/ou aux faibles teneurs en éléments minéraux. Le taux de croissance relatif de *R. mangle* est le plus élevé, sa régénération est très abondante et son taux de mortalité juvénile reste faible grâce aux réserves importantes de l'hypocotyle. Aujourd'hui, cette espèce ne domine pas MAS en termes de surface terrière, mais tous les paramètres indiquent qu'elle devrait pouvoir devenir l'espèce dominante, dans la perspective d'une élévation du niveau de la mer.

La dynamique des deux stations de mangrove mixte semble conduire à une dominance de la population de *R. mangle* sur celles les deux autres espèces. Cependant, à plus long terme, l'établissement de cette dominance est à relativiser en considérant les projections climatiques qui prévoient une augmentation du nombre et de l'intensité des sécheresses et des ouragans. Or, lors des passages de cyclones la majorité des individus de *R. mangle* (80 %) meurent directement ou lors des années qui suivent la perturbation alors que les populations d'*A. germinans* et de *L. racemosa* sont plus résistantes et plus résilientes (Imbert et al., 1998). La reconstitution de la population de *R. mangle* se fait donc à partir du stade plantule et met ensuite de nombreuses années pour atteindre la surface terrière d'avant le cyclone (Imbert, 2002).

Dans la station TAS, la régénération est abondante mais peu de plantules semblent pouvoir passer au stade juvénile (rapport juvéniles / plantules = 2,6 %) et la densité de juvénile est inférieure à celle des arbres adultes. Compte tenu des conditions salines particulièrement stressantes, il paraît difficile que les juvéniles assurent à eux seuls le renouvellement des effectifs adultes. Or, en situation de stress, la multiplication végétative contribue pour une part importante au renouvellement des tiges adultes dans cette station. En ce qui concerne *L. racemosa*, il semble peu probable que sa population parvienne à atteindre des diamètres et des hauteurs plus importantes, à moins d'une modification hydrologique majeure qui participe à abaisser la salinité moyenne de la sta-

tion. L'augmentation des apports en eau de mer (moins salée que la station) due à la hausse du niveau marin pourrait constituer une telle modification hydrologique. Des recherches sur le fonctionnement physiologique des juvéniles de *L. racemosa* permettrait de mieux comprendre les mécanismes de maintien de cette population dans un milieu aussi contraint. Pour expliquer cette observation différentes hypothèses peuvent être posées :

- (i) pour des individus de petites dimensions, *L. racemosa* développe des mécanismes performants de résistance à la salinité
- (ii) les individus parviennent à exploiter une niche écologique moins stressante que celle mesurée lors de la caractérisation des conditions physico chimique (e.g. des poches d'eau ou des périodes de temps peu salées (Orcutt and Nielsen, 2000)).

Le chapitre V (p233) proposera un protocole pour répondre à la seconde hypothèse.

4.4.2 Dynamique de la végétation dans les stations de forêt marécageuse

En forêt marécageuse toutes les classes de diamètre jusqu'à la classe de diamètre maximum sont bien représentées. Dans les deux stations, les mortalités les plus importantes sont observées pour les faibles classes de diamètre. Cette mortalité peut être due à une accessibilité à la lumière moins grande pour les petits diamètres, ce qui a pour effet de réduire la croissance et les capacités de survie de l'individu. De prime abord la structure de FMS pourrait faire penser à un peuplement en régénération dont la dynamique devrait tendre vers la structure de FMO. Cependant, selon Migeot (2010), les peuplements de type FMS sont également constitués par des individus âgés qui ne sont pas plus hauts que d'autres individus de plus faible diamètre. Cette hypothèse est confirmée par les faibles croissances mesurées dans le cadre de cette étude. Ceci voudrait dire que la structure du peuplement de la station FMS est déjà limitée par les facteurs environnementaux et non pas par son âge (Lescure, 1980). En effet, au contraire des peuplements de mangrove dont la structure est fortement influencée par les ouragans (Imbert, 2002), *P. officinalis* possède une forte capacité à réitérer son architecture même après une destruction complète de son houppier. Alors que dans FMO, les juvéniles sont deux fois plus nombreux que les arbres adultes, dans la station FMS, la densité de juvéniles est 70 % plus faible que la densité des adultes. Ceci est d'une part dû à la faible densité de plantules et d'autre part dû au faible taux de succès de passage du stade plantule au stade juvénile. Les juvéniles de *P. officinalis* peuvent attendre un certain temps qu'un

chablis ou une éclaircie de la canopée leur fournisse la quantité de lumière nécessaire pour poursuivre leur croissance jusqu'au stade adulte. Mais, sur le long terme, en l'absence d'ouverture, la faible luminosité du sous-bois provoque la mort des juvéniles. Dans FMS la sélection qui s'opère lors du passage du stade plantule au stade juvénile ne conserve que des juvéniles qui seront, par la suite, capable d'atteindre le stade adulte. Dans FMO le passage du stade plantule au stade juvénile est moins contraint (certainement à cause des salinités plus faibles) mais le processus de passage du stade juvénile au stade adulte est très sélectif. Cela explique bien l'absence de sous bois caractéristique de la forêt marécageuse.

En l'absence de modification hydrologique majeure ou d'introduction d'une espèce exotique envahissante, il semble peu probable que *P. officinalis* perde la dominance qu'il exerce sur ces stations. Etant admis que ce sont les facteurs édaphiques qui limitent la croissance des individus et déterminent la structure des peuplements, il semble que ces stations conserveront leurs structures actuelles. Néanmoins, l'augmentation du niveau de la mer prédite dans le cadre du changement climatique, devrait certainement entraîner une augmentation de la salinité en forêt marécageuse. En lisière avec la mangrove (cas de la station FMS), on peut s'attendre à un dépérissement accéléré de la population de *P. officinalis* et son remplacement par des espèces de palétuviers (*L. racemosa*, *R. mangle*). Plus en amont (cas de la station FMO), l'augmentation de la salinité devrait limiter la croissance des peuplements pour, à long terme, modifier la structure du peuplement (diminution de la hauteur, des diamètres, augmentation du nombre de tiges, baisse de la surface terrière et de la biomasse).

5 Conclusion du chapitre 3

La composition des peuplements étudiés est étroitement liée à la salinité moyenne des stations. En dessous de 20 g l^{-1} , l'espace côtier inondable est occupé par la forêt marécageuse, et, au-delà de cette salinité, par la mangrove. Cette étude a permis d'élargir, par rapport à la littérature existante, la gamme de salinité tolérée par *P. officinalis*. Au sein de ces deux écosystèmes, la salinité est également à l'origine de structures de végétation différentes. Lorsque la salinité est élevée le diamètre et la hauteur des tiges diminuent, et, à l'échelle des stations, la surface terrière et la biomasse diminuent. La salinité à elle seule ne permet cependant pas d'expliquer toute la diversité des structures de végétation et la fertilité du sol apparaît comme un paramètre important à prendre en compte. En forêt marécageuse, la station FMS est, à ce jour, la station monospécifique à *P. officinalis* la plus salée qui a été étudiée.

La distribution en classes de diamètre, les données sur les stades juvéniles de plantules (habituellement peu étudiés sur le terrain) et sur la dynamique de population permettent d'avoir une vue globale de la dynamique de végétation dans les stations. En forêt marécageuse, les peuplements semblent matures. En mangrove, les différentes stations ont toutes une dynamique qui leur est propre définie par leur sensibilité aux cyclones, leur potentiel de croissance ou encore leur capacité de réitération. Dans les stations de mangrove plurispécifiques *R. mangle* tend à dominer les peuplements et ce phénomène devrait se renforcer avec l'accélération de l'élévation du niveau marin.

Le suivi des diamètres a permis de mettre en évidence que les différences de structure de végétation sont liées au potentiel de croissance de chaque station. L'accroissement en diamètre, qui représente le stockage du carbone dans le bois, a pu être modélisé de manière efficace à l'échelle de l'ensemble des stations en fonction des précipitations et de la vitesse du vent. Contrairement à notre hypothèse de départ, les descripteurs météorologiques se sont avérés plus efficaces que les paramètres édaphiques pour modéliser les accroissements mensuels en diamètre. La baisse saisonnière des précipitations entraîne des sécheresses aux niveaux édaphique et atmosphérique qui sont à l'origine d'une baisse de stockage de carbone dans le bois.

Si une réponse globale de l'accroissement a pu être identifiée pour l'ensemble des forêts côtières inondables, la production de litière a, en revanche, répondu aux variations environnementales de

manière particulière pour chaque station - espèce. L'hypothèse que les paramètres édaphiques déterminent mieux ce compartiment de production que les paramètres météorologiques est vérifiée. *P. officinalis* a répondu de manière très différente entre les deux stations où il était étudié. Dans la station où la production de litière a été la plus importante, celle-ci a augmenté lorsque le sol était exondé et la salinité élevée ; dans la station la plus salée, la production a suivi un pattern opposé à celui décrit précédemment. De la même manière, les productions de *L. racemosa* et *R. mangle* ont été très différentes dans les deux stations où elles coexistent.

Dans la mangrove arbustive, la production de litière a été très stable dans le temps, reliée à aucun paramètre environnemental en particulier. Dans la mangrove haute, la production de litière a eu tendance à être d'autant plus élevée que le sol était salé et exondé. A l'opposé, *A. germinans* a produit davantage de litière dans les périodes de forte inondation. Des hypothèses sur le déterminisme de la production de litière ont été posées, mais elles nécessiteraient une observation conjointe de la production de feuilles nouvellement émises dans la canopée pour être validées. Or, ce type de données devient de plus en plus facilement accessibles par des approches de télédétection (images MODIS) qui proposent des indices de différents indices de végétation (Justice et al., 1998) pouvant être utilisés dans des modèles d'allocation du carbone (Wagner et al., 2013). Cette étude montre que, en forêt côtière inondable, l'utilisation de la production de litière pour l'estimation de la production primaire nette, telle qu'elle a été proposée par Malhi et al. (2011) pour les forêts tropicales, nécessiterait la déclinaison en sous modèles prenant en compte chaque type de condition stationnelle et de peuplement.

Les projections du changement climatiques (augmentation du niveau marin et augmentation de la fréquence des fortes sécheresses et des ouragans majeurs) sont à même de modifier les dynamiques de végétation et la production primaire de ces stations en modifiant les conditions des milieux. Aussi, un suivi de ces écosystèmes sur le long terme semble nécessaire pour quantifier les évolutions de biomasse (des stocks de C) dans les forêts côtières inondables et pour évaluer leurs capacités d'acclimatation aux modifications de leur environnement.

6 Summary of Chapter 3

Average salinities explained species composition in coastal flooded forests. Stations with average salinities under 20 g l^{-1} host *P. officinalis* swamp forest, stations with more than 20 g l^{-1} consist in mangrove forests. This study expands the range of salinity tolerance for *P. officinalis* swamp forest. For both ecosystems (*P. officinalis* swamp forest and mangrove) salinity impacts vegetation structures. High salinities lead to small and thin stems and to low basal area at the stand level. However salinity alone does not explain the diversity of structure that was observed and soil fertility has to be taken into account. Studied stands appear to be uncommon as compared to literature. This study is a tribute to the description of the diversity of vegetation stands in coastal flooded forest.

In *P. officinalis* swamp forest, tree population seem to be old and mature. In mangrove forests, dynamic of vegetation is linked with hurricane sensitivity, growth potential and capacity of reiteration. In mixed species stands, *R. mangle* tends to dominate.

Differences in vegetation structure are linked with tree growth during the rainy season and not during the dry season. Indeed, diameter growth changes according to seasons and during the dry season diameter increments decrease to zero in all stations. Diameter increments were efficiently modeled with rainfall amounts and wind speed. Contrary to what was expected, edaphic parameters were less efficient than meteorological parameters to model monthly diameter increment. Dry season leads to atmospheric and edaphic drought that both explain decrease in diameter increment. If a model of tree growth at the coastal flooded forest scale could be built based on environmental parameters, it seems not possible to model litter production with the same parameters. Indeed, litter production models remain at the stand level and each stand-species was mostly driven by edaphic parameters. Litter productions of *P. officinalis* were anti correlated in the two studied stands. In the most productive stand, litter production increased when soil salinity was high when, in the less productive stand, litter production decreased. Litter production of *L. racemosa* and *R. mangle* were different in the two mixed species stands. In scrub mangrove litter production was constant over the year and no strong link with environmental parameters was found. In basin mangrove, litter production tended to be high when soils were not flooded and salinities were high. At the opposite, *A. germinans* tended to produce more litter when soils were flooded.

Projections of climate change could change vegetation dynamics and net primary production by disturbing environmental parameters. Thus, long term monitoring plots seem necessary in coastal flooded forests to estimate acclimation processes of these ecosystems and climate change impacts.

CHAPITRE IV :
EFFETS DE LA SAISONNALITE SUR LES PERFORMANCES
ECOPHYSIOLOGIQUES DES ESPECES DE FORETS COTIERES
INONDABLES

1 Introduction

Les forêts côtières inondables sont confrontées à des modifications fréquentes de leur environnement que ce soit à court terme (marées) ou à moyen terme par l'alternance de saisons des pluies et de saisons sèches dans une grande partie du monde tropical. Dans certaines régions où les marées inondent quotidiennement la mangrove, cette alternance de périodes sèches et pluvieuses n'a pas toujours une grande influence sur le fonctionnement des palétuviers (Krauss et al., 2007). En revanche, dans des contextes de faibles amplitudes de marées, certaines zones de mangrove deviennent hydrologiquement isolées en période sèche (Flower and Imbert, 2006). Les apports d'eau par les précipitations et la mer diminuent, voire disparaissent, au cours de la saison sèche, et conduisent à de fortes sécheresses avec de grandes amplitudes de salinité entre les deux saisons (Elster, 2000; Ridd and Stieglitz, 2002). Dans ces sites, la saison sèche se traduit aussi par une diminution du niveau de la nappe, du pH et une augmentation du potentiel RedOx (Ridd and Stieglitz, 2002; Flower, 2004).

A notre connaissance, peu d'études ont mesuré et évalué l'effet de variations saisonnières sur le fonctionnement des espèces de forêt côtière inondable *in situ*. En Floride, à l'échelle de l'écosystème, il a été montré que le stockage de carbone était deux fois plus faible en période sèche qu'en saison des pluies (Barr et al., 2012). Au cours d'un suivi sur un an et demi en Martinique, la croissance d'arbres adultes d'*A. germinans*, *L. racemosa* et *R. mangle* est apparue comme fortement liée au régime des précipitations, diminuant au moment des périodes sèches (Imbert and Ménard, 1997). En Guadeloupe, cette étude a montré que la production primaire des forêts côtières inondables était fortement liée aux saisons (cf. chapitre III, p119) : la croissance en diamètre et la production de litière évoluant selon des patterns saisonniers. Lors des périodes de déficit hydrique, ces variations de la production primaire sont fréquemment consécutives de dysfonctionnements hydrique ou carboné (Bonal et al., 2008; Phillips et al., 2009; Wagner et al., 2012). Au Venezuela, l'apparition de la saison sèche a entraîné une diminution de l'assimilation, de la conductance stomatique et de l'efficacité des photosystèmes chez des *Avicennia germinans* adultes (Sobrado, 1999a). Une faible disponibilité en eau du sol entraîne généralement une réduction de la conductance stomatique ce qui limite les pertes d'eau par transpiration mais aussi les apports de CO₂ aux chloroplastes (Tardieu and Davies, 1993; Stahl et al., 2013). L'assèchement

du sol entraîne aussi une diminution des potentiels hydriques de base et minimum de la plante, ce qui augmente les risques d'embolie dans le xylème, réduit le flux transpiratoire et perturbe l'alimentation minérale de la plante (Munns et al., 2000; Munns, 2002). De plus, de la saison des pluies à la saison sèche, les variations des différents paramètres édaphiques peuvent avoir des effets opposés sur les performances des espèces. Par exemple, l'augmentation de la salinité en saison sèche affecte la photosynthèse et la croissance des palétuviers (Imbert and Ménard, 1997; Sobrado, 1999a). En revanche, l'augmentation des potentiels RedOx, lors de l'abaissement de la nappe, correspond à l'aération du sol qui améliore l'assimilation de carbone et la croissance chez *A. germinans*, *L. racemosa* et *R. mangle* (McKee, 1996; Pezeshki et al., 1997). Il semble donc nécessaire de vérifier dans quelle mesure l'augmentation de la salinité conjointe à l'aération des sols au cours de la saison sèche impacte le fonctionnement des différentes espèces de palétuviers.

Les forêts côtières inondables sont menacées par le changement climatique. En Afrique de l'ouest, Asie du Sud et dans les Antilles, les modèles climatiques régionaux anticipent, au cours du prochain siècle, une diminution des précipitations annuelles et, en particulier, au moment de la saison sèche. Or, dans le climat actuel une majorité des espèces d'arbre fonctionnent déjà avec des marges de sécurité hydraulique très faibles (Choat et al., 2012) et apparaissent donc potentiellement sensibles à des modifications du régime des précipitations.

Dans cette étude à l'échelle des Caraïbes, les stations de mangrove plurispécifiques étudiées (MAO, MAS) sont particulièrement sensibles aux variations saisonnières et peuvent permettre de comparer l'état de fonctionnement des trois espèces majeures de palétuvier des Néotropiques dans des situations de stress plus ou moins prononcé. Une troisième situation, la mangrove hyper salé monospécifique à *A. germinans* (TAS) permettra d'évaluer le fonctionnement de l'espèce de palétuvier la plus adaptée à la salinité en situation extrême. Enfin, l'impact des variations saisonnières de l'environnement seront abordées sur les deux stations de forêt marécageuse (FMO, FMS).

Les objectifs de ce chapitre sont :

- (i) d'expliciter les variations saisonnières de croissance cambiale par les modifications du fonctionnement hydrique et/ou carboné des espèces
- (ii) d'analyser l'influence de la saison des pluies et de la saison sèche sur l'écophysiologie (échanges gazeux, état hydrique, morphologie foliaires et taux d'embolie des vaisseaux du xylème) des quatre espèces de forêt côtière inondable, au stade adulte,
- (iii) de comparer les capacités de résistance des différentes espèces à la saison sèche.

Cette partie testera l'hypothèse que l'impact des saisons sur la croissance des espèces de forêt côtière inondable se fait par une altération des principaux traits physiologiques au niveau foliaire (assimilation en carbone, flux de sève).

Dans un premier temps, les résultats sur la structure des peuplements et les conditions édaphiques au cours des campagnes de mesures écophysiologiques en saison sèche et humide seront repris de façon synthétique. Dans un second temps, les réponses physiologiques des palétuviers en saison des pluies et en saison sèche dans les deux stations de mangrove plurispécifique (MAO, MAS) seront comparées. La réponse particulière des *A. germinans* de la station monospécifique sera ensuite présentée et discutée. Enfin, les réponses écophysiologiques aux saisons de *P. officinalis* seront évaluées dans les deux stations de forêt marécageuse.

2 Matériel et méthodes

2.1 Caractérisation des saisons

Les campagnes de mesures en écophysiole ont été réalisées sur les cinq stations présentées précédemment (MAS, MAO, TAS, FMS, FMO) en saison sèche (début avril 2012) et en saison des pluies (fin novembre 2011). La Figure 65 place ces campagnes dans le temps en les rapprochant des précipitations mensuelles et du bilan hydrique.

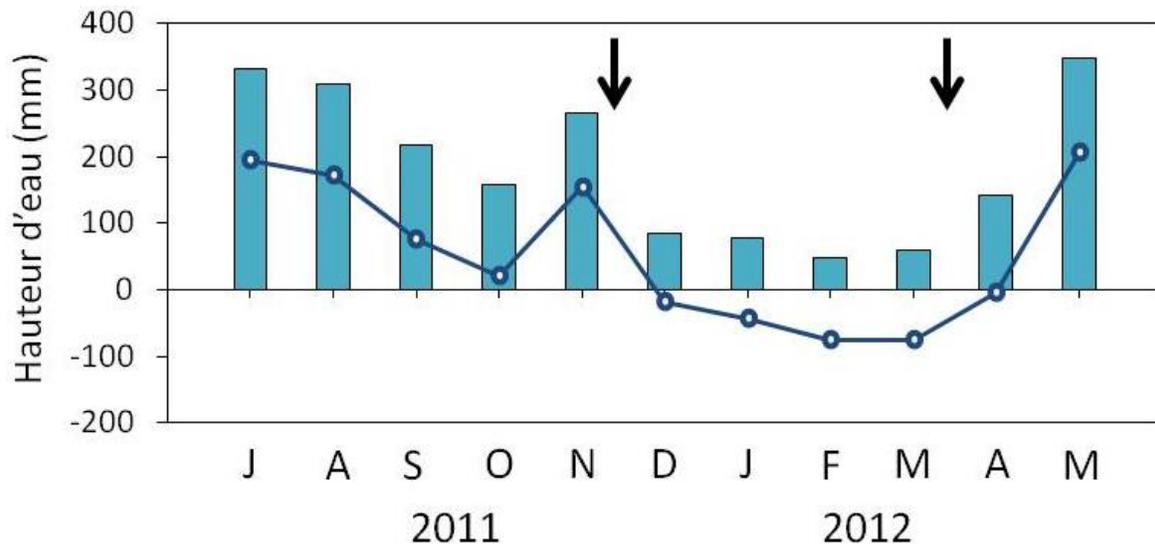


Figure 65. Variations saisonnières mensuelles des précipitations (histogramme) et bilan hydrique (cercles). Les flèches localisent les campagnes de mesure d'écophysiole.

2.2 Sélection et mesures sur les arbres

Dans chacune des stations et pour chaque espèce, 15 arbres dominants recevant un ensoleillement direct (*i.e.* classes 4 et 5 selon la classification des houppiers de Dawkins (1958)) et représentatifs du diamètre moyen de la station ont été sélectionnés pour réaliser le suivi des traits physiologiques au cours des deux saisons. Dix arbres ont été utilisés pour le suivi des accroissements en diamètre et cinq autres, avec un accès facile à la canopée, ont été utilisés pour la réalisation des mesures des traits physiologiques pendant la saison des pluies et la saison sèche.

Les mesures des échanges gazeux foliaires (EGF) ont été réalisées avec un analyseur à CO₂ et H₂O (Ciras 2, PP System, MA, USA). Toutes les mesures ont été réalisées entre le 22 novembre et le 16 décembre 2011 pour la saison des pluies et entre le 3 et le 7 avril 2012 pour la saison

sèche, de 12h à 14h étant donné que des tests préliminaires avaient montré que les EGF ne subissaient pas de « dépression de midi » liée à une fermeture stomatique (en annexe). Pour chaque individu un accès facile à la canopée a été aménagé avec des cordes par un grimpeur professionnel. D'autres tests préliminaires ont montré que l'excision des branches n'avait aucun effet sur les mesures des EGF (en annexe) comme dans l'étude de Santiago & Mulkey (2003). Ainsi, lors des campagnes saisonnières de mesures des traits physiologiques, des rameaux de longueur supérieure à 1,5 m, avec un éclairage direct, ont été coupés et les trois dernières feuilles adultes émises (DFAE) ont été sélectionnées pour la mesure des EGF. Chaque feuille a été placée dans une chambre de 1,7 cm à température ambiante, avec une concentration de CO₂ de 370 ppm, un flux de photon de 1600 μmol m⁻² s⁻¹ et une humidité relative de entre 23 et 27 mbar, jusqu'à stabilisation des EGF. Une fois stables, trois enregistrements espacés de 30 secondes chacun ont été pris afin de moyenner les légères variations dans le temps des EGF. Les mesures d'assimilation (*Asat*) et de la conductance stomatique (*gs*) ont ainsi été obtenues en lumière saturante. L'efficacité d'utilisation de l'eau (*WUE*) a été calculée en rapportant l'assimilation à la conductance stomatique et exprimée en μmol de CO₂ fixée par mole d'H₂O perdue. Les potentiels hydriques foliaires minimums (Ψ_{\min}) ont été mesurés sur trois DFAE du même rameau avec une chambre à pression de type Scholander (model 1000; PMS Instruments, Corvallis, OR, USA).

Les surfaces de six DFAE par individu ont été mesurées au laboratoire sur des échantillons frais avec un planimètre (Li-3000C avec le module Li-3050C, Li-Cor, NE, USA). Les feuilles ont ensuite été séchées à 75°C jusqu'à stabilisation de la masse des échantillons pendant au moins 48 h. Les feuilles ont été pesées individuellement sur une balance de précision (0,001 g). La surface spécifique foliaire (*SLA*, m kg⁻¹) de chaque feuille a ensuite été calculée en rapportant la surface foliaire (*Surface_f*) à sa masse (*Masse_f*).

$$SLA = \frac{Surface_f}{Masse_f}$$

Afin de déterminer facilement la teneur en chlorophylle sur le terrain, des tests préliminaires ont été conduits pour établir une relation entre l'index chlorophyllien (*i_{SPAD}*) mesuré au chlorophyllomètre (SPAD-502, Konica Minolta, Japon) et la teneur en chlorophylle calculée (Coste et al., 2010). Pour les dosages de chlorophylle, 10 à 32 feuilles par espèce ont été récoltées. Sur chacune de ces feuilles, la moyenne de quatre mesures au chlorophyllomètre a été enregistrée. Après

extraction à l'alcool à 95° puis analyse au spectrophotomètre, la teneur en chlorophylle (*chl*) a été calculée à partir des formules de Lichtenhaler (1987). Des relations linéaires entre l'indice chlorophyllien (*i_{SPAD}*) et la teneur en chlorophylle (*chl*) ont été obtenues pour chaque espèce (Table 24).

Table 24. Relations entre l'indice chlorophyllien et la teneur en chlorophylle pour chaque espèce

Espèce	Relation linéaire <i>i_{SPAD}</i> et <i>chl</i>	Paramètres de la relation
<i>A. germinans</i>	$chl = 1,7469 \times i_{SPAD} - 32,02$	$r = 0,956, n = 10$
<i>L. racemosa</i>	$chl = 1,5795 \times i_{SPAD} - 31,13$	$r = 0,924, n = 12$
<i>R. mangle</i>	$chl = 0,9534 \times i_{SPAD} - 3,53$	$r = 0,709, n = 36$
<i>P. officinalis</i>	$chl = 1,5240 \times i_{SPAD} - 6,02$	$r = 0,961, n = 10$

Sur le terrain, pendant les campagnes de mesures saisonnières, l'indice chlorophyllien a été mesuré sur cinq individus. Pour chaque individu, 9 DFAE ont été sélectionnées et la valeur d'*i_{SPAD}* moyenne a été utilisée pour calculer une teneur en chlorophylle moyenne par individu.

Pour chaque station, l'indice de surface foliaire a été évalué à chaque campagne de mesure via 15 photographies de la canopée prises avec un objectif hémisphérique au dessus de 15 points fixes. Les photographies hémisphériques ont été analysées avec le logiciel Gap Light Analyser 2.0 (1999) pour calculer un indice de surface foliaire (*LAI*).

2.3 Anatomie du bois et conductivité hydraulique

La conductivité native (*K_n*) et la proportion de perte de conductivité (*PLC*) ont été mesurées en fin de saison sèche (juin 2012, Figure 65). Par espèce et par station, cinq branches terminales de longueur supérieure à 1,5 m et recevant un éclairage direct ont été prélevées, immédiatement emballées dans des sacs plastiques avec leur partie distale sous l'eau. Elles ont été rapidement emmenées au laboratoire pour effectuer des mesures de conductivité hydraulique (Xyl'em, Bronkhorst, France). La proportion de perte de conductivité mesurée a été interprétée comme liée à d'apparition du phénomène d'embolie avec la sécheresse. Pour l'anatomie du bois des carottes radiales d'au moins 5 cm de long ont été extraites avec une tarière Pressler sur cinq arbres par espèce et par station. Chaque carotte a été observée avec une loupe binoculaire (x4) à 3 cm de profondeur (Figure 66). Le nombre total de vaisseaux, le nombre de vaisseaux groupés ont été comptés sur une surface de 6,1 mm² et les diamètres de 50 vaisseaux ont été mesurés en utilisant un logiciel d'analyse d'image (Mesurim Pro, version 3.4, TICE, France). La densité de vaisseaux

(*Densité_v*) a été calculée en rapportant le nombre de vaisseaux comptés à la surface échantillonnée, la surface moyenne d'un vaisseau (*Surface_v*) a été calculée à partir des diamètres mesurés de chaque vaisseaux, la proportion de l'aire du xylème occupée par des vaisseaux (*Proportion lumen*) a été calculée en se basant sur la densité de vaisseaux et sur l'aire moyenne d'un vaisseau et la proportion de vaisseaux groupés (*Proportion_v groupés*) a été calculé en rapportant le nombre de vaisseaux formant des groupes au nombre de vaisseaux total. La longueur maximale des vaisseaux (*Longueur_v*) a été évaluée en observant si des bulles d'air apparaissaient au niveau de la partie apicale plongée dans l'eau lorsque de l'air était mis sous pression au niveau de la partie basale du rameau, et en raccourcissant progressivement (tous les centimètres) la longueur du rameau jusqu'à l'apparition de bulles d'air.

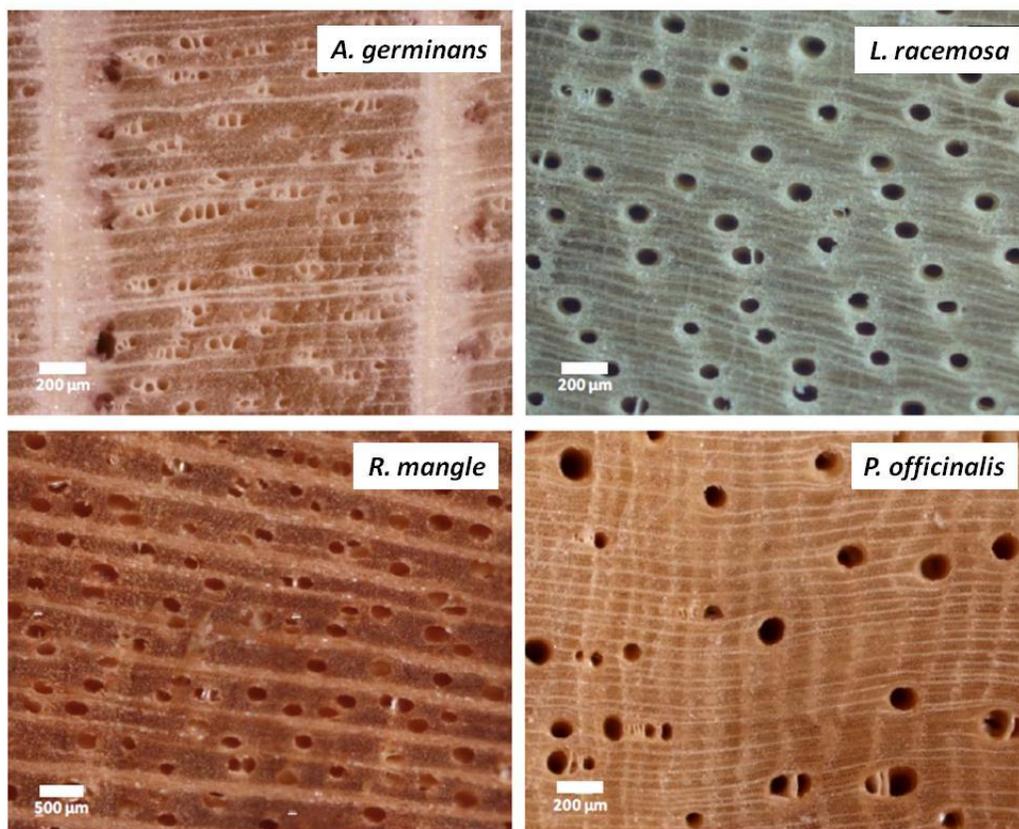


Figure 66. Exemples de photographies à la loupe binoculaire de coupes transversales des carottes de bois pour l'étude de l'anatomie du xylème des quatre espèces étudiées.

2.4 Méthodes spécifiques à l'étude des stations de forêt marécageuse

2.4.1 Traits de la conductivité hydraulique et anatomie du bois

Des conductivités hydrauliques spécifiques (foliaire et xylémique) ont été calculées. La surface feuillée à l'extrémité apicale de chaque rameau et la surface de xylème à l'extrémité basale du rameau ont été mesurées. La conductivité native a été rapportée aux surfaces de feuilles et de xylème pour calculer des conductivités spécifiques foliaire (K_L) et xylémique (K_X). Il n'a pas été possible de mesurer le taux d'embolie chez *P. officinalis*. Cette espèce réagit à la mise sous haute pression de son xylème (pour chasser l'air des vaisseaux) par la sécrétion d'une gomme à l'intérieur des conduits qui ralentit le flux et perturbe la mesure de conductivité hydraulique maximale (Figure 67).

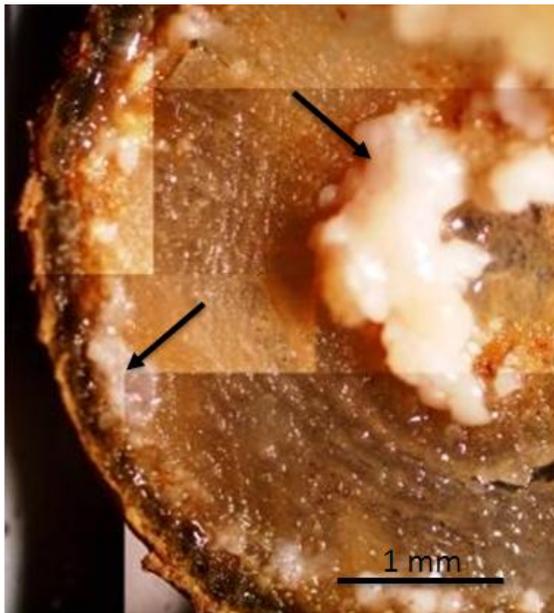


Figure 67. Photographie d'une section de rameau de *P. officinalis* après la mise sous haute pression pour la mesure de la conductivité maximale. Les flèches pointent les sécrétions de gomme. On peut distinguer deux types de canaux de sécrétion : dans la partie interne au niveau de la moelle et dans la partie externe au niveau du cambium.

2.4.2 Composition isotopique de la sève brute et des sources d'eau

Des mesures de composition isotopique de la sève brute ont été réalisées par extraction de carotte de bois à la tarière Pressler et pressage de la carotte. L'eau a été prélevée dans le niveau superficiel du sol et en profondeur dans la nappe. Les extractions de sève et les prélèvements d'eau ont été envoyés pour analyse en $\delta^{18}\text{O}$ à la plateforme isotopique SHIVA de Toulouse. Ces prélèvements ont été conduits en saison des pluies les 17 et 26 octobre 2012.

2.5 Analyse des données des stations de mangrove plurispécifiques

Les effets des saisons sur les descripteurs météorologiques ont été testés avec des tests de Mann & Whitney. Les données moyennes de chaque trait physiologique mesuré ont été comparées entre chaque espèce sur chaque station à chaque saison sur la base de comparaisons deux à deux avec des tests de Mann & Whitney.

2.5.1 Approche globale : analyse canonique des redondances et partition de la variance

Dans un premier temps, une analyse canonique des redondances (RDA) sur les traits physiologiques de chaque individu mesurés lors des deux saisons a été conduite en prenant les conditions édaphiques comme variables explicatives. Cette approche a pour but de représenter les grandes l'ensemble du jeu de données (Table 6) en le confrontant avec des facteurs environnementaux explicatifs. L'analyse a été conduite à l'échelle de l'individu (un point projeté représente un individu à une saison). Les valeurs des traits physiologiques (matrice des variables à expliquer) et les paramètres édaphiques (hauteur de nappe, salinité, humidité, pH et potentiel RedOx du sol en surface, pH du sol en profondeur) ont été mis en forme dans deux matrices centrées réduites (matrice des variables à expliquer et matrice des variables explicatives). L'espèce, la saison et la station de chaque point ont été mis en évidence afin de relever visuellement leurs effets.

Dans un second temps, l'analyse des traits physiologiques mesurés a cherché à quantifier les effets respectifs de la station, de l'espèce, de la saison ainsi que la variabilité intra-spécifique (effet « individu »). Une analyse de la variance des différents effets a été conduite en s'appuyant sur le modèle suivant

$$Trait_{s,p,i,j} = Station_s + Espèce_p + Individu_i + Saison_j + \varepsilon_{s,p,i,j} \text{ avec } \varepsilon_{s,p,i,j} \sim N(0, \sigma^2)$$

où la valeur du trait physiologique mesuré sur un individu d'une espèce donné dans une station particulière à une saison précise ($Trait_{s,p,i,j}$) dépend de l'individu i , de l'espèce p à laquelle il appartient, de la station s sur laquelle il pousse et de la saison j où il a été mesuré et d'un effet aléatoire ε prenant en compte les interactions entre les différents effets fixes (saison, station, espèce, individu).

Pour chaque trait physiologique, les paramètres du modèle obtenu ainsi que les proportions de variance expliquées par chacun des effets (station, espèce, individu, saison) ont été relevés (Figure 69 et Table 29).

2.6 Effets fixes (saison, station, espèce) sur les traits physiologiques pour l'analyse des stations de mangrove et de forêt marécageuse

Les effets des espèces, des stations et des saisons sur les traits physiologiques ont été testés avec des tests de Mann & Whitney et Kruskal-Wallis selon le nombre de modalités.

Toutes les analyses ont été conduites avec le logiciel R et en utilisant une *p value* de référence inférieure à 0,05.

3 Les échanges gazeux foliaires expliquent les variations saisonnières d'accroissement en mangrove

3.1 Résultats

3.1.1 Rappel du contexte climatique et biologique de l'étude

3.1.1.1 Caractéristiques des stations étudiées

Les densités de tiges de MAO sont trois fois plus basses que celles de MAS, pour une surface terrière supérieure de 30 % (Table 25). Les deux stations sont dominées par *R. mangle* qui compte pour plus de 50 % des tiges. *R. mangle* domine également en termes de surface terrière dans MAO (47 %), mais ne représente que 34 % de la surface terrière de MAS.

Table 25. Résultats des inventaires forestiers pour la caractérisation de MAO et MAS. Moyenne \pm erreur type. Les valeurs avec la même lettre ne sont pas significativement différentes (Mann & Whitney).

Espèce	Diamètre moyen (cm)		Surface terrière (m ha-1)		Densité de tige (ha-1)	
	MAO	MAS	MAO	MAS	MAO	MAS
<i>A. germinans</i>	27,3 \pm 1,7 c	30,4 \pm 3 bc	738 \pm 140 b	825 \pm 194 b	650 c	733 c
<i>L. racemosa</i>	47,4 \pm 2,7 a	19,8 \pm 1,2 d	1909 \pm 254 a	329 \pm 40 c	300 d	1200 b
<i>R. mangle</i>	31,5 \pm 1,3 b	13,1 \pm 0,4 e	867 \pm 86 b	141 \pm 9 d	1067 b	3733 a
Total	32,5 \pm 1,3	16,7 \pm 0,9	981 \pm 82	269 \pm 36	2017	5666

3.1.1.2 Variations saisonnières climatiques et édaphiques

Les caractéristiques saisonnières du climat sont résumées dans la Table 26. Les quatre mois précédents la campagne de mesure de novembre 2011 ont consisté en une saison des pluies marquée avec 951 mm, de précipitations cumulées soit 55 % des précipitations annuelles de 2011 (Table 26). Durant les mois de décembre 2011 à mars 2012, les précipitations ont été très faibles (186 mm en cumulé) et ont été les mois les plus secs depuis 1951 (Météo France). Entre les deux saisons, des différences significatives ont été observées en terme d'humidité de l'air, et de PAR avec respectivement +36 et 20 % en saison sèche. Les températures journalières n'ont pas été significativement différentes entre les deux campagnes de mesure.

Table 26. Précipitations cumulées des quatre derniers mois précédents les campagnes, et moyennes des paramètres météorologiques sur la période de la campagne de mesure pendant la saison des pluies (SP) et la saison sèche (SS). Les différences saisonnières de chaque paramètre météorologique ont été testées avec un test de Mann-Whitney, *p* donne la significativité de la différence entre saison. PAR : Rayonnement photosynthétique actif.

	SP	SS	<i>p</i>
Précipitations des 4 derniers mois (mm)	951	186	
Température journalière (°C)	25,5	25,3	ns.
Précipitations journalières (mm)	6,04	2,07	***
Bilan hydrique journalier (mm)	2,62	-4,69	***
Humidité de l'air (%)	71,6	60,7	***
PAR moyen journalier ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	89,2	107,8	*

(* : $0,05 > p > 0,01$; ** : $0,01 > p > 0,001$; *** : $0,001 > p$)

Dans les deux stations à la saison sèche a été associé à une forte diminution (>30 cm) du niveau de nappe et augmentation de la salinité du sol (Table 27). Dans la station MAO, l'augmentation de la salinité a été consécutive à une diminution de la teneur en eau du sol de 7 %. Les pH des horizons de surface ont diminué respectivement de 8 et 30 % dans MAO et MAS alors que les potentiels RedOx ont augmenté depuis des valeurs très négatives (-370 mV) jusqu'à des valeurs positives. En profondeur (60 cm) la salinité, le pH et le potentiel RedOx sont restés constants d'une saison à l'autre.

Table 27. Paramètres du sol pendant les campagnes au moment de la saison des pluies (SP) et de la saison sèche (SS) dans les deux stations (MAO, MAS)

		MAO		MAS	
Paramètres du sol		RS	DS	RS	DS
5cm	Niveau d'eau (cm)	14,5	-27,1	3,0	-33,5
	Salinité (g l^{-1})	44,0	49,5	22,2	53,3
	Teneur en eau (%)	70,9	65,9	81,5	86,2
	pH	7,3	6,7	6,7	4,7
	RedOx (mV)	-391	18	-375	245
60 cm	Salinité (g l^{-1})	93	94	62	63
	Teneur en eau (%)	56	63	80	81
	pH	6,8	6,6	6,4	6,2
	RedOx (mV)	-318	-247	-352	-340

3.1.2 Traits physiologiques

Les valeurs moyennes des traits physiologiques mesurés pendant les campagnes de saison des pluies et de saison sèche pour chaque espèce dans chaque station sont données dans la Table 28.

Table 28. Accroissement, échange gazeux, teneur en chlorophylle et état hydrique des palétuviers mesurés pendant la saison des pluies (SP) et la saison sèche (SS). Les lettres différentes pour un trait indiquent des différences significatives (Mann & Whitney, $p < 0,05$, $n=10$ pour l'accroissement en diamètre, $n=5$ pour les autres traits).

Traits	Saison	<i>A. germinans</i>		<i>L. racemosa</i>		<i>R. mangle</i>	
		MAO	MAS	MAO	MAS	MAO	MAS
Accroissement en diamètre (mm mois ⁻¹)	SP	0,259 ^c	0,168 ^c	0,545 ^b	0,3 ^c	0,848 ^a	0,124 ^c
	SS	0 ^{ab}	-0,041 ^b	0,008 ^a	-0,041 ^b	0,118 ^a	0 ^a
Asat (μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	SP	14,1 ^a	9,13 ^b	14,3 ^a	10,3 ^{ab}	14,1 ^a	14,5 ^a
	SS	8,49 ^a	7,59 ^a	3,77 ^b	3,02 ^b	2,91 ^b	4,39 ^{ab}
Chl (μg cm ⁻²)	SP	51,9 ^b	55,4 ^b	80 ^a	54,7 ^b	57,1 ^b	51,1 ^b
	SS	46,1 ^b	47,4 ^b	80 ^a	57,5 ^b	50,2 ^b	48,7 ^b
SLA (m ² kg ⁻¹)	SP	7,58 ^a	6,4 ^a	7,3 ^a	4,97 ^c	7,55 ^a	5,8 ^b
	SS	7,09 ^a	5,64 ^b	4,89 ^c	4,48 ^c	7,01 ^a	5,96 ^b
Ψ _{min} (bar)	SP	-34 ^c	-45,4 ^d	-17,6 ^a	-25 ^b	-26,4 ^b	-36,5 ^c
	SS	-49,9 ^{ac}	-52,8 ^c	-47,1 ^{ab}	-49,8 ^{ab}	-45,7 ^{ab}	-48,8 ^{ab}
Gs (mmolH ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	SP	205 ^a	128 ^b	223 ^a	164 ^{ab}	194 ^a	150 ^{ab}
	SS	121 ^a	107 ^a	44 ^{bc}	70 ^b	28 ^{bc}	68 ^{abc}
WUE (μmolCO ₂ molH ₂ O ⁻¹)	SP	71,7 ^a	76,5 ^a	66,5 ^a	65,3 ^a	82,9 ^a	141 ^a
	SS	72,7 ^a	72,0 ^a	91,7 ^a	41,5 ^a	118,0 ^a	53,1 ^a

3.1.2.1 Analyse canonique des redondances et partition de la variance

La Figure 68 représente le plan de l'analyse canonique des redondances des traits physiologiques en fonction des variables édaphiques. Quatre représentations mettant respectivement en valeur les effets de la saison, de la station, de l'espèce et des trois effets conjugués sont proposées. La Figure 68 A met en évidence un effet important de la saison sur les traits : les polygones « saison des pluies » et « saison sèche » ne se chevauchent presque pas. De la saison des pluies à la saison sèche, la réduction du niveau d'eau et de l'humidité du sol, et l'augmentation de la salinité sont associées à des valeurs plus faibles d'assimilation, de conductance stomatique, de potentiel hydrique et d'accroissement. Les deux stations se distinguent essentiellement par des différences de SLA et d'accroissement (Figure 68 B), mais ces différences entre stations semblent moins fortes que les différences entre saisons.

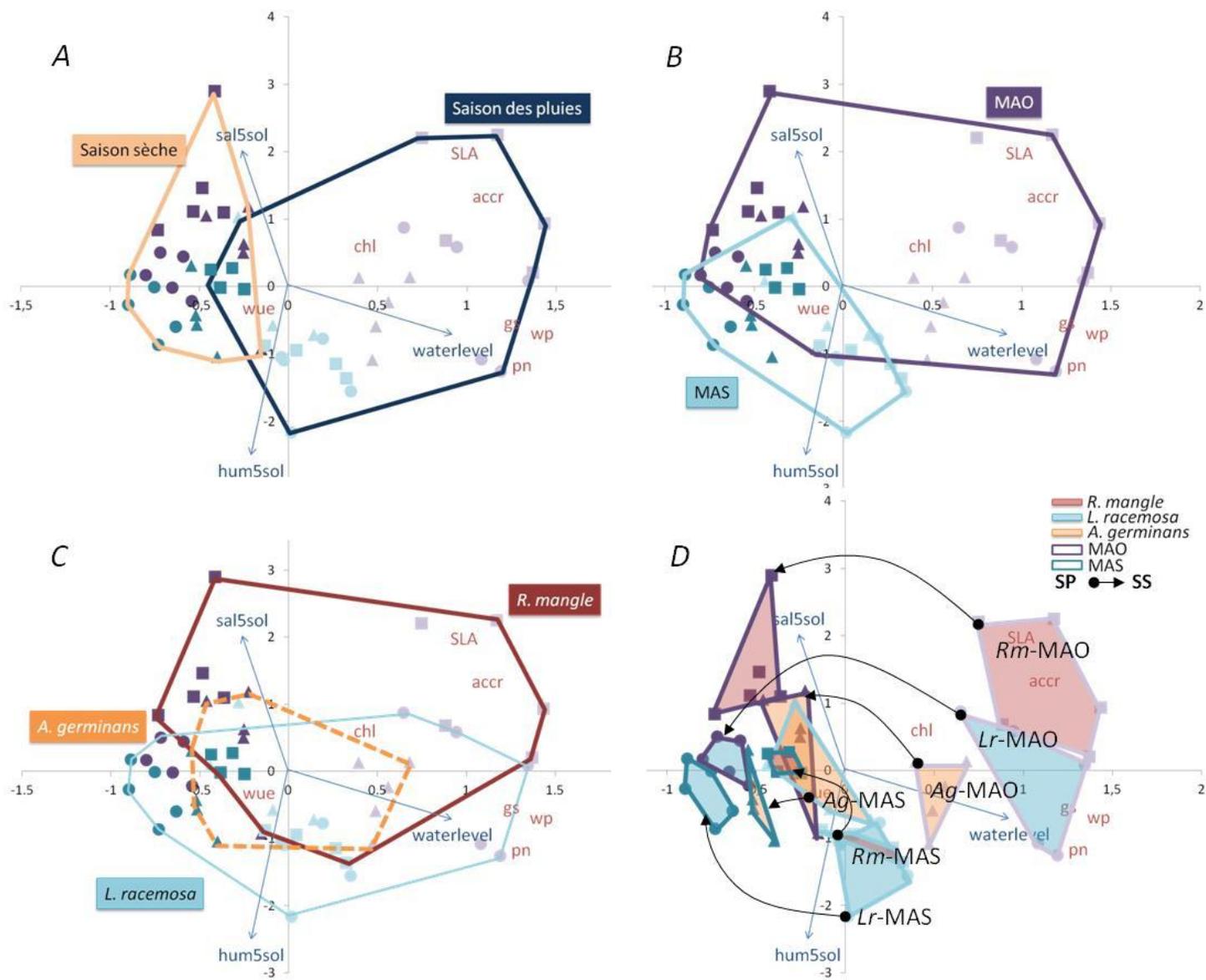


Figure 68. Biplot de l'analyse canonique des redondances. Les valeurs des traits physiologiques de chaque individu ont constitué la matrice des variables à expliquer. Les paramètres édaphiques la matrice des variables explicatives. Pour plus de lisibilité les points projetés ont été groupés selon la saison (A), la station (B), l'espèce (C) et la combinaison des trois effets (D). Les flèches précèdent l'effet saison (SP : saison des pluies, SS : saison sèche). Les deux premiers axes expliquent 39 % de la variance totale. Paramètres édaphiques : hum5sol et sal5sol : humidité et salinité du sol en surface, waterlevel : niveau de

L'effet de l'espèce semble moins marqué que les effets de la saison et de la station sur les traits mesurés : les polygones des différentes espèces se recouvrent beaucoup. Les différences entre les espèces semblent être principalement dues à l'accroissement et à la SLA.

Les paramètres des modèles des traits physiologiques en fonction des stations, espèces, individus et saisons sont donnés dans la Table 29. Les proportions de variance des différents traits physiologiques expliquées par les effets fixes (Station, Espèce, Individu, Saison) sont quantifiées dans la Table 29.

Table 29. Paramètres des modèles à effets fixes pour chaque trait physiologique. *df* : degré de liberté, *F*, *p.value* et *r*². Les symboles donnent le niveau de significativité.

Traits physiologiques	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p.value</i>	<i>r</i> ²
Accroissement	56 et 55	3,02	***	0,75
Asat	25 et 32	4,31	***	0,77
Gs	25 et 32	2,88	**	0,69
WUE	25 et 32	2,66	**	0,68
Ψ_{\min}	25 et 32	6,47	***	0,83
Chl	25 et 32	3,56	***	0,74
SLA	25 et 32	4,51	***	0,78
Surface _f	25 et 32	5,97	***	0,82
Masse _f	25 et 32	3,53	***	0,73

($p > 0,05$: ns. ; $0,05 > p > 0,01$: * ; $0,01 > p > 0,001$: ** ; $0,001 > p$: ***).

La prise en compte des différents effets permet de prédire correctement la valeur d'un trait foliaire (*r*² de 0,75 en moyenne avec un coefficient de variation de 7 % (Table 29), et variance résiduelle assez faible : 16-32 %, Figure 69). L'effet espèce explique une part importante des variations des traits liés à la composition et la structure de la feuille (surface et masse foliaire, SLA, teneur en chlorophylle : 38 %) mais très peu des EGF ou du potentiel hydrique (7 %). L'effet lié à l'individu est particulièrement important pour l'efficacité d'utilisation de l'eau (60 %) mais il est faible pour le potentiel hydrique (10 %). Enfin, l'effet de la saison dépend lui aussi du trait considéré : la saison explique une part importante des variations d'accroissement, d'EGF et de potentiel hydrique (>37 %) mais n'influence pas les variations des traits liés à la composition et à la morphologie foliaire. L'effet station explique le plus souvent une part assez faible de la variance des traits mesurés (4 %), excepté pour la SLA (31 %). La variance résiduelle est liée aux interactions entre les différents effets (*e.g.* une saison n'a pas affecté de la même manière deux individus de la même espèce ou deux espèces sur la même station).

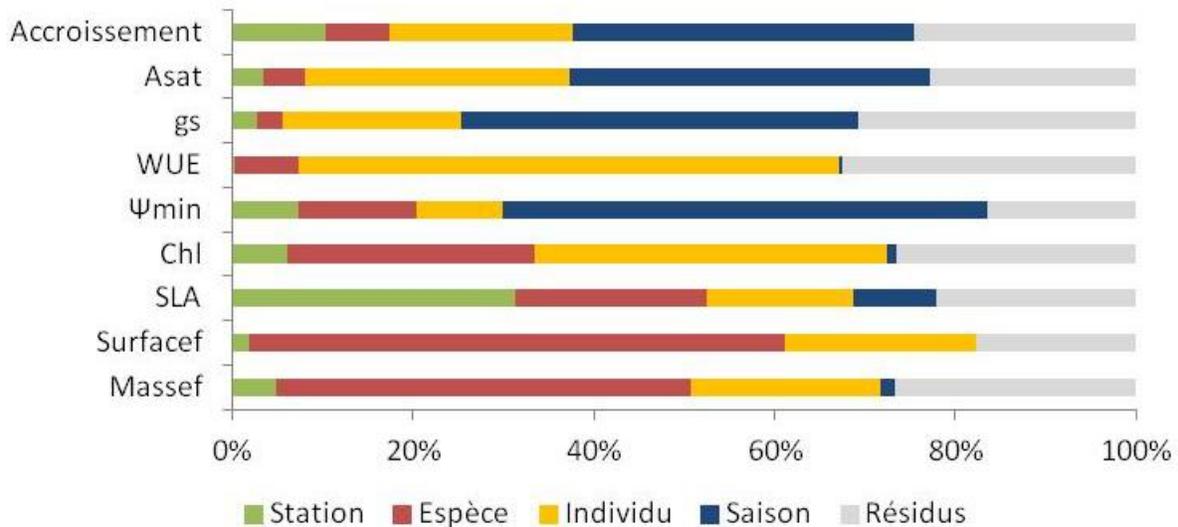


Figure 69. Partition de la variance de chaque trait foliaire selon les effets liés aux stations, aux espèces, aux individus, aux saisons.

Cette première analyse permet de montrer que tous les traits ne sont pas affectés de la même manière par les différents effets fixes. Les espèces se distinguent en fonction de leur morphologie et de leur composition foliaires. Les saisons se distinguent par les valeurs prises par les EGF et les potentiels hydriques. Les paragraphes qui suivent cherchent à préciser et détailler les effets relevés dans cette analyse en se focalisant sur les différences saisonnières.

3.1.2.2 Effet des saisons

L'indice de surface foliaire a diminué de manière significative de la saison des pluies à la saison sèche dans la station MAO, alors qu'il est resté au même niveau entre les deux saisons dans MAS (Figure 70).

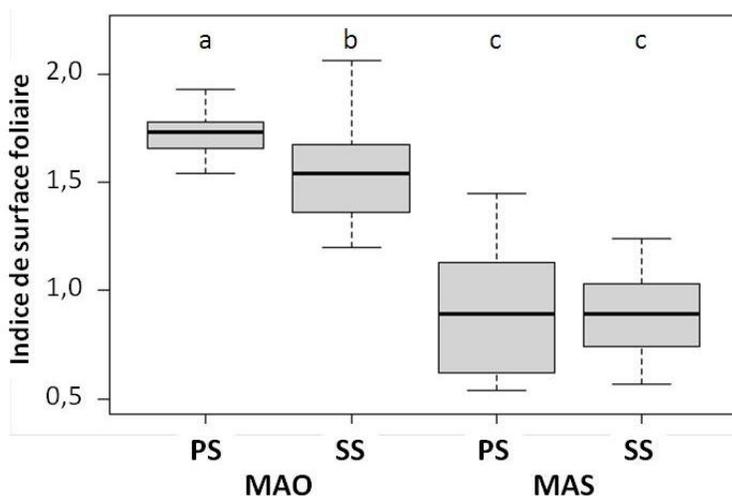


Figure 70. Indices de surface foliaire en saison des pluies (PS) et en saison sèche (SS) dans les deux stations étudiées. Les lettres différentes représentent des différences significatives entre station et saison (tests de Mann & Whitney, n=15, p<0,05).

Le changement de saison affecte la plupart des traits physiologiques mesurés dans des proportions importantes (Table 30). Les interactions de l'effet saison avec les autres effets (stations, espèce) ont un effet significatif sur la plupart des traits (Table 30) illustrant bien le fait que les réponses physiologiques aux saisons peuvent être spécifiques aux stations et aux espèces.

Table 30. Résultats des tests de Kruskal-Wallis pour déterminer l'effet de la saison sur les traits physiologiques et les effets des interactions entre les saisons, les stations et les espèces. Les symboles donnent le niveau de significativité.

Trait physiologique	Saison	Saison x Station	Saison x Espèce	Saison x Station x Espèce
LAI	ns.	***	-	-
Accroissement	***	***	***	***
Asat	***	***	***	***
gs	***	***	***	***
WUE	ns.	ns.	ns.	ns.
Ψ_{min}	***	***	***	***
Chl	ns.	*	***	**
SLA	*	***	***	***
Surface _f	ns.	ns.	***	***
Masse _f	ns.	ns.	***	***

($p > 0,05$: ns. ; $0,05 > p > 0,01$: * ; $0,01 > p > 0,001$: ** ; $0,001 > p$: ***)

La Figure 71 présente, pour chaque trait physiologique mesuré, la différence entre les valeurs de la saison des pluies et celles de la saison sèche.

L'accroissement en diamètre, l'assimilation en carbone (*Asat*) et le potentiel hydrique (Ψ_{min}) ont été les traits les plus sensibles à l'effet saison et ont diminué de la saison des pluies à la saison sèche. Au contraire, l'efficacité d'utilisation de l'eau (*WUE*), la teneur en chlorophylle (*Chl*) et la *SLA* ont été peu sensibles au changement de saison et n'ont pas diminué significativement (Table 30 et Figure 71).

Les maxima d'accroissement en diamètre ont été observés pendant la saison des pluies avec au moins $0,12 \text{ mm mois}^{-1}$ et un maximum de $0,85 \text{ mm mois}^{-1}$ observé pour *R. mangle* dans MAO. Pendant la saison sèche les accroissements en diamètre ont été proches de 0 avec quelques valeurs négatives. Seul *R. mangle* dans MAO a maintenu une croissance significative ($0,12 \text{ mm mois}^{-1}$).

Les EGF ont montré une variabilité plus importante en saison sèche. En saison des pluies les coefficients de variation d'assimilation et de conductance stomatique sont restés inférieurs à 30 %

contre des valeurs allant de 23 à 82 % en saison des pluies. Des assimilations allant de 2 à 6 et de 0 à 8 $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ont été mesurées respectivement pour *L. racemosa* et *R. mangle* et une conductance stomatique variant d'un facteur 10 pour *R. mangle*. *A. germinans* est apparu comme l'espèce avec les valeurs d'échanges gazeux les moins variables d'un individu à l'autre. Si, sur une station donnée, la population d'*A. germinans* semble répondre de manière homogène à la saison sèche, les individus de *R. mangle* et de *L. racemosa* ne développent pas une assimilation propre à leur espèce, mais font preuve d'un comportement plus lié à l'individu.

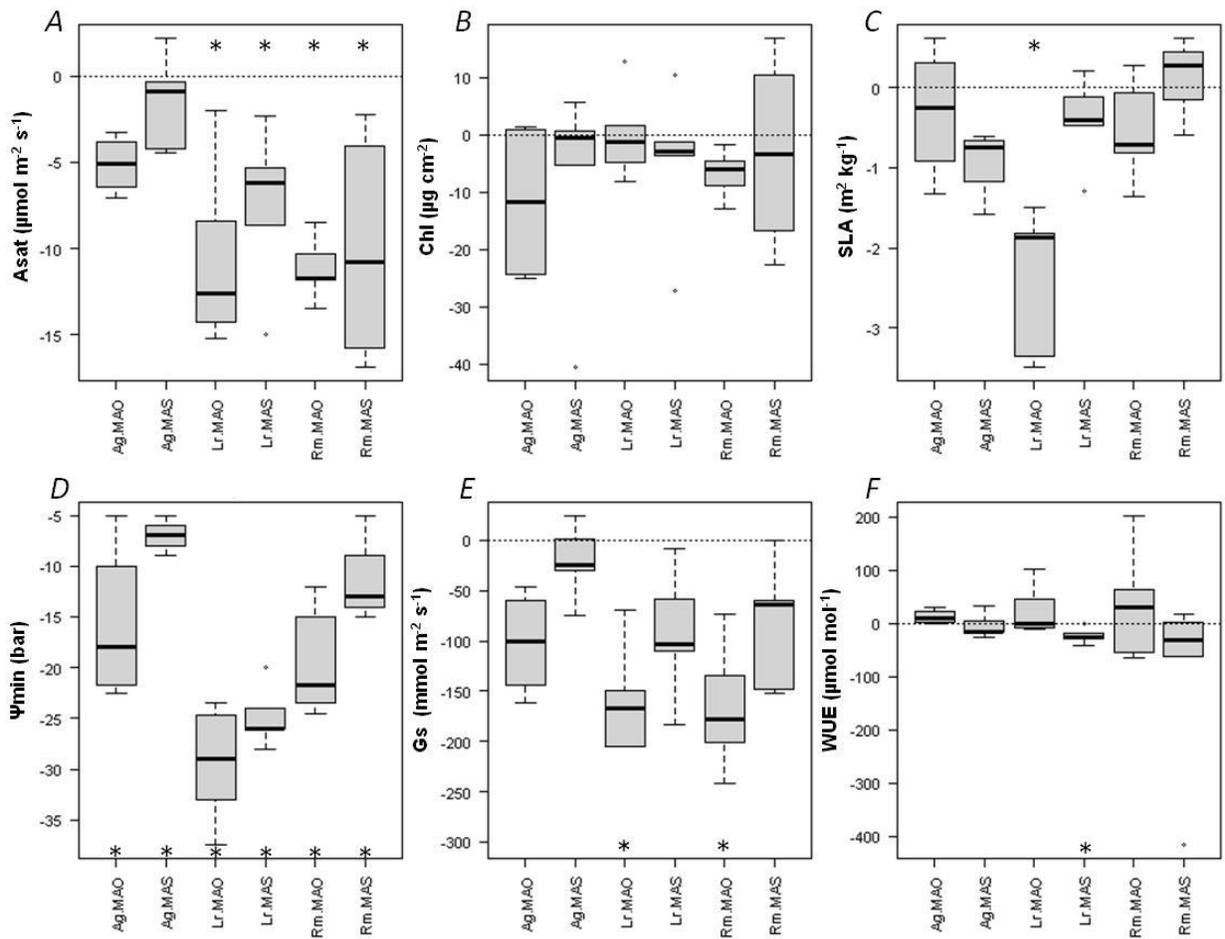


Figure 71. Différence entre la saison des pluies et la saison sèche en assimilation (A), teneur en chlorophylle (B), SLA (C), potentiel hydrique minimum (D), conductance stomatique (E) et efficacité d'utilisation de l'eau (F) entre la saison des pluies et la saison sèche pour chaque station – espèce. Ag : *A. germinans*, Lr : *L. racemosa*, Rm : *R. mangle*. Les étoiles figurent des différences significatives entre les valeurs de saison des pluies et de saison sèche (Mann & Whitney, n=5, p<0,05).

Pendant la saison des pluies, l'assimilation de toutes les espèces-stations a atteint des valeurs proches de 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Table 28). Pendant la saison sèche, l'assimilation a diminué pour

toutes les espèces-stations avec des valeurs inférieures à 3,7 et 4,4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivement pour *L. racemosa* et *R. mangle*. Seule *A. germinans* a maintenu une assimilation élevée, supérieur à 7,5 $\mu\text{molCO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Aussi, les diminutions d'assimilation ont été significatives dans les cas de *L. racemosa* et *R. mangle* (-73 et -75 % respectivement) mais pas pour *A. germinans* (-31 %).

Excepté pour *L. racemosa* dans MAO, les teneurs en chlorophylle sont restées proches de 50 $\mu\text{g cm}^{-2}$ pendant les deux saisons (Table 28). Même si une légère tendance à la diminution a été remarquée, aucun effet significatif de la saison n'a été détecté et la teneur en chlorophylle peut être considérée comme constante entre les saisons.

Les valeurs de SLA mesurées sont dans une gamme allant de 4,48 à 7,58 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ et aucun effet significatif de la saison n'a été détecté, à l'exception de *L. racemosa* dans MAO avec une diminution significative de 7,3 à 4,9 $\text{m}^2 \text{kg}^{-1}$ entre les saisons (Table 28).

Les valeurs des potentiels hydriques minimums ont été mesurées entre -17 et -36 bar pendant la saison des pluies et entre -45,7 et -52,8 bar pendant la saison des pluies (Table 28). La plus faible diminution de potentiel hydrique a été de seulement 16,3 % pour *A. germinans* dans MAS et la plus forte de 167 % pour *L. racemosa* dans MAO. Pour toutes les espèces-stations la diminution des potentiels hydriques d'une saison à l'autre a été significative (Figure 71).

Les conductances stomatiques ont eut tendance à diminuer de la saison des pluies à la saison sèche. Les valeurs moyennes de conductance stomatique étaient entre 128 et 223 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant la saison des pluies et de 27,8 à 121 pendant $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ pendant la saison sèche (Table 28). Cependant une forte variabilité intra spécifique a été mesurée et les diminutions de conductance stomatique n'ont été significatives que pour *L. racemosa* et *R. mangle* dans MAO (Figure 71).

Les efficacités d'utilisation de l'eau n'ont pas varié de manière significative entre les saisons, excepté pour *L. racemosa* dans MAS. Les valeurs moyennes ont été mesurées entre 65,3 et 141 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ pendant la saison des pluies et entre 41,5 et 118 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ pendant la saison des pluies. L'efficacité d'utilisation de l'eau a eu tendance à augmenter et diminuer respectivement dans MAO et MAS pour les trois espèces, mais seule la diminution d'efficacité d'utilisation de l'eau a été significative pour *L. racemosa* dans MAS.

3.1.2.3 Différences entre espèces

Les saisons ayant un fort impact sur certains traits physiologiques il a été choisi de déterminer les différences entre espèces pour chacune des saisons (Table 31).

Table 31. Résultats des tests de Kruskal-Wallis pour déterminer l'effet espèce sur les différents traits physiologiques en saison des pluies et en saison sèche. Les symboles donnent les niveaux de significativité de la p value ($p > 0,05$: ns. ; $0,05 > p > 0,01$: * ; $0,01 > p > 0,001$: ** ; $0,001 > p$: ***).

Trait physiologique	Saison des pluies		Saison sèche	
	<i>chi2</i>	<i>p</i>	<i>chi2</i>	<i>p</i>
Accroissement	11,2	***	6,1	*
Asat	3,7	ns.	12,7	**
Gs	0,7	ns.	13,3	**
WUE	2,4	ns.	1,7	ns.
Ψ_{\min}	18,4	***	11,1	**
Chl	4,4	ns.	14,2	**
SLA	3,5	ns.	19,2	***
Surface _f	17,7	***	16,9	***
Masse _f	11,2	**	7,7	*

Lors de l'optimum de croissance : en saison des pluies

Pendant la saison des pluies, des différences significatives entre espèces ont été constatées (accroissement en diamètre, potentiels hydriques, surface et masse foliaires). *R. mangle* a eu les accroissements en diamètre les plus forts et *A. germinans* les plus faibles (Table 28). En revanche, les EGF mesurés ont été très proches sur les différentes espèces et aucune différence significative n'a été mise en évidence entre *A. germinans*, *L. racemosa* et *R. mangle*.

Des différences significatives ont été mises en évidence sur les potentiels hydriques et les caractéristiques foliaires (teneur en chlorophylle, SLA, surface et masse foliaire). *A. germinans* a atteint les valeurs de potentiels hydriques les plus négatives (-45 bar dans MAS) et *L. racemosa* les valeurs les moins négatives (-17,6 bar dans MAO). Il faut noter que la différence significative de teneur en chlorophylle entre les trois espèces est principalement due aux fortes valeurs mesurées chez *L. racemosa* dans MAO ($80 \mu\text{g cm}^{-2}$) alors que les autres teneurs en chlorophylle d'*A. germinans*, de *R. mangle* et de *L. racemosa* dans MAS sont très proches (entre 51,1 et 57,1 $\mu\text{g cm}^{-2}$). L'effet significatif observé entre espèces sur la surface et la masse foliaire est dû à *L. racemosa* qui forme des feuilles de plus petites dimensions (21 cm ; 0,41 g) comparées à celles d'*A. germinans* et de *R. mangle* (31 cm ; 0,46 g et 42 cm ; 0,63 g respectivement).

Lors des faibles croissances : pendant la saison sèche

Pendant la saison sèche l'effet espèce sur les traits physiologiques a été plus marqué (Table 28). L'assimilation et la conductance stomatique d'*A. germinans*, ont été plus élevées que celles de *L. racemosa* et *R. mangle* en saison sèche. *A. germinans* a conservé les potentiels hydriques les plus bas des trois espèces. Alors que pendant la saison des pluies la teneur en chlorophylle et la SLA n'étaient pas différentes entre espèces, en saison sèche la teneur en chlorophylle et la SLA sont respectivement devenues plus et moins importantes chez *L. racemosa* que chez les autres espèces. De la même manière qu'en saison des pluies les différences de surface et de masse foliaire entre espèces ont été conservées : *R. mangle* fait les feuilles avec des surfaces plus grandes et des masses plus importantes, *L. racemosa* les feuilles les plus petites et les plus légères. Les accroissements ont tous été très proches de 0, mais les accroissements de *R. mangle* sont restés légèrement supérieurs à ceux des deux autres espèces.

3.1.2.4 Différences entre stations

Afin de comparer les stations il a également été choisi de prendre en compte l'effet saison et d'analyser séparément les différences entre stations en saison des pluies et en saison sèche.

Lors de l'optimum de croissance : en saison des pluies

Lorsque les trois espèces sont confondues et pour chaque espèce indépendamment des autres, des différences significatives entre stations ont été constatées pour les traits physiologiques mesurés en saison des pluies (Table 32). Toutes espèces confondues, les différences significatives entre stations concernent l'accroissement en diamètre, l'assimilation, la conductance stomatique, le potentiel hydrique minimum et la SLA. Pour chacune des espèces, des traits physiologiques ont montré des différences entre les deux stations. Pour toutes les espèces, les accroissements en diamètre et les potentiels hydriques ont été significativement plus élevés dans la station MAO. *A. germinans* a également montré des différences significatives d'assimilation en carbone, celle-ci étant plus élevée dans MAO. *L. racemosa* a montré des teneurs en chlorophylle et des SLA plus élevées dans MAO et *R. mangle* a également montré des valeurs de SLA plus fortes dans MAO. D'un point de vue général, même si les traits physiologiques n'ont pas toujours varié de manière significative entre les deux stations, MAO a montré des traits supérieurs à ceux de MAS (Table 28).

Table 32. Effet des stations en saison des pluies pour chaque trait physiologique. Résultats des tests de Mann & Whitney (toutes espèces confondues) et de Kruskal-Wallis (pour chaque station-espèce). Les symboles donnent le niveau de significativité.

Trait physiologique	Toutes espèces		<i>A. germinans</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>R. mangle</i>
	Station	Station-Espèce	Station	Station	Station
Accroissement	***	***	**	**	**
Asat	*	*	*	ns.	ns.
Gs	*	ns.	ns.	ns.	ns.
WUE	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.
Ψ_{\min}	*	***	*	*	*
Chl	ns.	*	ns.	*	ns.
SLA	***	**	ns.	**	*
Surface _f	ns.	**	ns.	ns.	ns.
Masse _f	ns.	**	ns.	**	ns.

($p > 0,05$: ns. ; $0,05 > p > 0,01$: * ; $0,01 > p > 0,001$: ** ; $0,001 > p$: ***)

Lors des faibles croissances : pendant la saison sèche

En saison sèche, les différences significatives entre stations ont été moins nombreuses qu'en saison des pluies (Table 33). Les accroissements sont restés différents entre les deux stations, ceux de MAO étant significativement supérieurs à ceux de MAS pour *L. racemosa* et *R. mangle*. Alors qu'en saison des pluies les SLA n'étaient pas différentes selon les stations pour *A. germinans*, lors de la saison sèche, les SLA ont été supérieures dans MAO. Toutes les différences entre stations observées en saison des pluies sur les autres traits physiologiques, n'ont pas été retrouvées en saison sèche.

Table 33. Effet des stations en saison sèche pour chaque trait physiologique. Résultats des tests de Mann & Whitney (toutes espèces confondues) et de Kruskal-Wallis (pour chaque station-espèce). Les symboles donnent le niveau de significativité.

Trait physiologique	Toutes espèces		<i>A. germinans</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>R. mangle</i>
	Station	Station-Espèce	Station	Station	Station
Accroissement	**	**	ns.	*	***
Asat	ns.	*	ns.	ns.	ns.
Gs	ns.	**	ns.	ns.	ns.
WUE	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.
Ψ_{\min}	ns.	*	ns.	ns.	ns.
Chl	ns.	**	ns.	**	ns.
SLA	*	***	*	ns.	*
Surface _f	ns.	**	ns.	ns.	ns.
Masse _f	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.

($p > 0,05$: ns. ; $0,05 > p > 0,01$: * ; $0,01 > p > 0,001$: ** ; $0,001 > p$: ***)

3.1.3 Caractérisation du xylème, anatomie, conductivité et taux d'embolie

Les caractérisations des xylèmes ont révélé de fortes différences entre les espèces (Figure 72). La densité de vaisseau la plus faible ($<10 \text{ mm}^{-2}$) a été observée pour *L. racemosa* qui a aussi eu les vaisseaux les plus larges ($>0,03 \text{ mm}^2$). *A. germinans* et *R. mangle* ont des densités de vaisseaux similaires dans MAO, mais la densité de vaisseaux a été supérieure pour *A. germinans* par rapport à *R. mangle* dans MAS. Les surfaces du xylème occupées par les lumens des vaisseaux ont été proches pour les trois espèces, *L. racemosa* ayant les valeurs les plus faibles et *A. germinans* les valeurs les plus élevées. La plus forte différence entre *A. germinans* et *R. mangle* concernant l'anatomie des xylèmes concerne la proportion de vaisseaux groupés. Chez *A. germinans* les vaisseaux constituent des groupes de 3 à 5 vaisseaux, alors que les vaisseaux de *R. mangle* sont solitaires. Les longueurs maximales des vaisseaux ont également été variables selon les espèces et les stations. Les plus longs vaisseaux ont été observés chez *L. racemosa* dans MAO et les plus courts chez *A. germinans* dans la même station. Pour *L. racemosa* et *R. mangle* les vaisseaux ont été plus longs dans MAO que dans MAS, alors que l'inverse a été observé pour *A. germinans*.

Les conductivités hydrauliques moyennes ont été très proches pour toutes les espèces dans les deux stations ($1,87$ à $3,29 \cdot 10^{-5} \text{ kg m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$). Cependant, les valeurs individuelles ont été très variables à l'échelle de l'ensemble des mesures allant de $0,25$ à $14,1 \cdot 10^{-5} \text{ kg m s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ avec un coefficient de variation de 180 %. La plus forte valeur de conductivité a été trouvée pour *L. racemosa* dans les deux stations.

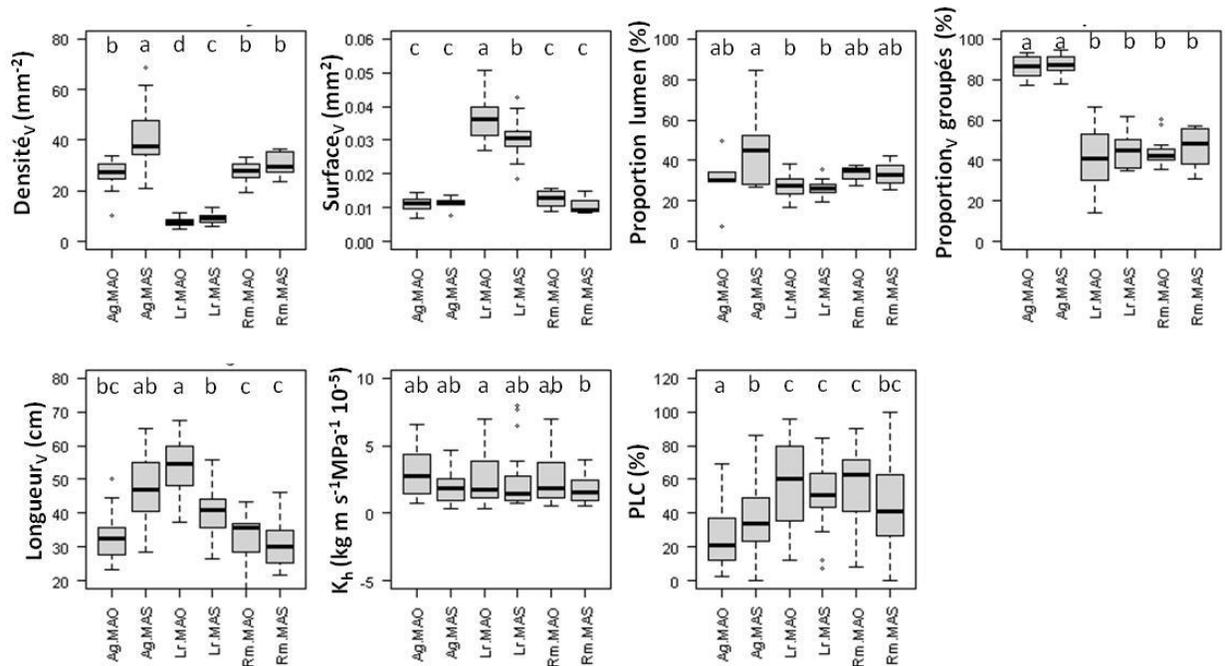


Figure 72. Différences d'anatomie du xylème et de conductivité hydraulique entre les stations- espèces. Densité de vaisseaux ($Densité_V$), surface moyenne d'un vaisseau ($Surface_V$), proportion de surface de lumen dans le xylème ($Proportion\ lumen$), proportion de vaisseaux groupés ($Proportion_V\ groupés$) et longueur maximale des vaisseaux ($Longueur_V$), de conductivité hydraulique (Kh) et de taux d'embolie (PLC) à la fin de la seconde période sèche de 2012. Ag: *A. germinans*, Lr: *L. racemosa*, Rm: *R. mangle*. Les lettres différentes représentent des différences significatives (tests de Mann & Whitney, $p < 0,05$, $n=25$, excepté pour $Longueur_V$ où $n=5$).

La proportion de perte de conductivité (PLC) a fortement varié en fonction des espèces. *A. germinans* a eu les plus faibles taux d'embolie (en moyenne $< 40\%$), *L. racemosa* et *R. mangle* ont eu des taux d'embolie en moyenne plus élevés (54 et 50 % respectivement). Une différence significative entre stations a été trouvée pour le taux d'embolie d'*A. germinans*, les individus de la station MAO ayant un taux d'embolie inférieur à ceux de MAS.

3.1.4 Le cas particulier de la station hyper salée monospécifique à *A. germinans*

La station TAS apparait comme étant la station la plus contraignante à cause de ses fortes salinités en surface et en profondeur. Pourtant en saison des pluies c'est dans cette station que sont relevés les accroissements de diamètre les plus forts (Figure 73) alors que de manière identique les accroissements sont nulles dans toutes les stations. La Table 34 donne les valeurs moyennes des différents traits mesurés sur les *A. germinans* des différentes stations.

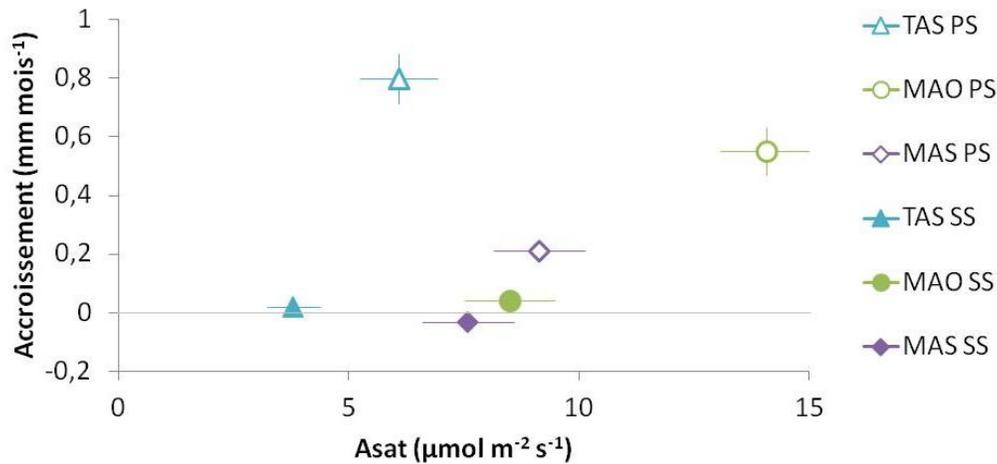


Figure 73. Relation entre accroissement en diamètre et assimilation. En saison des pluies (PS) et en saison sèche (SS), pour TAS, MAO et MAS. Les barres d'erreurs représentent les erreurs types.

Table 34. Valeurs moyennes des traits physiologiques mesurés chez *A. germinans* pendant la saison des pluies et la saison sèche dans TAS. Les valeurs mesurées dans MAO et MAS sont rappelées. Les valeurs moyennes de station-espèce-saison avec la même lettre ne sont pas significativement différentes (tests de Mann Whitney, $p < 0,05$, $n=5$).

Traits	Saison	TAS	MAO	MAS
Accroissement en diamètre (mm mois ⁻¹)	Saison des pluies	0,8 a	0,25 b	0,16 b
	Saison sèche	0,01 c	0 c	-0,04 c
Asat (μmol m ⁻² s ⁻¹)	Saison des pluies	6,08 bc	14,06 a	9,13 b
	Saison sèche	3,8 c	8,49 b	7,59 b
Teneur en chlorophylle (μg cm ⁻²)	Saison des pluies	56,2 a	51,9 ab	55,4 ab
	Saison sèche	42,0 b	46,1 ab	47,4 ab
SLA (m kg ⁻¹)	Saison des pluies	7,17 a	7,57 a	6,4 ab
	Saison sèche	6,87 a	7,08 a	5,63 b
Potentiel hydrique minimum (bar)	Saison des pluies	-25,1 a	-34 a	-45,4 b
	Saison sèche	-59,6 d	-49,8 abc	-52,8 c
gs (mmol m ⁻² s ⁻¹)	Saison des pluies	98 bc	205 a	128 ab
	Saison sèche	44,3 c	120 b	107 b
WUE (μmol mol ⁻¹)	Saison des pluies	61,5 a	71,7 a	76,5 a
	Saison sèche	85,3 a	72,7 a	72,0 a

Pourtant les assimilations en carbone ont été modérés dans la station TAS : 6,1 contre 9,1 et 14,1 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ dans les deux autres stations. En revanche les valeurs de potentiel hydrique sont étonnamment élevées -25 bar dans cette station hypersalée par rapport aux autres (entre -34 et -45 bar) (Table 34) et signifierait que l'état hydrique des *A. germinans* dans la station TAS est meilleur que dans les deux autres stations.

Des différences dans l'anatomie du xylème ont été observées en fonction des stations. Seul l'aire des vaisseaux ($Surface_v$), la conductivité hydraulique initiale (K_h) et les conductivités spécifiques foliaires (K_s) ont été plus importantes dans TAS que dans les deux autres stations (Figure 74).

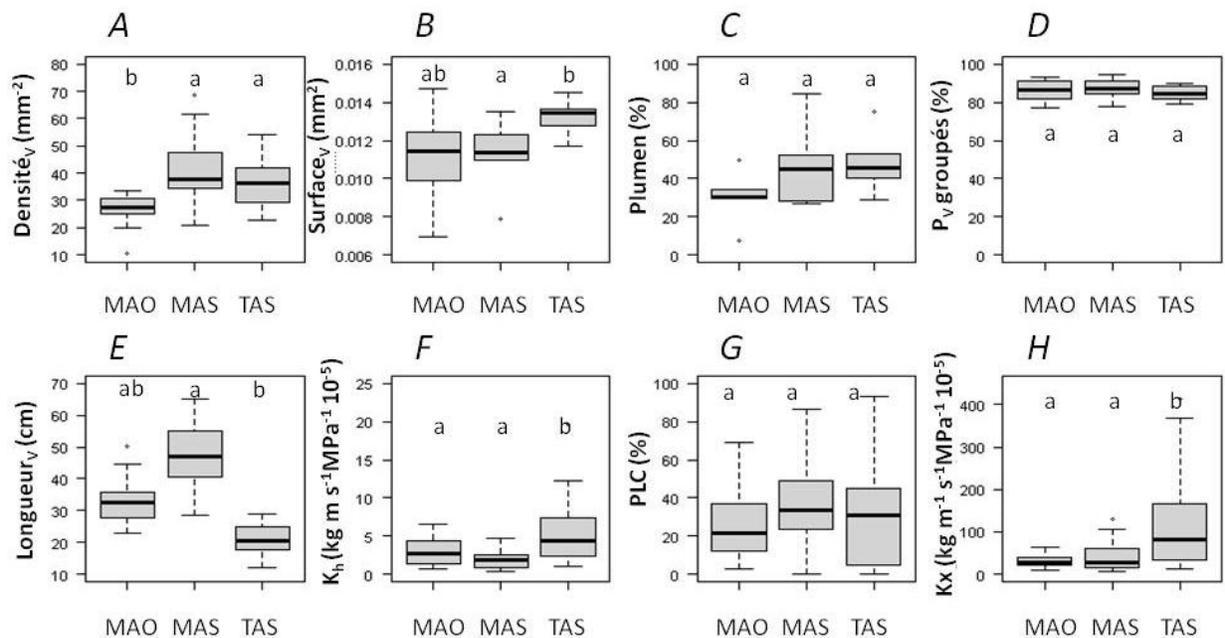


Figure 74. Différences d'anatomie des xylèmes et de conductivité hydraulique entre les *A. germinans* des différentes stations. Densité de vaisseaux ($Densité_v$), surface moyenne d'un vaisseau ($Surface_v$), proportion de surface de lumen dans le xylème (P_{lumen}), proportion de vaisseaux groupés (P_v groupés) et longueur maximale des vaisseaux ($Longueur_v$), conductivité hydraulique (K_h), taux d'embolie (PLC) et conductivité spécifique foliaire (K_s) à la fin de la seconde période sèche de 2012. Les lettres représentent les groupes statistiques (tests de Mann & Whitney, $p < 0,05$, $n = 25$).

La densité de vaisseaux a été moindre dans MAO, et les vaisseaux de TAS légèrement plus larges et moins longs que dans les autres stations. Ces résultats attestent de la plasticité du xylème d'*A. germinans* qui montre une variabilité de ces caractéristiques en fonction des conditions du milieu.

3.2 Discussion

Nos résultats ont montré que les modifications de l'environnement édaphiques entre les saisons ont des conséquences différentes sur les performances et la physiologie des trois espèces de palétuvier étudiées. La station a aussi modifiée significativement la réponse des espèces.

3.2.1 Effet des stations : mangroves arbustive et arborée

L'évolution des paramètres édaphiques entre saisons est caractéristique des modifications observées en saison sèche : le niveau de la nappe a diminué, alors que la salinité du sol et le potentiel RedOx ont augmentée (Ridd and Stieglitz, 2002; Barr et al., 2012). Les deux stations étudiées ont répondu différemment aux saisons, avec des variations plus importantes dans MAS que dans MAO en termes de salinité, de potentiel RedOx et de pH dans les horizons superficiels. Dans MAS, les sols rendus très acides par la saison sèche sont susceptibles d'être plus limitant dans l'acquisition des nutriments (Wakushima et al., 1994; Hinsinger, 2001).

Les caractéristiques édaphiques propres à chacune des stations vont induire des réponses différentes chez les espèces de mangrove. Globalement, les individus de MAO ont montré des accroissements, des assimilations, des teneurs en chlorophylle et des SLA supérieures par rapport à MAS. Ces différences de croissance sont cohérentes avec la structure des deux peuplements (Table 25), car c'est dans la station MAO où les accroissements en diamètre et les assimilations en carbone ont été les plus importants que la surface terrière était la plus importante. Même en saison des pluies, alors que la salinité est moindre et que l'humidité du sol est plus élevée dans MAS, les accroissements en diamètre (*L. racemosa*, *R. mangle*), les assimilations et conductances stomatiques (*A. germinans* et *L. racemosa*), les SLA (*L. racemosa*, *R. mangle*) et les potentiels hydriques sont inférieurs dans MAS. Certaines études menées dans d'autres mangroves arbustives des Caraïbes (McKee et al., 2002; Naidoo, 2006) confirment en effet que le P est un l'élément limitant. Aussi, dans MAS, l'association des faibles teneurs en éléments minéraux à des sols acides est susceptible d'engendrer des carences en nutriments impactant la croissance des palétuviers. Au moment de la saison sèche, les paramètres des horizons superficiels du sol sont modifiés : le pH de surface dans MAS reste plus acide que dans MAO et la salinité est légèrement plus élevée (+ 3,8 g l⁻¹). Par rapport à la saison des pluies, moins de différences physiologiques apparaissent comme étant significatives entre les deux stations. Les conditions de sèche-

resse induisent des accroissements nuls ; les assimilations en carbone, les potentiels hydriques minimum et les conductances stomatiques sont équivalents dans les deux stations dans ces conditions édaphiques limitantes.

L'établissement des différentes structures de la végétation entre peuplements arborés et arbustifs ne semble pas lié à des résistances différentes en saison sèches, mais plutôt à des capacités différentes de croissance en saison des pluies plus élevées en mangrove arborée qu'en mangrove arbustive. La différence de salinité moyenne explique mal les différences de réponses physiologiques observées dans les deux stations. Aussi, il est probable que la pauvreté du sol ainsi que l'amplitude plus importante des variations de la salinité et de pH dans MAS soient à l'origine de la faible surface terrière en mangrove arbustive.

3.2.2 Effet de la saison sur l'accroissement et l'assimilation des espèces

L'accroissement en diamètre s'arrête chez toutes les espèces au moment de la saison sèche (Table 28). Cet arrêt de croissance témoigne des conditions de stress occasionnées par la saison sèche. Ces résultats confirment ceux d'Imbert and Ménard (1997) qui ont montré un ralentissement de la croissance au moment des périodes sèches dans différentes stations de mangrove en Martinique. Des diminutions d'accroissement en diamètre au cours de la saison sèche ont régulièrement été documentés en forêt tropicale (da Silva et al., 2002; Condit et al., 2004; Grogan and Schulze, 2012) et tempérée (Cai et al., 2007) et dans chacune de ces forêts, l'arrêt de croissance a été la plupart du temps relié à une perte des feuilles. Dans notre cas, les individus étudiés sont restés feuillés au cours de la saison sèche, le LAI est resté constant dans MAS et n'a que légèrement diminué (-10 %) dans MAO (Figure 70). Aussi, l'arrêt de croissance serait lié à des contraintes physiologiques, plus qu'à une perte de surface d'assimilation du carbone. Cela correspond à nos observations : le passage de la saison des pluies à la saison sèche s'est accompagné d'une forte baisse de l'assimilation et de la conductance stomatique pour les trois espèces, sur les deux stations. Nos résultats confirment les observations de Sobrado (1999a) qui a montré une réduction de l'assimilation de 40 à 50 % chez des *A. germinans* adultes entre la saison des pluies et la saison sèche. De nombreuses expériences *ex situ* ont montré des assimilations et des conductances stomatiques plus faibles dans des traitements à salinité plus élevée ou mimant des périodes sèches, pour des plantules d'*A. germinans* (Sobrado, 2006; Suarez and Medina, 2006), de *L. racemosa* (Sobrado, 2005) et de *R. mangle* (Lopez-Hoffman et al., 2006). Aussi, il semble raison-

nable de penser que la diminution de la disponibilité en eau au cours de la saison sèche, liée aux fortes valeurs de salinité et à la diminution du niveau de nappe, constitue un stress physiologique qui conduit à une fermeture stomatique et une diminution de l'assimilation en CO₂. Ces observations attestent d'une plasticité saisonnière des traits foliaires liée à l'assimilation du carbone et de l'eau par les espèces de mangrove (Feller et al., 2010; Simpson et al., 2013). Ces modifications du fonctionnement métaboliques des espèces en saison sèche semblent rester dans une gamme physiologiquement « supportable » car ces régulations hydrique et carboné n'ont pas entraîné de réduction significative de l'efficacité d'utilisation de l'eau. De plus, la forte variabilité de WUE observée chez *L. racemosa* et *R. mangle* laisse penser que la baisse d'assimilation ne serait pas uniquement liée à la régulation stomatique. L'accès de toute ou partie de la canopée d'un individu à la lumière, les différences inter individuelles d'efficacité enzymatique, de la capacité à moduler la salinité dans les tissus et les dommages sur les photosystèmes (stress lumineux et production de dérivés réactifs de l'oxygène) explique la variabilité intra spécifique de WUE (Ball and Farquhar, 1984b; Christian, 2005).

Le fonctionnement des trois espèces de mangrove étudiées semble très fortement lié à leurs statuts hydriques. Les valeurs très négatives de potentiel hydrique foliaire mesurées en saison sèche montrent que les trois espèces étudiées abaissent leurs potentiels hydriques pour ne pas perdre leur teneur en eau interne et pour certaines maintenir un flux transpiratoire. Ces potentiels hydriques très négatifs produisent de fortes tensions de la sève et sont à l'origine d'une perte de conductivité hydraulique. Chez toutes les espèces étudiées une perte de conductivité hydraulique importante (souvent > 50 %) liée à l'apparition de bulle d'air dans les vaisseaux conducteurs, phénomène d'embolie, sont observées.

3.2.3 Une réponse fonctionnel propre à chacune des espèces

Malgré un schéma de fonctionnement commun, *L. racemosa*, *R. mangle* et *A. germinans*, montrent des différences dans leurs performances physiologiques au cours des saisons.

3.2.3.1 *R. mangle* et *L. racemosa*

Au moment des campagnes de mesure, *R. mangle* et *L. racemosa* ont connu une diminution significative de leurs traits fonctionnels (assimilation, potentiels hydriques, conductivité hydraulique) malgré des anatomies de xylème assez différentes : les vaisseaux de *R. mangle* sont plus denses,

de plus petits diamètres et moins longs que ceux de *L. racemosa*. Autant *R. mangle* a adopté la même structure de xylème dans les deux stations, autant *L. racemosa* a développé une structure de xylème plus sécuritaire dans MAS que dans MAO, avec des vaisseaux plus étroits et plus courts. Ceci montre la plasticité de cette espèce confirme certaines espèces peuvent adapter leur anatomie de xylème à leur environnement (Choat et al., 2007). En avril, *L. racemosa* et *R. mangle* ont été autant affectés par la saison sèche, cependant, à plus long terme, *L. racemosa* est apparu comme l'espèce la moins capable de retrouver un fonctionnement normal après la saison sèche. Après la campagne de mesure la saison sèche (avril) s'est poursuivie au cours du mois de juin et nos observations de terrain dans MAS ont montré que les houppiers de *L. racemosa* avaient été très défoliés pour ne regagner des feuilles que quatre mois après, après le mois d'octobre 2012 (Figure 75). La sensibilité plus forte de *L. racemosa* à la sécheresse pourrait venir de ces caractéristiques hydrauliques : 50 % de perte de conductivité étant atteint chez *L. racemosa* (avec des vaisseaux moins denses, plus larges et plus longs) avec des potentiels hydriques de -34 bar (Ewers et al., 2004) contre -45 bar pour *R. mangle* (Melcher et al., 2001). Aussi, les différences d'anatomie du xylème déterminant la vulnérabilité hydraulique pourraient avoir un effet pour expliquer les réponses de ces deux espèces à la saison sèche sur le plus long terme.



Figure 75. Photographie d'individus de *L. racemosa* entre la campagne de mesure en saison sèche et 8 mois après lors de la saison des pluies 2012. Les photographies ont été prises le 5 avril 2012 (pour la saison sèche, à gauche) et le 18 octobre (pour le retour de la saison des pluies, à droite). Sur la photographie de droite de nouvelles feuilles commencent à se développer le long du tronc (flèches), mais le houppier demeure défolié.

3.2.3.2 *A. germinans*

A. germinans est apparue comme l'espèce la plus résistante à la saison sèche avec des taux d'embolie inférieurs aux autres espèces et des potentiels hydriques moins négatifs. De plus, en saison sèche, les valeurs d'assimilation d'*A. germinans* ont été au moins deux fois plus élevées que celles des autres espèces. Au Venezuela, dans un contexte plus sec (490 mm de précipitations par an), *A. germinans* a également montré une assimilation significativement supérieure à celles des deux autres espèces étudiées (Sobrado 2000). Ces valeurs d'assimilations plus fortes ont aussi été liées à des valeurs de conductance stomatique élevées en saison sèche. Par ailleurs, le xylème d'*A. germinans* est composé par des vaisseaux de faibles longueurs, de faibles diamètres et très groupés, qui sont autant de caractéristiques permettant d'augmenter la résistance au flux de sève et de limiter son embolie. L'efficacité du fort groupement des vaisseaux réside dans la possibilité de transfert horizontal de la sève brute d'un vaisseau à l'autre : le flux d'eau n'est pas bloqué par le vaisseau embolisé mais peut passer dans un vaisseau voisin pour continuer son ascension (Yanez-Espinosa et al., 2001; Tyree and Zimmermann, 2002). La largeur du lumen augmente la résistance au flux selon la loi de Poiseuille : ils permettent d'augmenter la résistance au flux à potentiel hydrique égal et de retarder l'apparition du phénomène d'embolie (Sperry and Tyree, 1990; Verheyden et al., 2005). Ces caractéristiques d'anatomie du xylème ont déjà été évoquées pour expliquer les distributions de deux espèces de palétuvier au Kenya (*Rhizophora mucronata* et *Avicennia marina*) en tant que facteur de résistance aux conditions sèches et salées (Robert et al., 2009).

Malgré des assimilations supérieures ($>7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), les accroissements d'*A. germinans* ont été équivalents à ceux des deux autres espèces. Ce décalage entre assimilation et accroissement en diamètre peut être en partie expliqué par les coûts de maintenance foliaire chez *A. germinans*, plus importants que ceux de *R. mangle* et *L. racemosa* (Suarez, 2003). De plus, en période sèche et salée les coûts de maintenance augmentent en raison de l'énergie supplémentaire investie dans le fonctionnement des glandes à sel et dans l'ajustement osmotique cellulaire (Parida and Das, 2005). Sur une autre espèce du genre *Avicennia* (*A. marina*), il a d'ailleurs été montré que la respiration, dépense énergétique nocturne, était d'autant plus importante que la salinité du sol était élevée (Fukushima et al., 1997). Aussi, il semble probable que, en période sèche, *A. germinans* ait besoin de plus d'énergie chimique et donc plus de fixation de carbone pour maintenir ses fonctions vitales que *L. racemosa* et *R. mangle*.

L'accroissement dans la station TAS des *A. germinans* est inattendu : c'est dans cette station hypersalée que les accroissements les plus élevés sont observés. Les niveaux de salinité extrême dans cette station ne stimulent pas particulièrement la physiologie et notamment l'assimilation de carbone des arbres adultes. Les plus forts accroissements pourraient être liés à l'apport de carbohydrates autres que ceux directement produits par la photosynthèse. En effet, les arbres disposent d'un compartiment de réserve de carbohydrates qui peuvent être utilisés pour relancer la croissance avant même le débourrement en milieu tempéré (Michelot et al., 2012). La translocation de carbohydrates et de nutriments pourrait être issue de la souche et des tiges sénescents comme cela l'a été supposé pour expliquer la forte croissance des taillis d'*Eucalyptus globulus* (Drake et al., 2013). Cette hypothèse correspondrait bien à la structure de la végétation dans TAS qui est proche de celle d'un taillis avec un fort taux de réitération à la base des troncs.

Par ailleurs, la forte salinité de la station TAS a conduit à quelques différences dans l'anatomie du xylème par rapport aux autres stations. Il semblerait que, malgré les conditions édaphiques particulièrement stressantes en saison sèche dans TAS, *A. germinans* n'ait pas favorisé de faibles diamètres de vaisseaux, mais plutôt une forte redondance (forte densité, faible longueur). Cette anatomie lui permet de conserver un faible taux d'embolie en saison sèche (<40 %) et de maximiser son flux de transpiration (plus forte conductivité spécifique foliaire). L'anatomie de xylème la plus « sure » est celle dans la station MAO avec des vaisseaux de petits diamètres et de faibles longueurs ce qui lui permet d'avoir les taux d'embolie les plus faibles des trois stations (moyenne à 21 %). Aussi, *A. germinans* confirme que des espèces adaptent l'anatomie de leur xylème aux conditions du milieu (Choat et al., 2007). Cependant la salinité seule ne permet pas d'expliquer les différences d'anatomie observée et d'autres facteurs sont nécessaires à prendre en compte pour mieux comprendre l'élaboration de la structure du tissu de conduction de la sève.

Au bout de la période sèche de 2012, les taux d'embolie sont inférieurs à 50 % pour 75 % des individus de cette espèce. Cela témoigne d'une forte résistance à la saison sèche d'un point de vue hydraulique. Cette résistance hydraulique est cohérente avec les fortes conductances stomatiques mesurées en saison sèche. En effet, le schéma de fonctionnement hydraulique classique est que la conductance stomatique diminue fortement avant le début de l'embolie (Cochard, 2002). Dans le cas présent, les mesures d'embolie n'ont pas été conduites au même moment que les mesures de conductances stomatiques et une seconde période sèche a séparé les deux mesures. Au moment de la première période sèche, la conductance stomatique était élevée et on peut penser

que l'embolie n'était pas encore développée, lors de la seconde période, l'embolie a atteint en moyenne 40 % et l'on peut penser que les stomates étaient fermées. Il serait intéressant de confirmer cette hypothèse en réalisant des mesures de la conductance hydraulique et du taux d'embolie au même moment dans des contextes saisonniers différents.

Etant donné les fortes valeurs de conductance stomatique mesurées en saison sèche on peut penser qu'*A. germinans* dispose d'une marge de sécurité hydraulique importante. Toutefois il serait particulièrement intéressant de confirmer cette hypothèse en réalisant des courbes de vulnérabilité de cette espèce¹⁶. Ces courbes permettent de donner le taux d'embolie pour un potentiel hydrique donné et sont connues pour être stables à l'échelle de l'espèce.

3.2.4 Conclusion

Dans cette étude nous avons montré que la croissance et l'assimilation en C diminuaient fortement au cours de la saison sèche chez toutes les espèces de palétuvier quelque soit le type de station. Chez toutes les espèces, les conditions de saison sèche ont conduit à une baisse de l'assimilation en carbone à l'échelle de la feuille et à un arrêt de croissance à l'échelle de l'individu. L'oxygénation des horizons superficiels liée à l'abaissement de la nappe au cours de la saison sèche n'a pas favorisé la croissance des palétuviers. Aussi, la baisse de la disponibilité en eau alliée à l'augmentation de la demande climatique et de la salinité semble être le facteur limitant le plus fort pour le fonctionnement des palétuviers.

Différentes stratégies fonctionnelles sont mises en œuvre par les trois espèces étudiées et induisent des résistances au stress saisonnier plus ou moins fortes. L'anatomie particulière du xylème d'*A. germinans* (vaisseaux fins, courts et groupés) facilite sa résistance aux conditions environnementales de la saison sèche et lui permet de conserver des feuilles fonctionnelles malgré les faibles disponibilités en eau et le coût d'entretien de feuilles fonctionnelles capables excréter le sel. A l'opposé, l'anatomie du xylème de *L. racemosa* (vaisseaux larges, longs, solitaires) augmente le risque d'embolie en saison sèche par rapport aux autres espèces et ses caractéristiques foliaires ne lui permettent pas de maintenir de fortes valeurs d'assimilation. Cependant, en saison des pluies, lorsque les conditions environnementales sont moins stressantes, l'anatomie de *L. ra-*

¹⁶ Une courbe de vulnérabilité a tenté d'être réalisée dans le cadre de ce travail de thèse avec la collaboration d'Hervé Cochard de l'UMR PIAF de Clermont-Ferrand. Cependant les résultats obtenus n'ont pas été convaincants et n'ont donc pas été montrés dans ce manuscrit.

ceмоса permet de transporter la sève plus efficacement jusqu'aux feuilles. Ainsi, l'anatomie du xylème des différentes espèces relate un compromis entre efficacité/croissance lors de la saison des pluies et résistance/survie lors de la saison sèche.

Malgré des différences de structure de la végétation et de composition du sol, les deux stations de mangrove ont montré la même réponse globale à la saison sèche de 2012 avec un arrêt de la croissance pour toutes les espèces. Aussi il est raisonnable de penser que l'ensemble de la mangrove des Caraïbes éprouve, au cours des saisons sèches actuelles, une période de stress physiologique plus ou moins intense selon la situation géomorphologique, ralentissant (voire stoppant) la croissance des palétuviers et le stockage de carbone dans l'écosystème.

Nos résultats montrent que dans le contexte saisonnier actuel certaines espèces de palétuviers ont également de faibles capacités de retour à un état fonctionnel après le passage de la saison sèche. Au-delà des valeurs moyennes annuelles des paramètres édaphiques dans les stations il semblerait que leurs variations (amplitude, vitesse d'augmentation) puissent être importantes pour expliquer les réactions physiologiques des différentes espèces aux saisons. Il apparaît incertain que ces espèces puissent survivre dans un contexte saisonnier plus marqué par le changement climatique. Au-delà d'une diminution des surfaces de mangrove liée à l'augmentation du niveau marin et donc du stock de carbone, une modification du régime des précipitations devrait diminuer les capacités de stockage de carbone dans les écosystèmes de mangrove.

4 Maintien du statut hydrique pendant la saison sèche, mais baisse des échanges gazeux foliaire de *P. officinalis* dans les deux stations de forêt marécageuse

4.1 Résultats

4.1.1 Conditions édaphiques

La différence majeure entre les deux stations de forêt marécageuse est la salinité dans les horizons de surface du sol (Table 35). En saison sèche, la salinité est six fois plus élevée dans FMS que dans FMO, alors qu'en saison des pluies la salinité n'est que deux fois plus élevée. Les autres différences entre les deux stations concernent le niveau d'inondation, le sol est exondé dans FMO en saison sèche alors que le sol de FMS reste inondé.

Table 35. Paramètres du sol pendant la saison des pluies (RS) et la saison sèche (DS) au moment des deux campagnes de mesures des traits physiologiques dans les deux stations d'étude de forêt marécageuse.

Paramètres du sol	FMO		FMS		
	SP	SS	SP	SS	
Sol 5cm	Niveau d'eau (cm)	3,4	-4,7	10,9	2,8
	Salinité (g/l)	8,4	6,3	17,9	39,9
	Teneur en eau (%)	76	80	79	64
	pH	6,77	6,78	6,71	6,75
	RedOx (mV)	-222	-195	-188	-18
Sol 60 cm	Salinité (g/l)	7,7	10,2	30,8	29,8
	Teneur en eau (%)	67	62	55	63
	pH	6,7	6,68	6,77	6,65
	RedOx (mV)	-169	-121	-142	-136

De manière surprenante les potentiels RedOx sont moins négatifs dans FMS que dans FMO. Ceci s'explique par la topographie des stations. FMO compte des buttes très larges et élevées (+40 cm par endroit) au pied des plus grands *P. officinalis* alors que FMS compte des buttes de plus faible hauteur. Autant que possible, les prélèvements des carottes de sol ont été effectués dans les cuvettes. Or, les cuvettes sont restées inondées dans FMO alors qu'elles étaient presque à sec dans

FMS. Le sol était donc plus sec en surface dans FMS que dans FMO et ceci explique les potentiels RedOx élevés mesurés dans FMS.

En profondeur, les salinités des stations ont été stables entre les deux saisons, celle de FMS a été trois fois plus élevée que celle de FMO. Les analyses de composition chimique des sols¹⁷ ont également permis de montrer que la station FMS était moins fertile que la station FMO avec moins de P₂O₅ et une capacité d'échange cationique plus faible.

4.1.2 Traits physiologiques, différences entre stations et entre saisons

Malgré de fortes différences de conditions édaphiques et de structure de la végétation, les traits physiologiques mesurés sur les stations FMO et FMS sont équivalents (Table 36). La seule différence significative entre les deux stations concerne la teneur en chlorophylle mesurée au moment de la saison sèche.

Table 36. Valeurs moyennes des traits physiologiques mesurés de *P. officinalis* pendant la saison des pluies et la saison sèche dans les deux stations d'étude (FMO et FMS). Les valeurs moyennes de station-espèce-saison avec la même lettre ne sont pas significativement différentes (tests de Mann Whiney, $p < 0,05$, $n = 10$ pour l'accroissement en diamètre et 5 pour les autres traits).

Traits	Saison	FMO	FMS
Accroissement (mm mois ⁻¹)	SP	0,26 a	0,15 a
	SS	0,05 b	0,01 b
Asat (μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	SP	15,1 a	13,1 a
	SS	8,7 b	8,0 b
Chl (μg cm ⁻²)	SP	77,7 ab	84,4 a
	SS	71,4 b	82,5 a
SLA (m kg ⁻¹)	SP	14,1 a	13,7 a
	SS	13,7 a	13,5 a
Ψ _{min} (bar)	SP	-4,0 a	-5,4 a
	SS	-11,8 b	-6,8 ab
gs (mmol m ⁻² s ⁻¹)	SP	183 a	117 ab
	SS	120 ab	109 b
WUE (μmol mol ⁻¹)	SP	93 ab	140 a
	SS	75 b	75 b

Les différences des valeurs des traits physiologiques entre la saison sèche et la saison des pluies sont illustrées dans la Figure 76. Les accroissements en diamètre, les assimilations en carbone, les

¹⁷ La composition chimique des sols est donnée dans le chapitre 2 (p76)

potentiels hydriques et l'efficacité d'utilisation de l'eau ont diminué significativement de la saison des pluies à la saison sèche. En revanche, la teneur en chlorophylle et la conductance stomatique sont restées constantes entre les saisons.

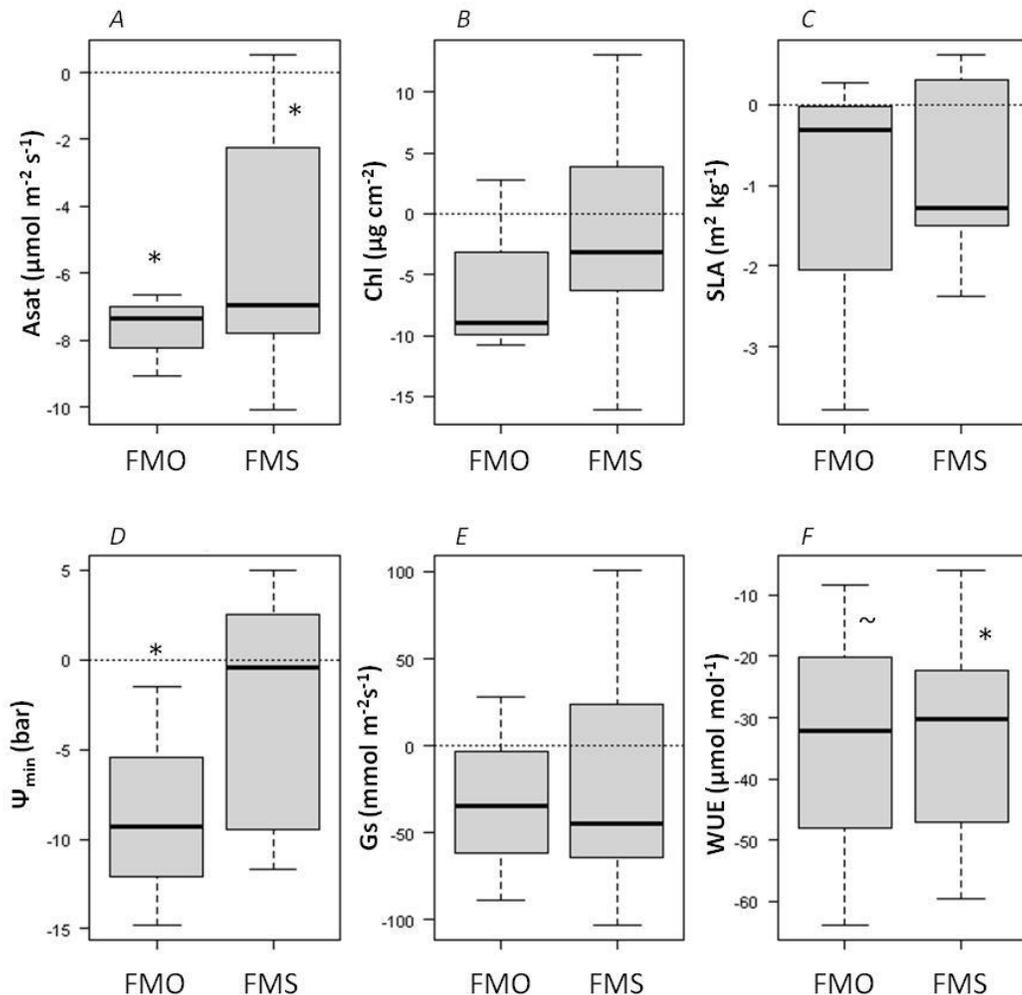


Figure 76. Différences de traits entre la saison sèche et la saison des pluies. Assimilation (A), teneur en chlorophylle (B), SLA (C), potentiel hydrique minimum (D), conductance stomatique (E) et efficacité d'utilisation de l'eau (F) entre la saison des pluies et la saison sèche pour chaque station d'étude. Les * et ~ indiquent des différences significatives entre les saisons respectivement aux seuils de 0,05 et 0,1 (tests de Wilcoxon, n = 5).

4.1.3 Anatomie du xylème et conductivité hydraulique

La Figure 77 représente les valeurs des paramètres anatomiques du xylème des *P. officinalis* dans les stations FMO et FMS ainsi que les valeurs de conductivités hydrauliques natives et spécifiques mesurés fin juin 2012. Les anatomies de xylème dans les deux stations sont assez semblables. Les proportions occupées par les lumens, les proportions de vaisseaux groupés et les lon-

gours des vaisseaux sont équivalentes. Les densités de vaisseaux tendent à être plus faibles dans la station FMS que dans FMO pour une surface unitaire de vaisseau légèrement supérieure. Si les conductivités hydrauliques natives sont équivalentes, les conductivités spécifiques foliaires et xylémiques sont significativement supérieures dans FMS par rapport à FMO. Ces différences sont dues à des surfaces de xylème et de feuilles plus petites dans FMS que dans FMO.

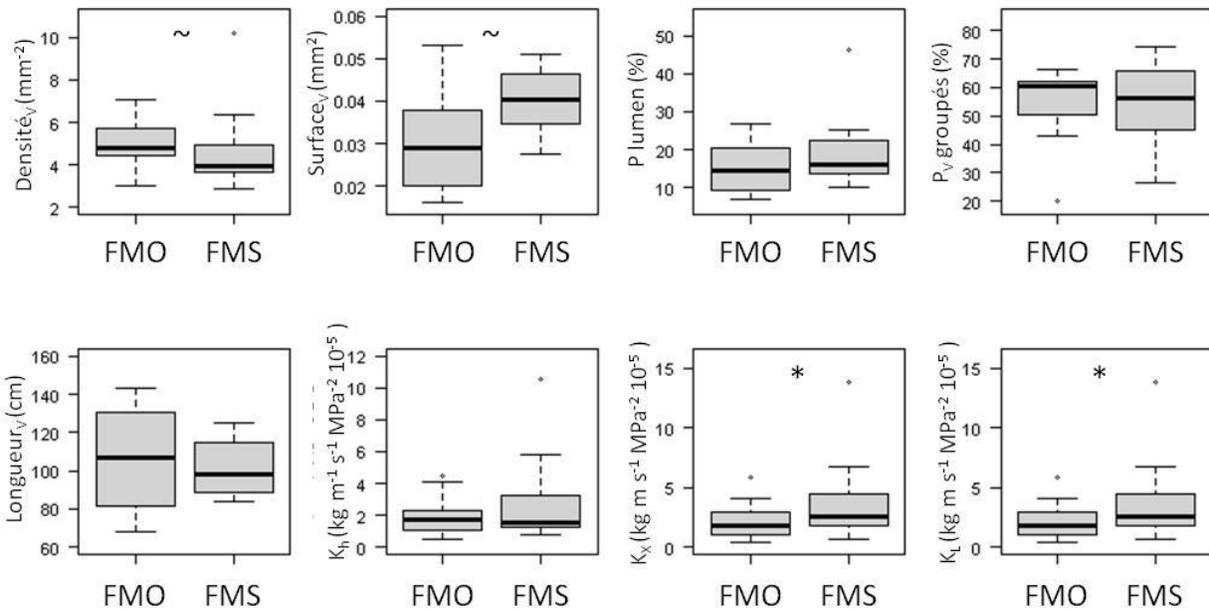


Figure 77. Différences d'anatomie des xylèmes et de conductivité hydraulique entre les stations. Densité de vaisseaux (Densité_v), surface moyenne d'un vaisseau (Surface_v), proportion de surface de lumen dans le xylème (P lumen), proportion de vaisseaux groupés (P_v groupés) et longueur maximale des vaisseaux (Longueur_v), et différences de conductivité hydraulique native (K_h), des conductivités spécifiques xylémique (K_x) et foliaire (K_L) à la fin de la seconde période sèche de 2012. Les symboles * et ~ au centre des figures représentent des différences significatives entre stations selon des tests de Mann & Whitney respectivement aux seuils p<0,05 et p<0,1 (n=20).

4.1.4 Composition isotopique de la sève et des sources d'eau potentielles

Des mesures isotopiques de la sève des *P. officinalis* ont été réalisées afin de vérifier si l'eau de la sève provenait directement de la pluie ou de la nappe. La Figure 78 illustre les résultats de composition isotopique $\delta^{18}\text{O}$ de la sève et des principales sources d'eau potentielles. La signature isotopique de la sève est assez éloignée de celle de la pluie le 17 octobre 2012 mais les deux signatures se rapprochent lors de la mesure du 26 octobre 2012. Les valeurs très négatives du $\delta^{18}\text{O}$ le 17 octobre sont dues à des précipitations très importantes apportées par la tempête tropicale Raphael. Les valeurs du 26 octobre sont proches des valeurs usuellement mesurées en Guadeloupe.

En considérant que la majorité de la sève provient de la source ayant la signature isotopique la plus proche, les prélèvements d'eau seraient essentiellement réalisés à 30 et 60 cm de profondeur dans les deux stations.



Figure 78. Composition isotopique de la sève et des sources de prélèvement d'eau potentielle dans les deux stations de forêt marécageuse, les 17 et 26 octobre 2012. La source d'eau potentielle la plus proche de la sève indique la source de prélèvement principale de l'eau.

4.2 Discussion

4.2.1 L'accroissement en diamètre expliqué par les traits foliaires

Dans les deux stations de forêt marécageuse, les accroissements sont significativement supérieurs en saison des pluies par rapport à la saison sèche. La différence d'accroissement entre les stations lors de cette mesure d'accroissement d'a pas été significative. Or, il a été montré dans le chapitre III que, lorsque toutes les sessions de mesure étaient prises en compte, les différences d'accroissement entre les deux stations devenaient significatives (p141). Il est possible qu'en répétant les sessions de mesures d'échanges gazeux foliaires en forêt marécageuse les différences d'assimilation entre stations deviennent significatives.

Même s'il ne s'agit que de quatre relevés, les baisses d'assimilation et d'accroissement semblent liées : la relation est étroite ($r^2=0,96$, $n=4$) et gagnerait à être testée de manière plus extensive en multipliant les sessions de mesure des échanges gazeux foliaires. De la même manière que pour

A. germinans, les individus suivis pour les EGF et pour les accroissements en diamètres n'étaient pas les mêmes. Mesurer sur les mêmes individus l'assimilation et l'accroissement en diamètre permettrait de tester le lien entre ces deux traits de manière plus robuste. Aussi, il semblerait que la baisse d'accroissement au moment de la saison sèche soit due à la baisse d'assimilation en carbone. Cette baisse d'assimilation en carbone est en partie due à une baisse de la conductance stomatique, mais d'autres facteurs entrent en jeu étant donné que l'efficacité d'utilisation de l'eau diminue également de la saison des pluies à la saison sèche. La salinité seule et son impact sur le fonctionnement enzymatique (Flowers et al., 1977) ne permet pas d'expliquer cette baisse d'efficacité d'utilisation de l'eau étant donné qu'elle reste constante dans la station FMO. La photoinhibition pourrait être un des facteurs explicatifs de cette diminution d'assimilation. Dans le chapitre III de bonnes corrélations entre les accroissements en diamètre et des paramètres météorologiques liés à la sécheresse de l'air avaient été trouvées (p144). Il est possible que la sécheresse de l'air ait favorisé une baisse de la conductance stomatique et que les photosystèmes aient été endommagés par les forts rayonnements perçus au moment de la saison sèche ($>2300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ vers midi). Il serait intéressant de tester la photoinhibition par des courbes assimilation - éclaircissement sous différentes conditions de sécheresse de l'air pour vérifier cette hypothèse.

4.2.2 Acclimatation à la salinité et alimentation en eau des *P. officinalis*

Il est surprenant de noter que malgré une salinité quasiment constante entre les deux saisons dans FMO, les potentiels hydriques minimums ont chuté de manière significative. Au contraire, dans la station FMS qui a connu une forte augmentation de la salinité (+120 %) entre les deux saisons, le potentiel hydrique minimum n'a pas diminué de manière significative. Différentes hypothèses pourraient expliquer ce paradoxe : (i) dans FMS, *P. officinalis* s'est plus acclimaté à la salinité et a subi moins de dommages lorsqu'elle augmente en saison sèche, (ii) entre les deux stations, les arbres ne s'alimentent pas en eau dans les mêmes couches du sol.

Il apparaît clairement que *P. officinalis* est parvenu à s'acclimater aux conditions de salinité dans FMS. Les mesures des échanges gazeux foliaires réalisées dans cette station montrent que cette espèce maintient un potentiel d'assimilation en carbone élevé et les accroissements en diamètre ne sont pas trop inférieurs à ceux de FMO. Les précédents travaux dans la littérature avaient montré que, *ex situ*, la tolérance à la salinité de *P. officinalis* ne dépassait pas 20 g l^{-1} et car la biomasse produite devenait négligeable à partir de cette salinité (Dulorme et al., 2010).

Toutefois l'efficience d'assimilation ne permet pas d'expliquer l'absence de baisse de potentiel hydrique. En effet, une salinité de 40 g l^{-1} en saison sèche correspond à un potentiel osmotique d'environ -28 bar, soit des potentiels quatre fois plus bas que les potentiels hydriques foliaires mesurés au même moment. Pour éviter des pertes d'eau par retour de flux il est donc impossible que les *P. officinalis* s'alimentent dans les couches d'eau dont la salinité a été mesurée. Il est également possible que les couches préférentielles pour l'alimentation en eau changent en fonction des saisons, comme cela l'a déjà été observé dans un écotone avec la mangrove (Ewe et al., 2007). En saison sèche, les horizons superficiels au niveau des buttes au pied des arbres demeurent exondés et reçoivent de l'eau de pluie moins salée. Il est possible que dans de telles conditions les *P. officinalis* orientent leur alimentation en eau dans ces horizons. Aussi, il serait intéressant de réaliser des mesures conjointes des potentiels hydriques et de la composition isotopique de la sève et des sources potentielles au cours de la saison sèche.

5 Conclusion du chapitre IV

Les résultats obtenus dans les différentes stations montrent que toutes les espèces ont diminué leur assimilation en carbone pendant la saison sèche. Cette baisse d'assimilation s'est faite de manière concomitante avec une baisse d'accroissement en diamètre et montre donc que les espèces des forêts côtières inondables subissent de forts stress en période sèche.

La baisse d'assimilation est à relier avec des facteurs de régulation stomatique et non stomatique. Une baisse de la conductance stomatique a été mesurée dans toutes les stations. La diminution de la conductance stomatique limite le flux entrant de CO₂, la photosynthèse et la production primaire. Dans certaines stations (MAS, forêt marécageuse) et pour certaines espèces (*L. racemosa*, *R. mangle* et *P. officinalis*) des facteurs non stomatiques sont impliqués dans la baisse de l'assimilation. Ceux-ci peuvent être l'augmentation de la teneur en sel des feuilles et/ou l'augmentation des espèces réactives de l'oxygène qui affectent le fonctionnement enzymatique.

Quel que soit le facteur de régulation de l'assimilation, celui-ci semble étroitement lié avec le statut hydrique des différentes espèces. La baisse de la disponibilité en eau dans le sol et l'augmentation de la salinité de la solution du sol au moment de la saison sèche sont à l'origine de la dégradation des statuts hydriques de toutes les espèces de mangrove.

En forêt marécageuse le potentiel hydrique n'a pas varié en étroite corrélation avec la salinité. Cette observation laisse à penser que d'autres phénomènes, tels que la sécheresse atmosphérique, sont à même de modifier le statut hydrique de *P. officinalis* et que cette espèce parvient à varier, en fonction des saisons, les horizons du sol dans lesquels elle prélève l'eau pour son fonctionnement. Dans les deux stations de forêt marécageuse, la différence de biomasse sur pied (cf. CHPT 3) n'est pas due à une différence du potentiel d'assimilation et ce sont d'autres éléments du bilan carbone de ces stations qui seraient à avancer (baisse de surface foliaire, respiration élevée, coûts de fabrication et de maintenance des différents organes plus importants dans FMS) pour l'expliquer.

Par ailleurs, que cela soit pour l'accroissement en diamètre dans le chapitre III ou pour les traits physiologiques foliaires du chapitre IV, les niveaux de salinité seuls ne permettent pas d'expliquer l'ensemble des réponses des arbres. D'autres éléments tels que la fertilité du sol mais

aussi le pattern de variation (amplitude, vitesse d'augmentation) des paramètres environnementaux (salinité, pH) peuvent moduler les réponses physiologiques observées.

6 Summary of chapter IV

A strong decrease of carbon assimilation was observed during the dry season for all the species in all the stations. This decrease of carbon assimilation was simultaneous with a decrease in diameter increment, according to the hypothesis stated at the beginning of this chapter: environmental stress during the dry season lead to a decrease in carbon assimilation that explain the diameter increment decrease observed in chapter III.

This decrease of carbon assimilation has to be linked with stomatal and non stomatal regulations. Indeed, a decrease of stomatal conductance was measured in all the stations. And a low stomatal conductance restricts CO₂ influx, photosynthesis and primary production. In some stations (MAS and swamp forest stations) and for some species (*L. racemosa*, *P. officinalis*), stomatal conductance does not explain all the carbon assimilation decrease and non stomatal factors are involved. They may consist in intra cellular salinity increase and/or increase of oxygen reactive species that impact enzymatic machinery.

Carbon assimilation decrease seems to be strongly related to water status. Low water availability in soils and high salinity during the dry season both lead to very low water potential for all the mangrove tree species. These conditions may lead to a hormonal pathway (ABA) that is known to induce a stomatal closure.

In swamp forest, water potentials were not explained by soil salinity. This result underlines the fact that other factors, such as atmospheric drought, may be involved in water status of *P. officinalis*, and/or that this species manage to change the depth of water uptake according to seasons.

Moreover, seasonal salinity variations only do not explain diameter increment (chapter III) and physiological traits (chapter IV) variations. Other factors such as soil fertility, but also patterns of variation (range, increase speed, frequency...) of environmental parameters (salinity, pH) seem to modulate physiological traits.

CHAPITRE V :

EFFET DE VARIATIONS DE LA SALINITE SUR LA CROISSANCE
ET L'ECOPHYSIOLOGIE DES ESPECES DE FORET COTIERE
INONDABLE AU STADE PLANTULE

Introduction

Dans les chapitre III et IV, la croissance et l'écophysiologie des arbres de forêt côtière inondable ont pu être bien reliées aux fluctuations saisonnières de l'environnement climatique ou édaphique. Parmi tous les paramètres édaphiques à l'origine de stress potentiels, la salinité apparait comme l'un des plus contraignants car elle affecte la disponibilité en eau du sol et les ions Na^+ et Cl^- ont un effet toxique sur le métabolisme (Munns, 2002; Krauss et al., 2008; Munns and Tester, 2008; Parida and Jha, 2010).

Les effets de la salinité sur les espèces ligneuses des forêts côtières inondables ont été appréhendés *in situ*, sur le terrain, (Cheeseman et al., 1991; Cheeseman et al., 1997; Naidoo et al., 1998; Suarez, 2003; Ewers et al., 2004; Suarez, 2005; Falqueto et al., 2008; Muller et al., 2009a) mais cette approche ne permet pas de distinguer strictement les effets liés aux différences de salinité (dans l'espace et/ou dans le temps), des effets liés aux différences des autres descripteurs édaphiques (inondation, pH, RedOx...) entre deux stations ou entre deux saisons. Une autre approche a consisté à travailler, *ex situ*, dans le cadre d'expériences en conditions contrôlées avec des traitements à différentes salinités (Sobrado, 1999b; Suarez and Sobrado, 2000; Sobrado, 2005; Cardona-Olarte et al., 2006; Suarez and Medina, 2006; Dulormne et al., 2010). La plupart des études *ex situ* ont cherché à mettre en évidence les différences de réponses au stress salin dans des traitements maintenus à différents niveaux de salinité constante et ont permis de montrer les multiples effets du stress salin décrit dans le chapitre I (p40). L'approche des réponses au stress en conditions contrôlées est complémentaire de l'étude des réponses sur le terrain mais, jusque là, elle n'a pas cherché à rendre compte de certaines conditions propres au terrain, comme les fluctuations de salinité dans le temps. En effet, les réponses physiologiques des espèces de forêt côtière inondable aux fluctuations de la salinité ont été très peu abordées dans la littérature (uniquement Ball and Farquhar, 1984a; Lin and Sternberg, 1993; Sobrado, 1999b). Des synthèses récentes de la littérature sur l'écophysiologie des espèces de mangrove (Krauss et al., 2008; Wang et al., 2011) ont souligné ce manque d'informations et le comportement des plantes par rapport à ces fluctuations de la salinité reste au niveau d'hypothèses. Les espèces pourraient soit (i) profiter des fenêtres de temps à faible salinité pour maximiser leur croissance ce qui permettrait à certaines espèces de survivre dans des environnements où la salinité moyenne est supé-

rieure à leur tolérance (Orcutt and Nielsen, 2000), ou bien (ii) la fluctuation en elle-même pourrait constituer un stress pour le fonctionnement des espèces, celles-ci devant se ré acclimater de manière répétée aux nouvelles conditions du milieu (Krauss et al., 2008).

En effet, lors de modifications de son environnement une plante s'acclimate aux nouvelles conditions auxquelles elle est confrontée. Les nouvelles conditions peuvent entraîner de nouvelles performances de la plante dont l'élaboration passe par une phase d'acclimatation. Dans le cas d'un contact avec une solution saline, différents processus couvrant différentes échelles de temps peuvent être considérés (Munns, 2002). A l'échelle de l'heure le taux d'élongation des tissus est modifié par une baisse de la turgescence et de la croissance cellulaire (Cramer and Bowman, 1991), à partir de plusieurs jours les concentrations ioniques sont déséquilibrées, au-delà de la semaine les feuilles peuvent être impactées et la survie de la plante dépend de sa capacité à maintenir un taux de production de feuille supérieur au taux de perte foliaire (Munns, 2002). Or, les modifications de fonctionnement de la plante pour s'acclimater à une nouvelle salinité entraînent un « coût » d'acclimatation. Par exemple, la modification des équilibres osmotiques nécessite la production de plus de composés osmotiques solubles (pinitol, mannitol, proline...) ce qui entraîne une dépense supplémentaire pour la plante (Parida and Jha, 2010). Une fois le nouvel équilibre osmotique atteint la plante peut réduire ses dépenses d'acclimatation et investir davantage dans sa croissance. Aussi, un environnement avec une salinité moyenne élevée mais constante pourrait être moins stressant qu'un environnement avec une salinité moyenne plus faible mais très fluctuante dans le temps.

Le chapitre II a montré que les variations saisonnières de la salinité dépendaient étroitement des précipitations et des variations du niveau de la mer. Or, les modèles de projections du climat anticipent une augmentation du niveau de la mer associée à une réduction des précipitations sur la région Caraïbes, avec un déficit principalement marqué lors de la saison sèche (Campbell et al., 2011; Biasutti et al., 2012). Un déficit de précipitations lors des mois les plus secs pourrait entraîner (i) une augmentation de la vitesse d'augmentation de la salinité et (ii) une augmentation de l'amplitude de la salinité. Ces mêmes modèles soulignent également le fait que le climat sera plus instable. Des saisons sèches plus longues mais entrecoupées de forts épisodes pluvieux (tels qu'il a été observé dans le cadre de cette étude lors des mois d'avril et de mai 2012) est également un scénario à envisager. Dans ce dernier cas, les arbres de forêt côtière inondable seraient soumis à des salinités élevées pendant une longue période entrecoupée d'une chute brutale de la salinité.

Ce chapitre propose de tester les hypothèses d'Orcutt & Nielsen (2000) et de Krauss et al. (2008) au travers d'une expérience en conditions contrôlées *ex situ*. L'expérience a cherché à confronter les quatre espèces de forêt côtière inondable à différents profils de variations de la salinité inspirés des variations de la salinité *in situ*. Les effets d'une augmentation rapide de la salinité ont été comparés par rapport aux effets d'une augmentation lente de la salinité ; et les effets d'une salinité élevée entrecoupée d'une période à salinité nulle ont été comparés aux effets d'une salinité élevée maintenue constante.

Les résultats de cette expérience sont présentés sous forme d'articles. Le premier regroupe les réponses des espèces de mangrove (*A. germinans*, *L. racemosa* et *R. mangle*) aux variations de la salinité calibrées sur deux niveaux de référence, à 40 et à 60 g l⁻¹. Cet article a été publié dans le journal Plant & Soil, en ligne le 12 avril 2014. Le second article fait état des réponses de *P. officinalis* par rapport à des variations calibrées sur des salinités de 10 et 30 g l⁻¹, il a été soumis à la revue Trees – Structure and Function le 31 mars 2014. Les versions publiées et soumises de ces travaux sont présentées en annexe en fin de document.

Increasing fluctuations of soil salinity affect seedling growth performances and physiology in three Neotropical mangrove species

Félix Bompy¹, Gauthier Lequeue¹, Daniel Imbert¹, and Maguy Dulormne^{1*}

¹ EA 926 DYNECAR, Université des Antilles et de la Guyane, UFR des Sciences Exactes et Naturelles, BP 592, 97 159 Pointe-à-Pitre cedex, Guadeloupe (F.W.I.), France

*Corresponding author TEL No: +33 590 690 56 38 86; FAX No: +33 590 590 48 30 65, e-mail: mdulormn@univ-ag.fr

Keywords Acclimation • *Avicennia germinans* • Hypersalinity • *Laguncularia racemosa* • Leaf gas exchange • *Rhizophora mangle* • Salt stress

Accepté par Plant & Soil, le 12 avril 2014

Abstract

Background. Micro-tidal wetlands are subject to strong seasonal variations of soil salinity that are likely to increase in amplitude according to climate model predictions in the Caribbean. Whereas the effects of constant salinity levels on the physiology of mangrove species have been widely tested, little is known about the processes of acclimation to different patterns of salt variation.

Aims and Methods. The aim of this experiment was to characterize the consequences of salinity increase rate (slow versus fast) and salinity fluctuations over time versus constant salt level. Seedling mortality, growth and leaf gas exchange of three mangrove species, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* and *Rhizophora mangle* were investigated in semi-controlled conditions at different salt levels (0, 40, 60 ‰ and, only for *A. germinans*, 80 ‰).

Results. Slow salinity increase up to 40 ‰ induced acclimation mechanisms to salt conditions, improving the salt tolerance of *A. germinans* and *L. racemosa*, but had no effect on *R. mangle*. During fluctuations between 0 and 40 ‰, *A. germinans* and *R. mangle* were not affected by a salinity drop to 0 ‰, whereas *L. racemosa* took advantage of the brief freshwater episode.

Conclusions. This study provides new insights into physiological resistance and acclimation to salt stress. We show that seasonal variations of salinity may affect mangrove seedlings' morphology and physiology as much as annual mean salinity. Moreover, more severe dry seasons due to climate change may impact mangrove structure and species composition through higher mortality rates and physiological disturbance at the seedling stage.

Résumé

Contexte. Les mangroves des zones à faible amplitude de mare sont sujettes à de fortes variations de la salinité du sol qui, selon les modèles climatiques à l'échelle des Caraïbes, pourraient augmenter en amplitude. Alors que les effets de différents niveaux de salinité maintenus constants dans le temps sur la physiologie des principales espèces de mangrove ont déjà largement été testés, peu de connaissances sont disponibles sur les processus d'acclimatation de ces espèces aux variations de la salinité.

Objectifs et méthodes. Le but de cette expérience est de caractériser les conséquences de différentes vitesses d'augmentation de la salinité (comparaison d'une augmentation rapide et d'une augmentation lente de la salinité) et de fluctuations de la salinité par rapport à une salinité constante. La mortalité et les échanges gazeux foliaires des plantules des principales espèces de palétuvier des Caraïbes (*Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa* et *Rhizophora mangle*) ont été suivis pour différents patterns de variation de la salinité atteignant différentes valeurs (0, 40 et 60 g l⁻¹ et pour *A. germinans* uniquement 80 g l⁻¹).

Résultats. L'augmentation lente de la salinité jusqu'au 40 g l⁻¹ a entraîné une bonne acclimatation à la salinité en augmentant la tolérance d'*A. germinans* et de *L. racemosa* par rapport à une augmentation rapide, mais n'a eu d'effet positif sur *R. mangle*. Les variations de la salinité entre 40 et 0 g l⁻¹ n'ont pas affecté la physiologie d'*A. germinans* et de *R. mangle*, alors que *L. racemosa* est parvenu à augmenter sa biomasse grâce au court épisode à salinité nulle.

Conclusions. Cette étude apporte de nouveaux éléments dans la compréhension de la résistance des palétuviers à la salinité et dans les processus d'acclimatation. Nous avons montré que les variations saisonnières de la salinité en elles-mêmes pourraient tout aussi bien affecter la morphologie et la physiologie des plantules de mangrove que la salinité annuelle moyenne. Des saisons sèches plus sèches liées au changement climatique seraient à même d'impacter la structure et la composition des mangroves en augmentant les taux de mortalité et en perturbant la physiologie des plantules.

Introduction

Mangrove forests cover about 15 million hectares worldwide (Spalding et al. 2010). Their structure and species composition are driven by several environmental gradients, among which salinity is one of the most important (Duke et al. 1998; Ball 2002), particularly in micro-tidal wetlands (Castaneda-Moya et al. 2006; Urrego et al. 2009), where high soil salinity values are observed during the dry season.

The effects of constant salinity on the morphology and physiology of mangrove seedlings have been widely documented (Cheeseman 1988; Sobrado 1999a; Suarez and Sobrado 2000; Krauss and Allen 2003; Sobrado 2005; Ye et al. 2005; Cardona-Olarte et al. 2006; Lopez-Hoffman et al. 2006; Suarez and Medina 2006). In most investigations focusing on the effects of salinity, seedlings were grown at a constant salinity level in semi-controlled conditions. Optimum salinity level for mangrove seedlings growth has been reported to be around 10 ‰ for both *Avicennia germinans* (Suarez 2005) and *Rhizophora mangle* (Werner and Stelzer 1990), and 0 ‰ for *Laguncularia racemosa* (Cardona-Olarte et al. 2006). The values of variables such as biomass, total leaf area and leaf gas exchange have been observed to decrease markedly when salinity increases above optimum values. The maximum salt concentrations reached in semi-controlled experiments on seedlings have been assessed at 55 ‰ for *A. germinans* (Suarez and Medina 2006), 40 ‰ for *L. racemosa* (Cardona-Olarte et al. 2006) and 58 ‰ for *R. mangle* (Lopez-Hoffman et al. 2006), but field surveys (Flower and Imbert 2006; Lugo et al. 2007) show that the salinity of mangrove soils may temporarily reach higher levels: 115 ‰, 85 ‰ and 85 ‰ in *A. germinans*, *L. racemosa* and *R. mangle* stands respectively. Further investigations are needed to understand the physiological responses of mangrove species to such extreme salt concentrations.

In the field, soil salinity fluctuates according to the amount and frequency of rainfall, to soil surface evaporation and to root-water extraction (Hutchings and Saenger 1987). In tropical regions with contrasted patterns of annual rainfall, mangrove trees have therefore to deal with highly fluctuating top soil salinity levels (from 0 ‰ up to 100 ‰) throughout the year (Elster 2000; Flower 2004). Moreover, in the Caribbean, global circulation models anticipate a reduction of annual precipitations and more extreme climatic events such as droughts and major tropical storms (Campbell et al. 2011; Biasutti et al. 2012). A change in the amplitude of seasonal rainfall patterns may lead to faster and deeper salt fluctuations in the top of soil, with the potential to af-

fect the physiology of trees, saplings and seedlings (Cai et al. 2007; Stahl et al. 2013). Several studies examine the physiological responses of plants to the spatial heterogeneity of soil salinity, as related in the review by Bazihina et al. (2012). However, as pointed out by Krauss et al. (2008) and Wang et al. (2011), there is a lack of knowledge on the growth and physiological responses of halophytic species to fluctuating salinity levels. It appears that exposure to constant salinity levels could be less physiologically demanding than exposure to fluctuating salinity levels, due to the high energetic cost of acclimation investments (Krauss et al. 2008). Indeed, *R. mangle* showed lowered leaf gas exchange rates in fluctuating salinities, while the frequency of these fluctuations had no effect (Lin and Sternberg 1993). In a context of increasingly contrasted seasonality, the ability to recover after a salt stress and to make the most of brief periods of low salinity may be keys to species survival (Orcutt and Nielsen 2000). We hypothesized that the three most common mangrove species in the Neotropical region should have different acclimation abilities in order to take opportunistic advantage of a slow rather than a sudden salinity increase and of a short episode of low salinity during a high salinity period.

The aim of this work was therefore to examine the response in terms of growth, mortality rate, and leaf gas exchange of three Caribbean mangrove species (*A. germinans*, *L. racemosa* and *R. mangle*) to (i) different rates of soil salinity increase (slow versus fast increase of soil salinity from 0 to 40, 60, or 80 ‰), and to (ii) salinity fluctuations (fluctuations over time between 0 and 40 ‰, 0 and 60 ‰ or 0 and 80 ‰ versus constant salinity).

Materials and methods

Plant culture

Recently fallen seeds and seedlings of *Avicennia germinans* (L.) L., *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn.f. and *Rhizophora mangle* L. were collected in the French Lesser Antilles island of Guadeloupe (16°17' N, 61°31' W), between the Belle-Plaine and Perrin channels, at the end of October 2010. Seeds were placed on damp peat during 1 week to germinate. Seedlings were transferred to 4 L plastic nursery pots filled with commercial peat (pH (H₂O): 6; N: 120 mg l⁻¹; P₂O₅: 140 mg l⁻¹; K₂O: 160 mg l⁻¹) in a greenhouse under 85 % shade. Two to four seedlings were planted in each pot and irrigated with freshwater every two days. After 20 weeks, the seedlings were tall enough to allow leaf gas exchange measurements before starting the salinity treatments.

The seedlings were fertilized twice (after 4 and 16 weeks) with 4:6:6 (N:P:K, respective percentages). Two weeks before the treatments, one plant per pot was selected to minimize height variability among the sample set, and the other plants were removed to avoid competition for soil resources.

Salinity treatments

After 20 weeks, a total of 300 seedlings of similar dimensions were selected for the experiment, and their initial height (H_i) was recorded. *L. racemosa* and *R. mangle* seedlings were both divided into 7 groups, and *A. germinans* into 10 groups, arranged according to a randomized design, with 10-15 individuals per group, making up an experiment with 24 treatments. One control group per species was kept irrigated with freshwater (0 ‰ salinity) throughout the experiment to simulate conditions in the surface layer of soil during the rainy season, conditions well tolerated by all three mangrove species (Sobrado 1999b; Krauss and Allen 2003; Sobrado 2005; Suarez and Medina 2006). Regarding *L. racemosa* and *R. mangle*, the six remaining groups were used according to a 3 x 2 factorial design with 3 dynamic variation patterns of salinity as shown in Fig. 1, and 2 levels of maximum salinity (40 and 60 ‰, equivalent to 684 and 1 024 mM of NaCl, respectively). The dynamic variation patterns of salinity involved differences in the rate at which salinity was increased. In the first, salinity was increased slowly from 0 ‰ to a maximum salinity level (of 40 or 60 ‰ depending on the group) over 10 weeks (S treatments). In the second, salinity increased at a faster rate, over 3 weeks only (F treatments) (Fig. 1A). A third pattern involved fluctuations in soil salinity during the growing period, during which salinity successively climbed to its maximum level in 3 weeks, remained constant at this level during 5 weeks, decreased to 0 ‰ in 2 weeks, remained constant at 0 ‰ during 2 weeks, rose back to maximum salinity in 3 weeks, and was finally kept constant for 3 weeks, until the end of the experiment (V treatments, details in Fig. 1B). This third treatment was designed to simulate a heavy rainfall episode taking place during the dry season, as observed by Flower (2004). In line with field measurements made in *A. germinans* populations during the dry season (Flower, 2004), we added another level of salinity at 80 ‰ (*i.e.* 1 367 mM of NaCl) for this particular species. Slow increases in salinity over two months (17 and 26 ‰ month⁻¹) is close to what was observed locally in the field (20 to 35 ‰ month⁻¹) by Flower (2004), whereas the fast salinity increase rates (57 and 85 ‰ month⁻¹) treatments recreate extremely harsh dry season conditions such as measured in Colombia (45 to

100 ‰ month⁻¹) by Elster (2000) in a disturbed mangrove site, rates also similar to what may be expected in the context of climate change. Each salinity treatment was identified by a code made up of the maximum level of salinity reached during the treatment (40, 60 or 80) followed by the letter (F, S or V) corresponding to the variation pattern applied (*e.g.* 60F for fast salinity increase to 60 ‰). Each salinity treatment lasted 18 weeks.

Salinity regimes were applied to the seedlings in an open system, by watering each pot three times a week with 250 ml of salt solution and letting the leachate drain away. The salinity of the last drop of leaching fluid was measured with a hand-held refractometer (ATAGO, ATC S/Mill-E, Japan) once a week in 5 randomly chosen pots per salt treatment, in order to finely monitor salinity, as in Dulormne et al. (2010). We had previously conducted preliminary tests in the laboratory to ascertain what volumes of salt solution at a given salt concentration was necessary to obtain values of leaching salinity ($\pm 20\%$) corresponding to the theoretical patterns of soil concentrations shown in Fig. 1.

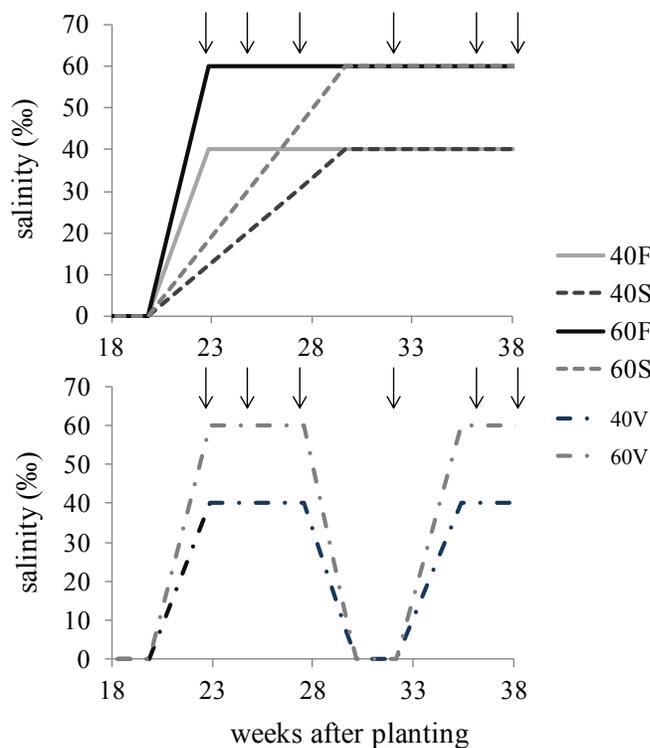


Fig. 1. Salinity management over time for the different salt treatments. Treatments are labeled using the maximum salinity figure (40, 60, or 80 ‰) followed by a letter corresponding to the salinity variation pattern (F: fast increase, S: slow increase, in Fig. 1.A, or V: variable salinity treatment in Fig. 1.B). Arrows indicate when the leaf gas exchange measurements were carried out. Treatments 80F, 80S and 80V are not shown in this figure.

Leaf and plant measurements

Leaves and internodes were counted on each seedling at the beginning and at the end of the experiment. Leaf lifespan was assessed by recording new leaves and dead leaves throughout the

experiment. Leaf production time was calculated on unbranched individuals by dividing the duration of the experiment by the number of leaves and leaf-scars produced during this time, as in McKee (1995). Total leaf area for an individual was measured at the end of the experiment with a leaf area meter (Li-3000C with the Li-3050C transparent belt conveyor accessory, Li-Cor, NE, USA). Specific leaf area (*SLA*) was calculated ($SLA = \text{leaf area/leaf dry mass, cm}^2 \text{ g}^{-1}$) from the youngest fully expanded (YFE) leaf of each individual. Stem height was measured above the hypocotyl for all species and was recorded at the beginning (H_i) and at the end of the experiment (H_f). Length growth rate (*LGR* in %) was calculated for each individual by dividing the elongation achieved over the 18 week experiment by the initial stem height (%): $LGR = (H_f - H_i) / H_i \times 100$. Plant dry matter (oven-dried at 75°C during 72h) was measured separately for roots, stems, hypocotyls and leaves at the end of the experiment on 10 plants per treatment. The hypocotyl of *R. mangle* was not taken into account in the estimation of total biomass in order to assess the plant biomass produced during the experiment. Leaf weight ratio (%) was calculated by dividing the leaf biomass by the total seedling biomass. Mortality rate was calculated by considering as dead all the individuals without leaves at the end of the experiment.

Leaf gas exchange measurements

Leaf gas exchange (LGE) measurements were carried out 3, 5, 8, 11, 15 and 17 weeks after the beginning of the salt treatments (Fig. 1) with a Ciras-2 portable photosynthesis system (PP Systems, MA, USA). All measurements were made between 9 a.m. and 1 p.m. since preliminary tests revealed no midday depression of LGE before 1 p.m. The YFE leaf of 3 to 5 individuals per treatment was selected. Each selected leaf was placed in a 1.7 cm cuvette at ambient temperature (29 - 31°C), with a reference CO₂ concentration of 370 ppm, a photosynthetic photon flux of 1600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, and an air humidity of 23 - 27 mbar, until stabilization of gas exchange. Results were expressed in net CO₂ assimilation rate (A_{sat}) and stomatal conductance (g_s) at saturating light level. Intrinsic water use efficiency (*WUE*) was calculated by dividing A_{sat} by g_s (expressed in μmol of CO₂ fixed by mol of H₂O lost).

Data analysis

Non-parametric statistics (Mann-Whitney and Kruskal-Wallis tests) were used to compare responses among species, salinity levels and salinity variation patterns. Mann-Whitney tests were used to compare pairs of species or treatments (Table 1). The effects of salinity levels were tested for each species using Kruskal-Wallis tests (Table 2) on control and fast salinity increase treatments only (40F, 60F and 80F for *A. germinans*), as this salinity variation pattern exposed the seedlings during the longest period. Fisher's exact test was used to determine the significance ($p < 0.05$) of the mortality rates of each species compared to the control (Fig. 2). In Fig. 4, the slopes of A_{sat} over time were tested using Fisher's test. All statistical tests were computed with the statistical software R 2.12 (R Core Team, 2012). Results in figures and tables are expressed as means and standard errors.

Results

Growth in freshwater conditions

Seedling biomass, morphology of plants and leaf gas exchange of the 3 species *A. germinans*, *L. racemosa* and *R. mangle* were compared after 38 weeks of development in freshwater conditions (Table 1).

No significant differences between the three mangrove species were found regarding total biomass and A_{sat} . However, *A. germinans* displayed significantly lower total leaf biomass and leaf weight ratio than the other two species, as well as a higher specific leaf area (*SLA*) and a shorter leaf lifespan. *L. racemosa* produced significantly more shoot per root biomass unit than both *A. germinans* (+ 32 %) and *R. mangle* (+ 36 %). *L. racemosa* was also characterized by the highest number of internodes, a high total leaf area, a short leaf lifespan, and a short leaf production time. Only *R. mangle* had carbon reserves at this stage of development, in the hypocotyl. This species invested in a small number of leaves with a long lifespan, the highest leaf biomass and the lowest *SLA* (*i.e.* thicker leaves).

Table 1. Plant and leaf traits for each studied species in the control treatment at a salinity of 0 ‰, 38 weeks after transplantation. YFE: Youngest Fully Expanded leaf (Mean +/- SE, n = 10). Different letters indicate significant differences among three species at $p < 0.05$.

Traits		<i>A. germinans</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>R. mangle</i>
Plant biomass and morphology	Total biomass production (g)	4.3 a	5.4 a	5.3 a
	Length growth rate (%)	98.9 a	92.8 a	9.4 b
	Shoot-root ratio	2.6 a	3.9 b	2.5 a
	Hypocotyl mass (g)	0 a	0 a	5.6 b
	Internode number	8.9 a	12.0 b	5.3 c
Leaf characteristics	Leaf number	10.9 ab	19.2 a	7.5 b
	Total leaf area (cm ²)	161.7 a	274.3 b	203.8 a
	Total leaf biomass (g)	1.4 a	2.4 b	2.5 b
	Unit area leaf (cm ²)	20.6 a	22.2 a	29.3 a
	Unit dry mass leaf (mg)	149.8 a	163.4 a	363.7 b
	Specific leaf area (cm ² g ⁻¹)	138.3 a	143.7 a	80.5 b
	Leaf weight ratio (%)	33 a	44.7 b	47.5 b
	Leaf life-span (days)	20.3 a	29 a	45 b
	Leaf production time (days)	14.8 a	12.4 a	81.9 b
Leaf gas exchange	CO ₂ assimilation (μmol m ⁻² s ⁻¹)	12.4 a	9.9 a	9.8 a
	Stomatal conductance (mmol m ⁻² s ⁻¹)	191.0 a	113.6 b	110.1 ab
	Water use efficiency (μmol mol ⁻¹)	66.9 a	91.7 b	99.1 ab

Effects of salinity levels

As shown in Table 2, an increase in salinity induced a decrease of most of the growth traits, whereas physiological traits measured were not or only little affected. The total biomass of seedlings at a salinity of 40 ‰ and 60 ‰ was respectively at least 20 % and 50 % lower than in the control group. Length growth rate (*LGR*) and total leaf area followed the same trend. At 80 ‰, the biomass of *A. germinans* was 75 % lower than in the control group.

Table 2. Effect of salinity on biomass, morphology and leaf functional traits of mangrove seedlings measured at the end of the experiment in the treatments of fast salinity increase. n=10 for biomass and morphological traits, n=5 for SLA and LGE.

Species	<i>A. germinans</i>					<i>L. racemosa</i>				<i>R. mangle</i>				
	Salinity level	0	40	60	80	<i>p</i> .value	0	40	60	<i>p</i> .value	0	40	60	<i>p</i> .value
Total biomass (g)		4.3 a	3.0 ab	2.0 b	1.1 b	*	5.4 a	2.3 b	1.2 b	**	5.3 a	4.1 a	2.7 b	**
Relative length growth (%)		99.0 a	43.5 b	37.9 b	7.4 c	***	92.8 a	26.1 b	4.2 c	***	9.4 a	10.7 a	-0.8 b	**
Total leaf area (cm ²)		161 a	87 ab	51 b	0 c	**	274 a	26 b	20 b	***	204 a	97 b	31 c	***
Internodes count		8.9 a	8.4 ab	7.3 bc	5.9 c	***	12.3 a	10.5 b	7.5 c	***	5.3 a	4.5 b	3.8 c	***
Leaf production rate (days)		15 a	29 b	41 b	13.5 ab	**	12 a	30 b	94 c	***	55 a	40 a	-	ns.
Specific leaf area (cm ² g ⁻¹)		138 a	124 a	100 a	-	ns.	144 a	94.7 b	96.5 c	*	82.2 a	76.5 a	76.5 a	ns.
Carbon assimilation (μmol m ⁻² s ⁻¹)		12.4 a	5.4 a	8.4 a	-	ns.	9.9 a	1.3 b	0.7 b	*	10.8 a	2.2 b	1.9 b	**
Stomatal conductance (mmol m ⁻² s ⁻¹)		191.1 a	98.3 b	90.2 ab	-	*	114 a	37.4 b	79.3 a	*	137 a	30.3 b	56.6 ab	*
Water use efficiency (μmol mol ⁻¹)		66.9 a	49.8 a	82.7 a	-	ns.	91.7 a	97.2 a	8.9 b	*	87.1 a	93 a	40.4 a	ns.

Symbol “-“ means data not measurable

p values of Kruskal-Wallis tests are indicated by symbols: ns, $p > 0.1$; *, $0.05 > p > 0.01$; **, $0.01 > p > 0.001$; ***, $0.001 > p$. Letters figure statistical groups within a species.

Differences between species were also observed. For both *A. germinans* and *L. racemosa*, more time was needed to produce one leaf (+ 26 or 96 days, between 0 and 60 ‰) when the salinity level was higher. In *R. mangle*, leaf production time did not seem to be affected by 40 ‰ salinity, and could not be calculated at 60 ‰ because the experiment ended before enough leaves were produced. At 60 ‰ salinity, regarding total biomass, *R. mangle* was the least affected, whereas *L. racemosa* was the most negatively affected. Moreover, mortality rates in *R. mangle* remained at zero at all salt concentrations, whereas they increased with salt concentration in both other species (Table 3).

Table 3. Mortality rate for each species according to the different salinity variation patterns. Fast (F) and slow (S) rates of salinity increase and variable salinity (V) treatment, at the end of the experiment ($n = 10$). Treatments at 80 ‰ of salinity were not applied to *R. mangle* and *L. racemosa*. . Letters figure statistical groups within a species (Fisher's exact test, $p < 0.05$).

Maximum salinity (‰)	Salinity variation pattern	Mortality rate (%)		
		<i>A. germinans</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>R. mangle</i>
0	control	0 a	0 a	0 a
40	F	22 a	55 b	0 a
	S	0 a	0 a	0 a
	V	11 a	0 a	0 a
60	F	11 a	60 b	0 a
	S	0 a	45 b	0 a
	V	80 b	67 b	0 a
80	F	100 b	-	-
	S	40 ab	-	-
	V	89 b	-	-

Effects of the pattern of salinity increase on growth and mortality rates

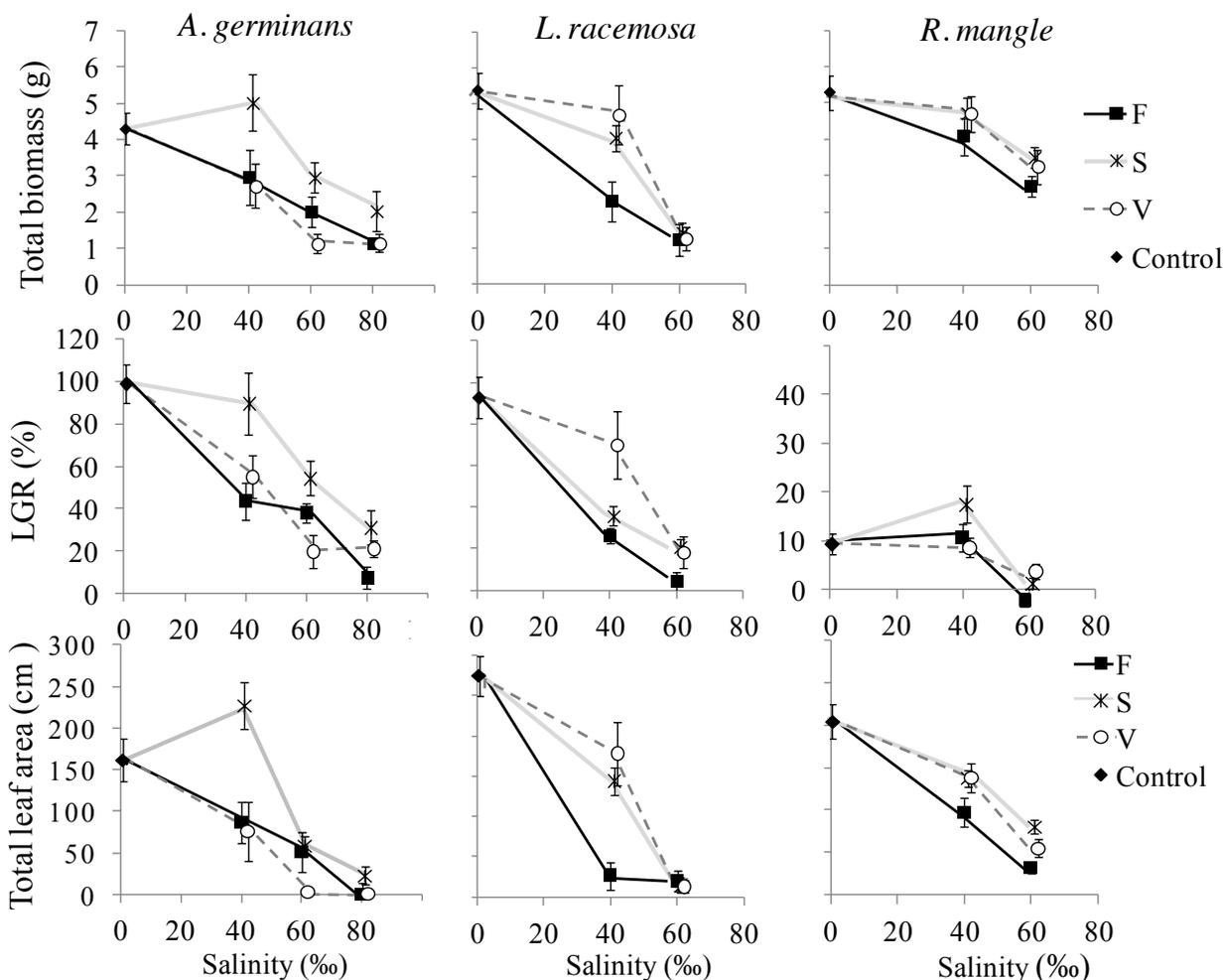


Fig. 2. Effect of three types of salinity treatment on total plant biomass, length growth rate (LGR) and total leaf area in *A. germinans*, *L. racemosa* and *R. mangle*. F: fast salinity increase rate; S: slow salinity increase rate; V: variable salinity treatment. Results represented with standard error bars, in relation to salinity levels of 0, 40, 60 or 80 ‰. Refer to Table 4 for the significance level of the differences between treatments.

Slow versus fast salinity increase

The growth of mangrove seedlings submitted to fast (F) and slow (S) increases of salinity are compared at the end of the experiment in Fig. 2 and Table 4, and their mortality rates in Table 3. The slower rate of increase determined better growth performances and lower mortality rates than the faster rate in *A. germinans* and *L. racemosa*, whereas *R. mangle* was not affected.

The total biomass of *A. germinans* and *L. racemosa* seedlings was at least 50 % higher in 40S than in 40F treatments. *L. racemosa* seedlings also suffered a high mortality rate of 55 % in the 40F treatment against 0 % in the 40S treatment. *R. mangle* was the least affected by the rate of salinity increase: biomass and *LGR* were both unaffected at salinity levels of 40 and 60 ‰. No mortality was recorded in *R. mangle* seedlings, whatever the rate of salinity increase.

Table 4. Effects of fast versus slow rates of salinity. Statistical results from Mann-Whitney tests used to compare the effects of fast versus slow rates (F/S) and of fast rate versus variable salinity treatment (F/V) on plant growth and leaf gas exchanges in the three mangrove species at the end of the experiment. Ag: *A. germinans*; Lr: *L. racemosa*; Rm: *R. mangle*.

Treatment type	Salinity (‰)	Species	Plant growth			Leaf gas exchange		
			Total biomass	<i>LGR</i>	Total leaf area	Asat	gs	WUE
F versus S	40	Ag	ns	*	*	*	ns	*
		Lr	*	ns	**	ns	ns	ns
		Rm	ns	ns	ns	*	*	ns
	60	Ag	ns	ns	ns	ns	ns	ns
		Lr	ns	*	ns	ns	ns	*
		Rm	ns	ns	***	ns	ns	ns
F versus V	40	Ag	ns	ns	ns	ns	ns	ns
		Lr	**	*	***	*	*	ns
		Rm	ns	ns	ns	*	ns	ns
	60	Ag	ns	*	***	ns	ns	ns
		Lr	ns	ns	ns	ns	ns	ns
		Rm	ns	*	ns	ns	ns	ns

Symbols reflect the significance levels: ns, $p > 0.05$; *, $0.05 > p > 0.01$; **, $0.01 > p > 0.001$; ***, $p < 0.001$.

Fluctuating salinity

The growth of the mangrove seedlings was compared between fast (F) salinity increase treatments (here considered as constant salinity conditions) and variable (V) salinity treatments, in Fig. 2 and Table 4, at the end of the experiment, when salinity level was re-established at its maximum value (40 or 60 ‰). The growth of *A. germinans* and *R. mangle* was not affected by fluctuations of salinity at 40 ‰. At 60 ‰, salinity fluctuations had a negative effect on *A. germinans*, and induced significantly lower *LGR* and total leaf area than the constant salinity treatment. *L. racemosa*, in contrast, was able to benefit from the temporary salinity drop from 40 to 0 ‰, as total biomass, *LGR* and total leaf area were greater in the fluctuating salinity treatment than in the

constant salinity treatment. At 60 ‰, overall for both *L. racemosa* and *R. mangle*, there were no differences between V and F treatments regarding plant growth traits (Table 4).

Effects of the pattern of salinity increase on leaf gas exchange

The effects of the different salt conditions on LGE (Fig. 3) were less significant than on biomass and other morphological traits (Table 4), although similar trends were observed.

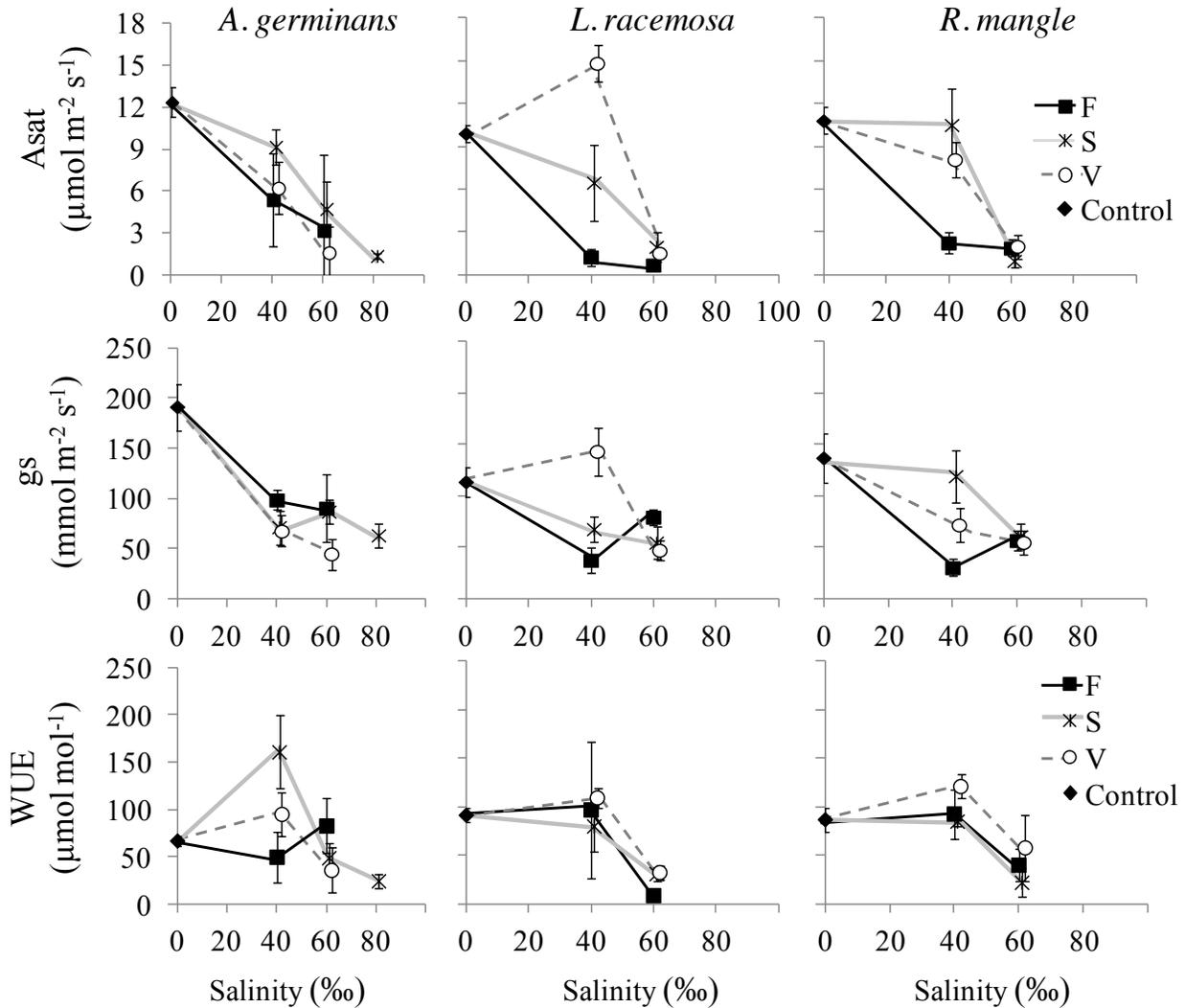


Fig. 3. Carbon assimilation rate (Asat), stomatal conductance (gs), and intrinsic water use efficiency (WUE) according to salinity levels (0, 40, 60 or 80 ‰) in *A. germinans*, *L. racemosa* and *R. mangle*. Represented values are mean with standard error as bars, F: fast salinity increase rate; S: slow salinity increase rate; V: variable salinity treatment. Refer to Table 4 for the significance level of the differences between treatments.

Slow versus fast salinity increase rates

When the responses to slow and fast salinity increase rates are compared, results concerning *A. germinans* show that LGE was significantly affected by the salinity increase rate. At 40 ‰, A_{sat} and WUE were respectively 2 and 3 times greater in the S treatment than in the F treatment. In the case of *L. racemosa*, there were no significant differences regarding most of the LGE variables measured, even though A_{sat} was 3 times greater in the 40S treatment. In *R. mangle*, both A_{sat} and g_s were 5 times greater (significant) in the slow salinity increase to 40 ‰ than in the fast treatment, whereas WUE remained equivalent. In all species, at 60 ‰, none of the LGE traits varied significantly according to the salinity increase rate.

Fluctuating salinity

The fluctuating salinity treatment had no significant effect on LGE in *A. germinans* at 40 ‰: A_{sat} , g_s and WUE measured in the 40V treatment were equivalent to those measured in the 40F treatment (Fig. 3). In contrast, in *L. racemosa*, A_{sat} was improved by salinity fluctuations in the 40V compared to the 40F treatment. In *R. mangle*, A_{sat} , g_s and WUE remained unchanged whether the salinity fluctuated or not (40F versus 40V). In all three species, fluctuating and constant treatments reaching 60 ‰ salinity did not produce any significantly different responses as to LGE (Table 4).

Carbon assimilation rate throughout the experiment

A_{sat} values measured during the fast and slow increases of salinity treatments 2, 5, 8, 11, 15 and 17 weeks after their onset are presented in Fig. 4. Over time, at 40 ‰ salinity, A_{sat} of *A. germinans* and *R. mangle* were not significantly affected by the rate of salinity increase (Fig. 4 A and C), as shown by the A_{sat} slope tests ($p = 0.09$ at 40F and $p = 0.52$ at 40S in *A. germinans*, and $p = 0.71$ at 40F and $p = 0.33$ at 40S in *R. mangle*). As regards *L. racemosa*, A_{sat} decreased over time during the fast salinity increase treatment (40F: $p = 0.008$). At the beginning of the treatments, from week 1 to 5, A_{sat} values in *A. germinans* and *R. mangle* were higher in the slow salinity increase treatment than in the fast one, whereas no differences were found in *L. racemosa*. During the last stretch of the experiment, from week 15 to 18, the three species exhibited significantly greater A_{sat} values in 40S. At 60 ‰ salinity, in all species, A_{sat} decreased significantly over time during the slow treatment (*A. germinans*: $p = 0.005$; *L. racemosa*: $p = 0.004$; *R. mangle*: $p = 0.016$), whereas A_{sat} stayed constant over time during the fast treatment ($p > 0.05$) (Fig. 4 D and E). At 60

‰, at the beginning of the treatments, from week 1 to 5, A_{sat} was greater in the slow treatments than in the fast treatments for all species alike, whereas there was no significant difference later, once salinity had reached 60 ‰.

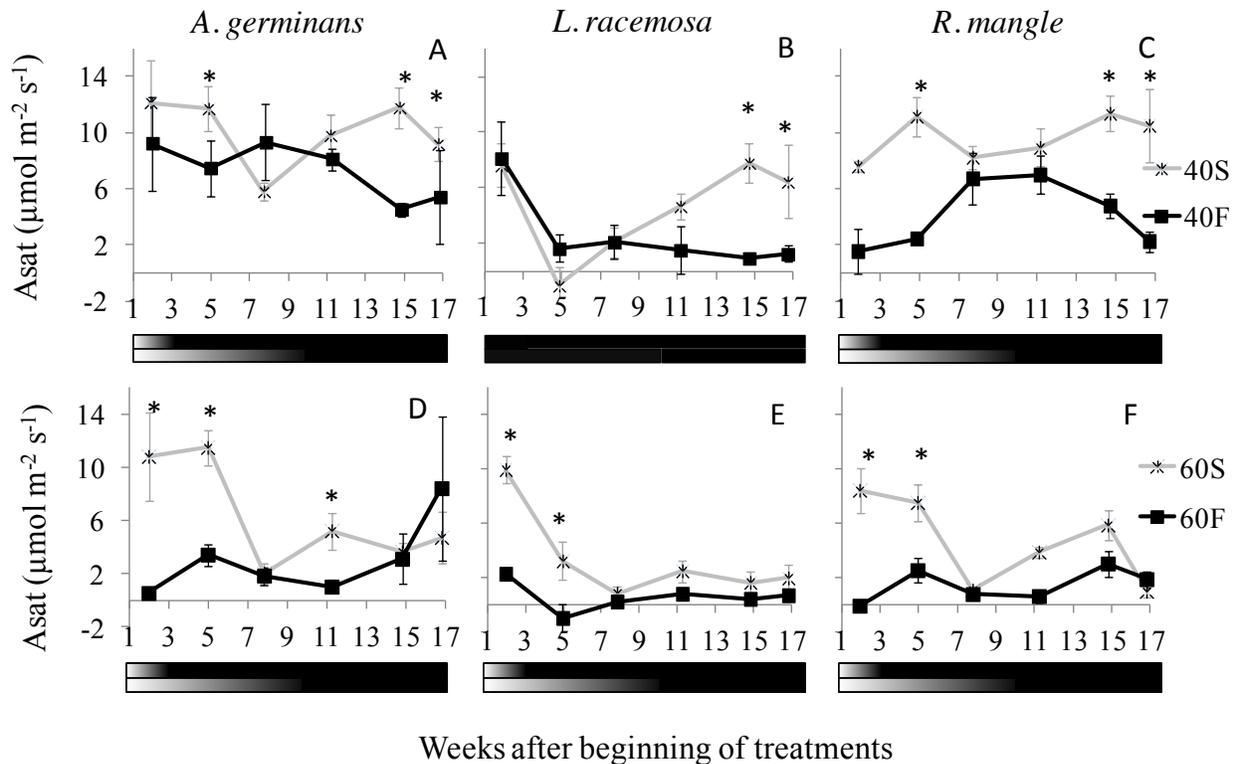


Fig. 4. Variations in carbon assimilation rate (A_{sat} , mean values with standard error bars) throughout the duration of the increasing salinity treatments for *A. germinans* (Fig.4. A and D), *L. racemosa* (Fig.4. B and E), and *R. mangle* (Fig.4. C and F). The white-to-black gradients below the horizontal axes reflect the increase in salinity levels during the treatments, from 0 ‰ (white) to 40 ‰ (upper graphs) or 60 ‰ (lower graphs). Stars (*) highlight significant differences in carbon assimilation rates between treatments.

A_{sat} values in the fluctuating (V) treatments were compared to those in the constant (F) treatments both at 40 and 60 ‰ salinity (Fig. 5). During the first 9 weeks, during which salt conditions were equal in the F and V treatments, *A. germinans*, *L. racemosa* and *R. mangle* exhibited similar A_{sat} values in the 40F and 40V treatments as well as in the 60F and 60V treatments. During the brief freshwater episode at 0 ‰ salinity (week 11) in the treatment involving a maximum salinity of 40 ‰ (40V), *L. racemosa* was the only species in which A_{sat} increased significantly and durably, the effect lasting even after salinity had risen again (Fig. 5B). In the treatments reaching 60 ‰ salinity, A_{sat} of both *A. germinans* and *R. mangle* increased during the brief freshwater episode of the 60V treatment, up to 15 times its value recorded in the 60F treatment, but decreased again as

soon as the salinity started to rise back to its maximum level, and from then on A_{sat} remained the same in the 60V and 60F treatments (fig. 5 D and F). In *L. racemosa*, values of A_{sat} were not once found to differ significantly between the fluctuating and constant salinity treatments 60V and 60F throughout the experiment (Fig. 5E).

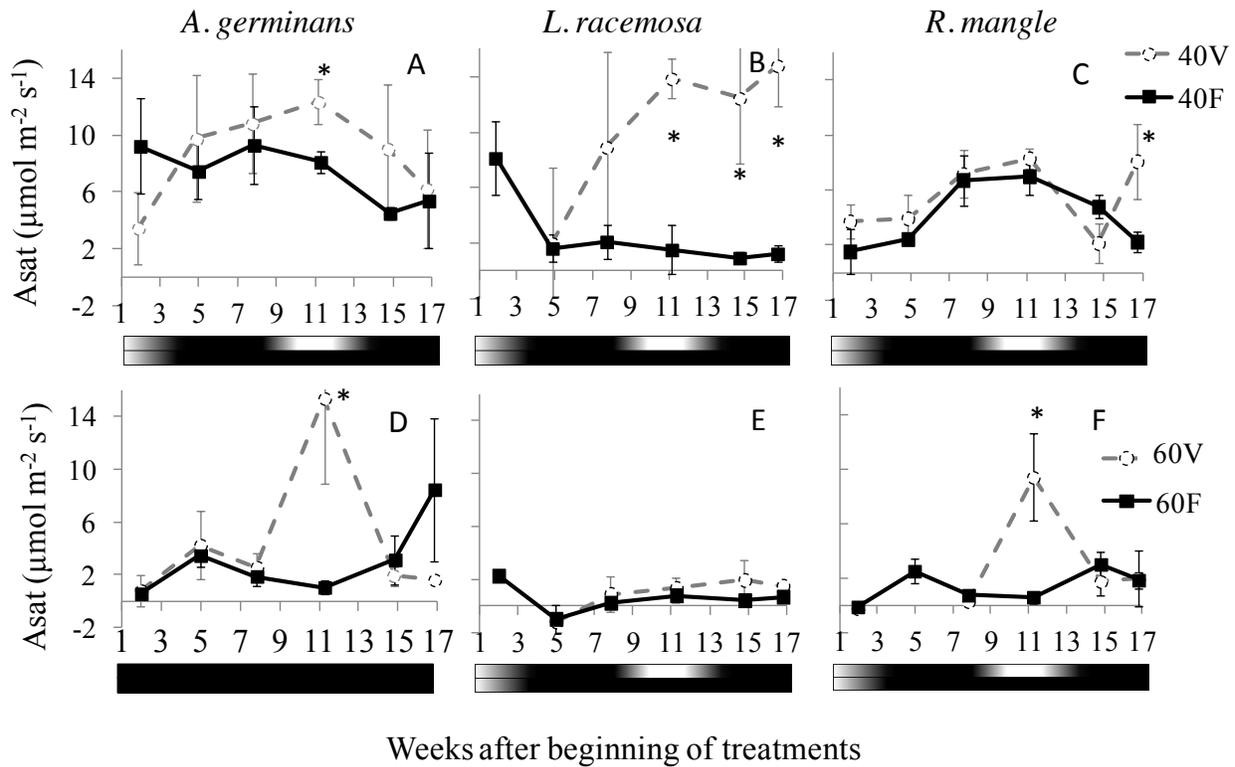


Fig. 5. Variations in carbon assimilation rate (A_{sat} , mean values with standard error bars) throughout the duration of the variable salinity treatments (V) and fast rate salinity increase treatments (F) for *A. germinans* (Fig.5. A and D), *L. racemosa* (Fig.5. B and E), and *R. mangle* (Fig.5. C and F). The white-to-black gradients below the horizontal axes reflect the variations in salinity levels during the treatments, between 0 ‰ (white) and 40 ‰ (upper graphs) or 60 ‰ (lower graphs). Stars (*) highlight significant differences in carbon assimilation rates between treatments.

Discussion

Growth in freshwater conditions

A. germinans, *L. racemosa* and *R. mangle* exhibited different growth strategies at a salinity of 0 ‰, while values of biomass production were equivalent for these three species (Table 1). Growth strategies may be based on leaf traits such as *SLA*, leaf lifespan, A_{sat} , g_s or *WUE* (Reich et al. 1992; Cornelissen, 1996; Wright and Westoby, 2001; Wright et al. 2004). In this respect, *R. mangle* on the one hand and *A. germinans* and *L. racemosa* on the other follow opposite leaf management strategies. *R. mangle* produced leaves with a high individual construction cost, evidenced by it having the highest values of unit leaf biomass and leaf thickness (*i.e.* the lowest *SLA*, 80.5 cm² g⁻¹ versus 138.3 and 143.7 cm² g⁻¹ for the other two species). This is consistent with the fact that this species produced fewer leaves (7.5 versus 10.9 and 19.2 for *A. germinans* and *L. racemosa* respectively), each with a longer lifespan and a longer leaf production time (81.9 days versus 14.8 and 12.4 days). All of these *R. mangle* traits point to high leaf construction costs (Feng et al. 2007, 2008), which are likely to limit the growth potential and light competition capacities of these seedlings (McKee 1995). The presence of important carbon reserves in the hypocotyl (51 % of the total biomass of *R. mangle*) may certainly contribute to leaf construction (Smith and Snedaker 2000). *A. germinans* and *L. racemosa* seedlings, in contrast, produced 'cheaper' leaves with a higher rate of turnover (high leaf number and short lifespan) than *R. mangle*. This result is in line with Suarez's (2003) observations. As compared to *A. germinans*, *L. racemosa* allocates more carbon to its aerial parts than to its root compartment (shoot/root ratio of 3.9). In addition, high internode number and total leaf area, as well as a longer leaf lifespan, were observed, as described by Cardona-Olarte et al. (2006). Higher specific and total leaf area have been associated with faster growth rates (Reich et al. 1993; Cornelissen 1996; Wright and Westoby 2001). *L. racemosa* should consequently reach a higher stature, allowing it to outcompete other species for light (Cardona-Olarte et al. 2006). Our results are in agreement with field observations; in the Caribbean, *L. racemosa* dominates in the less salty mangrove areas, *i.e.* near or in association with *Pterocarpus officinalis* freshwater swamp forests (Imbert et al. 2000; Medina et al. 2007). It follows from these observations that, in the absence of salinity constraints, the growth potential of *L. racemosa* should be greater than that of both others species in the long term: *L. racemosa* > *A. germinans* > *R. mangle*.

Effects of salinity levels

Our fast salinity increase treatment is the most similar to other experimental designs involving the application of constant salinity levels (Sobrado 1999a; Suarez and Sobrado 2000; Krauss and Allen, 2003; Sobrado 2005; Ye et al. 2005; Cardona-Olarte et al. 2006; Lopez-Hoffman et al. 2006; Suarez and Medina 2006). Salinity levels close to seawater (40 ‰ in our experiment versus 35 ‰ in seawater) or greater (60 and 80 ‰) negatively affect *A. germinans*, *L. racemosa* and *R. mangle* seedlings (Table 2), but differently for each species.

A. germinans had the highest total leaf area, length growth rate, *SLA* and leaf gas exchange (LGE) at 60 ‰. *A. germinans* was able to limit the negative effects of 60 ‰ salinity, which is a good illustration of the Avicenniaceae specialization for salt resistance (Tomlinson 1986). This result is consistent with field observations of adult *A. germinans* monospecific mangroves with salinity levels exceeding 60 ‰ (Imbert et al. 2000). In the case of *L. racemosa*, its total biomass, length growth rate and total leaf area were more negatively affected by soil salinity than those of the other two mangrove species. In agreement with the findings of Cardona-Olarte et al. (2006), *L. racemosa* thus appears as the Neotropical mangrove species the most sensitive to salinity, exhibiting high mortality rates (55 %) when salt concentration reaches 40 ‰. This sensitivity to salt could be linked to the fact that LGE is strongly affected by salinity levels, and to the low biomass allocation to roots – a trait that may reduce not only NaCl uptake but also water and nutrient uptake by the roots (Cardona-Olarte et al. 2006). The reduction of the *SLA* between 0 and 40 ‰ of salinity (144 versus 95 cm g⁻¹) reflects a thickening of the leaf blade and a higher leaf succulence when exposed to the salt treatment. Leaf succulence could also reduce water absorption by roots, as suggested by Sobrado (2007), since mesophyll thickness with longer extracellular and transcellular pathways may increase the resistance of the leaf blade to the water flux. Concerning *R. mangle*, 40 ‰ salinity levels had little effect on total biomass, *LGR* and *WUE*, confirming the findings of Cardona-Olarte (2006) and Krauss and Allen (2003). In fact, the salinity range (0 – 40 ‰) fits with the salinity levels measured in areas where healthy populations of *R. mangle* are observed (Imbert et al. 2000). However, our results also show that this species' morphological and physiological traits were affected by hypersalinity (60 ‰), complying in this respect with the findings of Lopez-Hoffman et al. (2006). No mortality was recorded in *R. mangle*, including at salinity levels exceeding seawater. This result is interesting in that resistance to salinity greater than seawater is sparsely documented (Lopez Hoffman et al. 2006; Lugo et al. 2007).

Indeed, the reduced impacts of salinity increase on *A. germinans* and *R. mangle* were due to a greater physiological resistance to salt stress: more efficient LGE in hypersaline conditions for the former, and certainly greater growth potential linked to the presence of hypocotyl reserves for the latter (Lin and Sternberg 1995; Smith and Sneadaker 2000). *L. racemosa* was the least salt tolerant species. It was characterized by a greater plasticity regarding leaf traits (*i.e.* a wider range of variations in response to the treatments), and in particular a greater capacity to reduce leaf trait values, than both *R. mangle* and *A. germinans*. We will examine below whether the less salt tolerant species is also the less resistant to fast rates of salinity increase or the most efficient in conditions of salinity fluctuations, and whether leaf traits plasticity gives *L. racemosa* an adaptive advantage.

Effects of slow versus fast rates of salinity increase

Amzallag et al. (1990) found that the mechanisms involved in salt tolerance in plants are highly sensitive to salinity increase rates, and that the plants' capacity to survive high salinities is enhanced when there is an extended prior exposure to non-lethal NaCl concentrations. Applying two rates of salinity increase in an experiment allows us to discuss their impact on mangrove seedlings and the mechanisms involved in acclimation. A slower increase of salinity was less detrimental to the growth, leaf morphology and physiology of the seedlings of the three mangrove species than a faster increase. The slowest salinity increase allowed the plants to adapt better to the salt constraints, in particular at 40 ‰.

At a salinity of 40 ‰, the slower salinity increase seems to induce a durably stimulating effect on the physiology of *A. germinans*, because throughout the treatments A_{sat} remained generally higher in the slow than in the fast treatment (Fig. 4 A). Biomass production in *L. racemosa* was significantly higher in the slow than in the fast treatment, thanks to a greater total leaf area and a greater A_{sat} from week 11 onwards until the end of the experiment. The acclimation process of *L. racemosa* seedlings differed from that of *A. germinans* because *L. racemosa* needed a long period of time to develop an effective salt adaptation. Thus, *L. racemosa* seedlings were very salt sensitive at the time of their first contact with salt, after which a salt resistance appeared as A_{sat} increased progressively from week 11 until the end of the experiment. In *R. mangle*, fast salinity increase did not affect total biomass, as in McKee (1995), and no morphological plasticity was found. A possible role of storing ions in excess by propagules was described in *Avicennia marina*

(Yan et al. 2007) and on a Rhizophoraceae species, *Kandelia candel*, by Wang et al. (2002). It seems however that this possible role of the hypocotyl failed to prevent A_{sat} from decreasing in conditions of fast-increasing salinity throughout the experiment (Fig. 4C).

At 60 ‰, the salinity level in the soil was in itself more limiting than the rate of salinity increase, since in all species most of the functional traits measured and the mortality rates were equally affected at the end of the experiment, regardless of the F or S nature of the treatment. The rise of salinity from 0 ‰ to 80 ‰ in 3 weeks applied in the fast salinity increase treatment certainly induced an osmotic shock in the *A. germinans* seedlings. Indeed, a 100 % mortality rate was observed in the 80F treatment, against only 40 % in the 80S treatment (Table 3). It thus appears that the more progressive increase in salinity over 10 weeks rather than 3 weeks enabled some individuals of *A. germinans* to acclimate to these hypersaline conditions. We suppose that in *A. germinans* genome expression of salt excretion mechanism set up and salt compartmentalization in vacuoles need some time to become efficient and to ensure the seedling's survival.

Effects of salinity fluctuations

In mangrove forests, large spatial, seasonal, and temporal variations in groundwater salinity can be found, ranging from freshwater to hypersaline conditions (Ewe et al. 2007; Lambs et al. 2008; Wang et al. 2011; Bazihizina et al. 2012). Only a small number of studies have investigated the effects of salinity fluctuations on mangrove species. For example, Ball and Farquhar (1984) measured the leaf gas exchange characteristics of *Avicennia marina* during a gradual and progressive change in the soil salinity from 3 to 30 ‰ and back to 3 ‰; and Lin and Sternberg (1993) monitored plant growth and leaf gas exchange in *R. mangle* in three different fluctuation treatments, from 0 to 12 ‰, 6 to 23 ‰, and 15 to 45 ‰. According to Orcutt and Nilsen's (2000) hypothesis, plants may make use of windows of low salinity to survive in saline or hypersaline environments. Our results show that the ability to make opportunistic use of a window of low salinity can differ from one species to the next. The variable salinity treatments tested in this study (V treatments) affected mangrove seedling mortality, morphology, biomass and physiology (Table 4) differently in each species.

At a medium level of fluctuation, between 0 and 40 ‰, *L. racemosa* positively took advantage of the brief episode of low salinity, whereas the growth of *A. germinans* and *R. mangle* was not affected. Indeed, *A. germinans* and *R. mangle* were unable to benefit from the freshwater window

(equivalent mortality rates, biomass, *LGR*, and total leaf areas in 40V and 40F, Fig. 2). The two weeks' duration of the low salinity window thus appears to have been too short to allow these two species to take advantage of it to adjust its own plant production and morphological traits. *L. racemosa* produced significantly more leaves during the 0 ‰ salinity period in 40V than in the constant salinity treatment ($p < 0.001$, data not shown). This explains the greater total leaf area measured at the end of the experiment in the 40V treatment. The freshwater window also gave rise to leaves with the same characteristics than in the control group (*i.e.* same *SLA* $p=0.09$, data not shown). The higher total leaf area and carbon assimilation rate achieved thanks to the freshwater window are thus certainly responsible for the greater biomass and *LGR* recorded. While *A. germinans* sheds leaves when salinity changes, *L. racemosa* produces new ones adapted to the new salinity conditions. *L. racemosa* thus displayed a very opportunistic behaviour in fluctuating salinity conditions. We inferred that this less salt tolerant species could be the most resistant to salt fluctuations, due to the greater plasticity of its leaves regarding both their metabolism and their morphology, associated with higher photosynthesis and total leaf area values. However, the 60 ‰ salinity level seems too severe to allow *L. racemosa* to take advantage of the low salinity episode. Both salt resistant species *A. germinans* and *R. mangle* did not show enhanced growth performances in conditions of fluctuating salinity of moderate amplitude (0-40 ‰). They only displayed a punctual increase of A_{sat} , when exposed to high amplitude fluctuations (0-60 ‰), that was linked to a punctual increase of the stomatal conductance, as Sobrado (1999b) concluded in a similar experiment. Lugo et al. (2007) also observed a massive shedding of leaves in *A. germinans* in Puerto Rico in response to new saline conditions. The shedding and production of new leaves could represent a very expensive strategy (Suarez 2003) that may explain the disrupted or delayed growth at the plant level of *A. germinans* in the 60V treatment. We confirm that the more salt sensitive species is also the more resistant to moderate salt fluctuations and that, in this respect, *L. racemosa* > *R. mangle* > *A. germinans*.

The consequences of salinity increase rates and salinity fluctuations at the stand level are probably important for the better understanding of ecosystem productivity and biodiversity in the long term. Further investigations on these issues should be developed and taken into account in mangrove population models.

Acknowledgements

We would like to thank Vanessa Virapin for the maintenance of the greenhouse and assistance during measurements and Jean Vaillant (statistic department of UAG) for his relevant comments on the statistical analyses. The experiments were financially supported by the Total Foundation. All the opinions, findings and conclusions expressed are those of the authors and do not necessarily reflect the views of the Total foundation. We gratefully thank Anya Cockle for improving the English.

References

- Amzallag GN, Lerner HR, Poljakoff-Mauber A (1990) Induction of increased salt tolerance in *Sorghum bicolor* by NaCl pretreatment. *Journal of Experimental Botany* **41**, 29-34
- Ball MC (2002) Interactive effects of salinity and irradiance on growth, implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees - Structure and Function* **16**, 126-139
- Ball MC, Farquhar GD (1984) Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. *Plant Physiology* **74**, 1-6
- Bazihizina N, Barrett-Lennard EG, Colmer TD (2012) Plant growth and physiology under heterogeneous salinity. *Plant and Soil* **354**, 1-19
- Biasutti M, Sobel AH, Camargo SJ, Creyts TT (2012) Projected changes in the physical climate of the Gulf Coast and Caribbean. *Climatic Change* **112**, 819-845
- Cai ZQ, Chen YJ, Bongers F (2007) Seasonal changes in photosynthesis and growth of *Zizyphus attopensis* seedlings in three contrasting microhabitats in a tropical seasonal rain forest. *Tree Physiology* **27**, 827-836
- Campbell JD, Taylor MA, Stephenson TS, Watson RA, Whyte FS (2011) Future climate of the Caribbean from a regional climate model. *International Journal of Climatology* **31**, 1866-1878
- Cardona-Olarte P, Twilley RR, Krauss KW, Rivera-Monroy V (2006) Responses of neotropical mangrove seedlings grown in monoculture and mixed culture under treatments of hydroperiod and salinity. *Hydrobiologia* **569**, 325-341
- Castaneda-Moya E, Rivera-Monroy VH, Twilley RR (2006) Mangrove zonation in the dry life zone of the Gulf of Fonseca, Honduras. *Estuaries and Coasts* **29**, 751-764
- Cheeseman JM (1988) Mechanisms of Salinity Tolerance. *Plant Physiology* **87**, 547-550
- Cornelissen J H C, Diez P, Hunt R (1996) Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* **84**, 755-765
- Duke NC, Ball MC, Ellison JC (1998) Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Global Ecology and Biogeography Letters* **7**, 27-47
- Dulormne M, Musseau O, Muller F, Toribio A, Ba A (2010) Effects of NaCl on growth, water status, N₂ fixation, and ion distribution in *Pterocarpus officinalis* seedlings. *Plant and Soil* **327**, 23-34

- Elster C (2000) Reasons for reforestation success and failure with three mangrove species in Colombia. *Forest Ecology and Management* **131**, 201-214
- Ewe SML, Sternberg LDSL, Childers DL (2007) Seasonal plant water uptake patterns in the saline southeast Everglades ecotone. *Oecologia* **152**, 607-616
- Feng YL, Auge H, Ebeling SK (2007) Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species. *Oecologia* **153**, 501-510
- Feng YL, Fu GL, Zheng YL (2008) Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation, and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. *Planta* **228**, 383-390
- Flower JM (2004) *Dérèglements durables de la dynamique de la végétation dans les mangroves des Petites Antilles , problèmes de régénération forestière après mortalité massive liée à des perturbations naturelles*. Université des Antilles et de la Guyane, Pointe à Pitre, p. 238
- Flower JM, Imbert D (2006) Recovery deficiency following tree mortality in mangroves of two Caribbean islands, Field survey and statistical classification. *Wetlands Ecology and Management* **14**, 185-199
- Hutchings P, Saenger P (1987) *Ecology of mangroves*. University of Queensland Press, St Lucia, Australia
- 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
- Krauss KW, Allen JA (2003) Influences of salinity and shade on seedling photosynthesis and growth of two mangrove species, *Rhizophora mangle* and *Bruguiera sexangula*, introduced to Hawaii. *Aquatic Botany* **77**, 311-324
- Krauss KW, Lovelock CE, McKee KL, Lopez-Hoffman L, Ewe SML, Sousa WPG (2008) Environmental drivers in mangrove establishment and early development, A review. *Aquatic Botany* **89**, 105-127
- Lambs L, Muller E, Fromard F (2008) Mangrove trees growing in a very saline condition but not using seawater. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **22**, 2835-2843
- Lin G, Sternberg LD (1995) Variation in propagule mass and its effect on carbon assimilation and seedling growth of red mangrove (*Rhizophora mangle*) in Florida, USA. *Journal of Tropical Ecology* **11**, 109-119
- Lin G, Sternberg LD (1993) Effects of salinity fluctuation on photosynthetic gas exchange and plant growth of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Journal of Experimental Botany* **44**, 9-16
- Lopez-Hoffman L, DeNoyer JL, Monroe IE, Shaftel R, Anten NPR, Martinez-Ramos M, Ackerly DD (2006) Mangrove seedling net photosynthesis, growth, and survivorship are interactively affected by salinity and light. *Biotropica* **38**, 606-616
- Lugo AE, Medina E, Cuevas E, Cintrón G, Laboy Nieves EN, Novelli YS (2007) Ecophysiology of a mangrove forest in Jobos Bay, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* **43**, 200-219
- McKee KL (1995) Interspecific variation in growth, biomass partitioning, and defensive characteristics of Neotropical mangrove seedlings - response to light and nutrient availability. *American Journal of botany* **82**, 299-307
- Medina E, Cuevas E, Lugo A (2007) Nutrient and salt relations of *Pterocarpus officinalis* L. in coastal wetlands of the Caribbean, assessment through leaf and soil analyses. *Trees* **21**, 321-327
- Murphy KR, and Myers B (2004) *Statistical power analysis. A simple and general model for traditional and modern hypothesis tests*, 2nd edition. Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, New Jersey

- Orcutt DM, Nielsen ET (2000) *Physiology of plants under stress*. Wiley, New York
- Reich PB (1993) Reconciling Apparent Discrepancies Among Studies Relating Life Span, Structure and Function of Leaves in Contrasting Plant Life Forms and Climates, 'The Blind Men and the Elephant Retold'. *Functional Ecology* **7**, 721-725
- Smith SM, Snedaker SC (2000) Hypocotyl function in seedling development of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L. *Biotropica* **32**, 677-685
- Sobrado MA (1999a) Drought effects on photosynthesis of the mangrove, *Avicennia germinans*, under contrasting salinities. *Trees - Structure and Function* **13**, 125-130
- Sobrado MA (1999b) Leaf photosynthesis of the mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl. *Photosynthetica* **36**, 547-555
- Sobrado MA (2005) Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. *Photosynthetica* **43**, 217-221
- Sobrado MA (2007) Relationship of water transport to anatomical features in the mangrove *Laguncularia racemosa* grown under contrasting salinities. *New Phytologist* **173**, 584-591
- Spalding M, Kainuma M, Collins L (2010) *World Atlas of Mangrove*. ISME, ITTO
- Stahl C, Burban B, Wagner F, Goret J Y, Bompoy F, Bonal D (2013) Influence of seasonal variations in soil water availability on gas exchange of tropical canopy trees. *Biotropica* **45**, 155-164
- Suarez N (2003) Leaf longevity, construction, and maintenance costs of three mangrove species under field conditions. *Photosynthetica* **41**, 373-381
- Suarez N (2005) Leaf construction cost in *Avicennia germinans* as affected by salinity under field conditions. *Biologia Plantarum* **49**, 111-116
- Suarez N, Medina E (2006) Influence of salinity on Na⁺ and K⁺ accumulation, and gas exchange in *Avicennia germinans*. *Photosynthetica* **44**, 268-274
- Suarez N, Sobrado MA (2000) Adjustments in leaf water relations of mangrove (*Avicennia germinans*) seedlings grown in a salinity gradient. *Tree Physiology* **20**, 277-282
- Tomlinson PB (1986) *The botany of mangroves*. Cambridge University Press; Tropical Biology Series. 419p
- Urrego LE, Polana J, Buitrago MF, Cuartas LF, Lema A (2009) Distribution of mangroves along environmental gradients on San Andres Island (Colombian Caribbean). *Bulletin of Marine Science* **85**, 27-43
- Wang WQ, Yan Z, You S, Zhang Y, Chen L, Lin G (2011) Mangroves, Obligate or facultative halophytes? A review. *Trees - Structure and Function* **25**, 953-963
- Wang WQ, Ke L, Tam NFY, Wong YS (2002) Changes in the main osmotica during the development of *Kandelia candel* hypocotyls and after mature hypocotyls were transplanted in solutions with different salinities. *Marine Biology* **141**, 1029-1034
- Werner A, Stelzer R (1990) Physiological responses of the mangrove *Rhizophora mangle* grown in the absence and presence of NaCl. *Plant, Cell & Environment* **13**, 243-255
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**, 821-827

- Wright IJ, Westoby M (2001) Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration, generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* **127**, 21-29
- Yan Z, Wang W, Tang D (2007) Effect of different time of salt stress on growth and some physiological processes of *Avicennia marina* seedlings. *Marine Biology* **152**, 581-587
- Ye Y, Tam NFY, Lu CY, Wong YS (2005) Effects of salinity on germination, seedling growth and physiology of three salt-secreting mangrove species. *Aquatic Botany* **83**, 193-205

Impact patterns of soil salinity variations on the survival rate, growth performances and physiology of *Pterocarpus officinalis* seedlings

Felix Bompy¹, Gauthier Lequeue¹, Daniel Imbert¹, and Maguy Dulormne^{1*}

¹ EA 926 DYNECAR, Université des Antilles et de la Guyane, UFR des Sciences Exactes et Naturelles, BP 592, 97 159 Pointe-à-Pitre cedex, Guadeloupe (F.W.I.), France

*Corresponding author TEL No: +33 590 690 56 38 86; FAX No: +33 590 590 48 30 65, e-mail: mdulormn@univ-ag.fr

Key words Acclimation • Chemical composition • Leaf gas exchange • NaCl salinity Salt stress • Tropical swamp forest • Vegetative growth

Sera soumis à Plant and Soil en novembre 2013

Abstract

Background. One likely effect of global change is an increase of the amplitude of salt variations in the soil of brackish coastal wetland forests. In the Antilles, such forests are dominated by the species *Pterocarpus officinalis*.

Objectives and Methods. The study aimed to determine the effect of 3 salinity levels (freshwater, moderate- and hyper-salinity – i.e. 0, 10 and 30 ‰, respectively) and 3 patterns of salinity variation (fast or slow salinity increase, fluctuating salinity) on the growth and ecophysiology of *P. officinalis* seedlings.

Results. *P. officinalis* proved to be tolerant to 10 ‰ salinity, even if at this salt concentration the water constraint altered the plant's water status and reduced stomatal conductance. No impact of the pattern of salinity variation was observed at 10 ‰. Seedlings were strongly affected by hypersalinity, but were able to acclimatize efficiently and to improve their performances (higher survival, total biomass and photosynthesis) when salinity increased slowly. In contrast to several halophytic species, young *P. officinalis* were also able to take advantage of a freshwater episode on the longer term, certainly through leaf desalination associated with enhanced photosynthesis and water use efficiency.

Conclusion. Higher soil salinity and more intense dry seasons in the context of climate change could affect the stand-level regeneration potential of *P. officinalis* seedlings.

Résumé

Contexte. L'un des effets du changement climatique consistera en une augmentation de l'amplitude des variations salines dans les sols des forêts côtières inondables. Dans les Antilles, ces forêts sont dominées par une seule espèce : *Pterocarpus officinalis*.

Objectifs et Méthodologie. Cette étude a cherché à déterminer les effets de trois niveaux de salinité (eau douce, eau peu salée, et hypersalée – i.e. 0, 10 and 30 ‰, respectivement) et de trois types de variation de la salinité (augmentations lente, rapide et salinité fluctuante) sur la croissance et l'écophysiologie de plantules de *P. officinalis*.

Résultats. *P. officinalis* s'est montré tolérant à une salinité de 10 ‰, même si à cette concentration le sel a affecté le statut hydrique de la plante et diminuer la conductance stomatique. Aucun impact des différents types de variation de la salinité n'ont été relevé à 10 ‰. Les plantules ont été fortement affectées par l'hypersalinité, mais sont parvenues à s'acclimater et à améliorer leurs performances (meilleur taux de survie, biomasse et assimilation plus importante) lorsque la salinité était augmentée lentement. Les plantules de *P. officinalis* se sont montrées opportunistes en profitant du bref épisode à salinité nulle du traitement à salinité fluctuant pour augmenter leur biomasse, certainement en parvenant à désaliniser leurs feuilles avec une augmentation de la photosynthèse et de l'efficacité d'utilisation de l'eau

Conclusion. Les saisons sèches plus fortes et des salinités plus importantes attendues dans le cadre du changement climatique devraient affecter la régénération de *P. officinalis* sur le terrain.

Introduction

Flooded forests occupy 1.5 million square km², i.e. 60 % of tropical wetlands (Lugo et al. 1990). These forests perform key functions in the carbon and nitrogen biogeochemical cycles through peat formation (Van Noordwijk et al., 1997, Bischoff et al., 2001), contribute to the water quality downstream through sediment trapping (Ewel et al., 1998), and also harbour high biodiversity (Nagelkerken et al., 2008). In the Caribbean, inundated forests include two types of ecosystems: mangroves in the coastal intertidal areas, and swamp forests further inland and along rivers. Swamp forests occupy approximately 3,000 ha in the Antilles (Alvarez-Lopez, 1990), with 86 % of this in Guadeloupe (Imbert et al., 2000). The Antillean swamp forest is characterized by the dominance of a particularly flood-resistant tree species, *Pterocarpus officinalis* Jacq. (Fabaceae), which contributes to 70 % to 95 % of the stem density and to 50 % to 90 % of the basal area in these stands (Migeot & Imbert, 2010). *P. officinalis* grows in freshwater and brackish areas where salinity is comprised between 0 ‰ and 27 ‰ (Saint-Etienne et al., 2006). Basal areas and seedling densities are highest in freshwater areas. In contrast, in the swamp forest-mangrove ecotone, where mean annual salinity exceeds 20 ‰, *P. officinalis* is found with *Laguncularia racemosa* in mixed stands where its diameter, stem density and regeneration are considerably poorer (Rivera-Ocasio et al., 2007; Migeot, 2010, Migeot & Imbert, 2010). In line with these field observations, seedlings grown *ex situ* at 20 ‰ of soil salinity exhibited a 85-90 % decrease in total biomass as well as a high mortality rate (~ 70 % at 20 ‰, 20 % at 10 ‰, and 7 % at 0 ‰) according to data presented in Dulormne et al. (2010).

Extreme levels of salinity such as may be induced in the top-soil during exceptionally dry seasons or after cyclic events such as storm surges (Malaizé et al., 2011) have yet undocumented effects on this species' growth, leaf gas exchanges and water status. Moreover, in the Caribbean, global circulation models anticipate a reduction of annual rainfall and more extreme climatic events such as droughts (Campbell et al., 2011; Biasutti et al., 2012), a situation that could lead to a faster rise of soil salinity during the dry season. Seasonal precipitation patterns are moreover expected to change in amplitude, with drier dry seasons and more frequent storm surge events, giving rise to higher annual salinity levels and stronger seasonal fluctuations in soil salinity, which could affect the species' physiology (Cai et al., 2007; Stahl et al., 2011). In this context, the salt

stress acclimation capacity and ability to exploit short periods of low salinity may be keys to the survival of *P. officinalis* (Orcutt & Nielsen, 2000).

The aim of this study is to analyse the effects of various patterns of salinity variations (fast or slow increase in soil salinity, and salinity fluctuation) at both moderate (10 ‰) and high (30 ‰) salt concentrations on *P. officinalis* seedlings. Mortality rate, plant morphology, leaf gas exchange (LGE), plant water status and chemical composition of leaf blades are compared between the treatments at the end of the experiment and at different stages of the salinity variations experiment for LGE. Our findings highlight (i) the ecophysiological mechanisms involved in the tolerance and hyper-sensitivity to salt stress in *P. officinalis* during the fast and slow increases of salinity, and (ii) the capacity of the seedlings to opportunistically take advantage of a short period of freshwater.

Material and methods

Seedling production and experimental set-up

Recently fallen seeds of *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) were collected in the freshwater wetland forest of the Golconde coastal plain (61°30' N, 16°10' W), in Guadeloupe, in October 2010. The seeds were placed on damp peat during 1 week to germinate. The seedlings were then transferred to 4 L plastic pots with drainage holes at the bottom (21 cm of diameter, 27 cm height) and filled with commercial peat (pH (H₂O): 6; N: 120 mg l⁻¹; P₂O₅: 140 mg l⁻¹; K₂O: 160 mg l⁻¹). In greenhouse conditions, plants received approximately 15 % of the incident sunlight. The seedlings were fertilized twice (at weeks 4 and 16 after transplanting) with 300 ml of N, P, K, Cu, Fe, Mn, Mo, Zn nutrient solution (6, 5, 5, 0.002, 0.03, 0.01, 0.01, 0.002, respective percentages).

After 20 weeks, *P. officinalis* seedlings were selected and attributed to the 7 different treatments according to a randomized design, using 10 individuals with similar heights and diameters per group. One control treatment was kept irrigated with freshwater (0 ‰), to comply with the optimal growing conditions reported for *P. officinalis* (Rivera-Ocasio et al., 2007; Dulormne et al., 2010). The six remaining treatments made up a factorial design (3x2) that included 3 dynamic variation patterns and 2 maximum salinity levels (10 and 30 ‰, equivalent to 171 and 513 mM of NaCl, respectively) as presented in Fig. 1. Dynamic salinity patterns involved differences in salinity increase speed. In the first dynamic variation pattern, salinity increased slowly from 0 ‰ to

a maximum salinity level (10 or 30 ‰) over 10 weeks (S treatments). In the second, salinity increased at a faster rate, over 3 weeks only (F treatments, Fig. 1 A). In the third, salinity levels fluctuated over the growing period with successively 3 weeks of salinity increase from 0 to 10 or 30 ‰, 5 weeks at the maximum salinity level, 2 weeks of salinity decrease to 0 ‰, 2 weeks at 0 ‰, 3 weeks of salinity rise back to the maximum salinity level, and finally 3 weeks at the maximum salinity level, i.e. until the end of the experiment (V treatments, see Fig. 1 B for details). This fluctuating salinity pattern simulates the occurrence of a marked rainy episode during the dry season (Flower, 2004). The slow salinity increase over two months is close to what can be observed in the field, whereas the fast salinity increase treatments re-create extremely harsh dry conditions such as observed by Migeot and Imbert (2000) in a *P. officinalis* swamp forest, or similar to what may be expected in the scope of climate change. For example, at 30 ‰, the tested salinity increase rates equated to 0.4 and 1.4 g l⁻¹ d⁻¹ for the S and F treatments respectively. During the dry season in natural swamp forests, salinity increase rates may reach 0.4 to 1.2 g l⁻¹ d⁻¹ (Rivera-Ocasio et al., 2007; personal observations). Various rates of salinity increase have been tested in other controlled conditions experiments. (Rivera-Ocasio et al., 2007), for example, tested an instantaneous salinity increase on *P. officinalis*, Dulormne et al. (2010) applied a progressive increase from 0.2 to 0.5 g l⁻¹ d⁻¹ to the same species, and (Suarez & Medina, 2005; Suarez & Medina, 2006) applied a 1.0 g l⁻¹ d⁻¹ increase in their experiment on *Avicennia germinans*.

Each salinity treatment was identified by a code made up of a number indicating the maximum salinity level reached during the treatment (10 versus 30) followed by a letter indicating the variation pattern applied (e.g. 10F for fast salinity increase to 10 ‰). The total duration of the salinity treatments was 18 weeks. At the end of the experiment, the average salinity level to which the *P. officinalis* seedlings had been exposed was 0 ‰ for the control group, 7, 9, 6 ‰ respectively for the 10S, 10F, 10V treatments, and 22, 28 and 19 ‰ respectively for the 30S, 30F and 30V treatments.

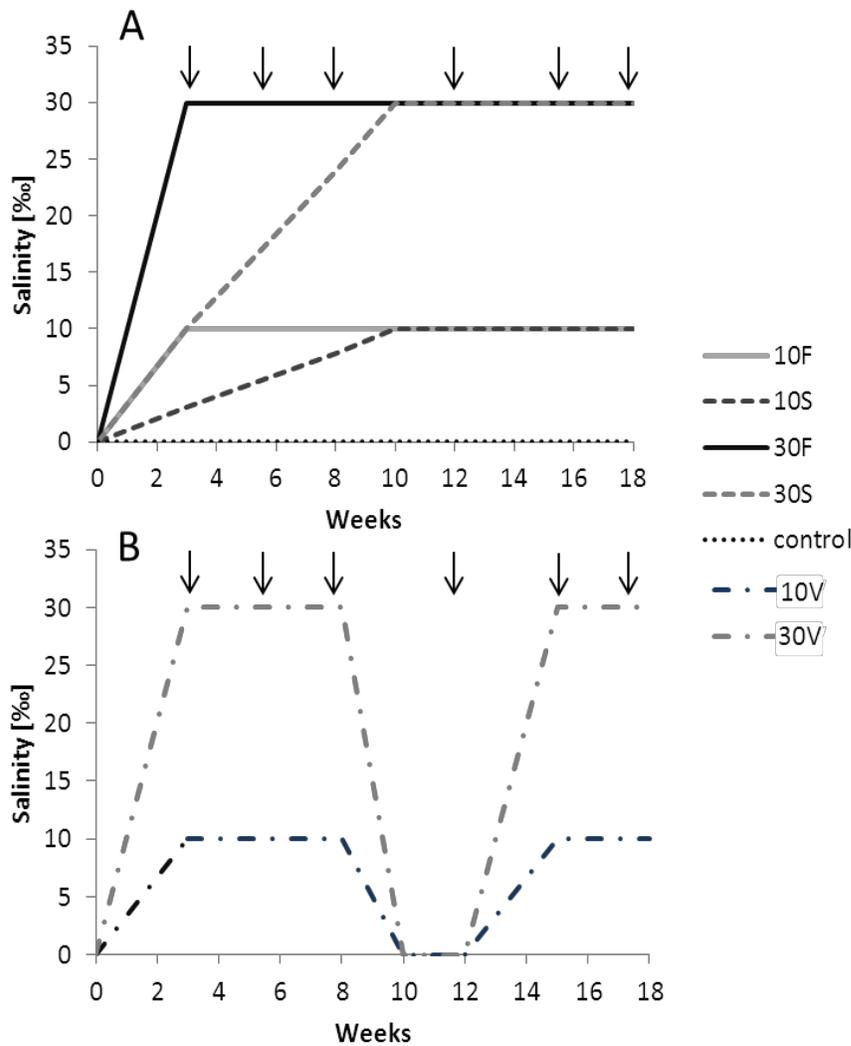


Fig. 1. Salinity variations over time in the case of fast and slow salinity increase (A) and fluctuating salinity (B). The treatments are designated by a code made up of the maximum salinity level reached (10 or 30 ‰) and a letter indicating the type of salinity variation pattern applied: fast increase (F), slow increase (S), or fluctuating (V). The arrows indicate when the leaf gas measurements were carried out.

As in Dulormne et al. (2010), salinity was finely monitored on the basis of preliminary tests that had indicated how much solution at a given salt concentration was necessary to obtain the patterns of soil concentration shown in Fig 1. The plants were watered three times a week with 250 ml of salt solution in each pot, and leachates were checked with a refractometer (S/Mill-E Atago CO.,Ltd, Tokyo, Japan) twice a week in 5 randomly chosen pots per salt treatment.

Plant measurements

At the beginning and at the end of the experiment, the total number of leaves and internodes was counted on each seedling. At the end of the experiment, leaf production rate and leaf loss rate were calculated on unbranched individuals by dividing the number of leaf scars and live leaves,

on one hand, and leaves shed, on the other hand, by the duration of the experiment, and then expressed on an annual basis.

Stem height was recorded at the beginning (H_i) and at the end of the experiment (H_f), and longitudinal growth rate (LGR in %) was calculated for each individual by dividing the length gained by the stem over the 18 week experiment by its initial height (%):

$$LGR = (H_f - H_i) / H_i \times 100$$

At the end of the experiment, total leaf area for each individual was measured with a leaf area meter (Li-3000C with Li-3050C transparent belt conveyor accessory, Li-Cor, NE, USA). The specific leaf area (SLA) is the ratio between the surface area and the dry mass ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) of the youngest fully expanded (YFE) leaf.

At the end of the experiment, each plant was separated into roots, stems and leaves. Dry matter (oven-dried at 75°C during 72 h) was measured for 10 plants per treatment. Relative growth rate (RGR) was based on shoot biomass, as measured at the end of the experiment (Sb_f) and as assessed at the beginning of the treatment (Sb_i) (Hoffmann & Porter, 2002). Initial biomass of the shoot (Sb_i) was estimated using allometry between shoot length (H_i) and biomass, as calculated from 25 seedlings harvested before the beginning of the salt treatments:

$$Sb_i = 0.0452 H_i^{2.795} \quad R^2 = 0.93, n = 25$$

$$RGR = (\ln Sb_f - \ln Sb_i) / \text{week}$$

The mortality rate (%) was calculated by considering as dead all individuals without leaves by the end of the experiment.

During the experiment, leaf gas exchange (LGE) measurements were carried out on the YFE leaf 3, 5, 8, 11, 15 and 17 weeks after the beginning of the salt treatments (Fig. 1) using a portable photosynthesis system (Ciras 2, PP System, MA, USA). All measurements were made between 9 a.m. and 13 p.m. to avoid the midday depression that had been previously documented. The YFE leaf of 4 or 5 individuals per treatment were selected. Each selected leaf was placed in a 1.7 cm^2 cuvette at ambient temperature ($29\text{-}31^\circ\text{C}$), 370 ppm CO_2 concentration, $1,600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photosynthetic photon flux, and 23-27 mbar air humidity. Results were expressed as net CO_2 assimilation rate (A_{sat}), stomatal conductance (g_s) at saturating light, and intrinsic water use efficiency (WUE). WUE was calculated by dividing A_{sat} by g_s , with the result expressed in μmol of CO_2

fixed by mol of H₂O lost. In the case of leaf-less individuals, the LGE was considered as equal to zero.

Leaf blades were crushed to 200 µm for chemical analysis. Total C and total N were measured in dry leaves using a CHN analyzer (NC 2100 Soil, CE Instruments, Italy). Total P, Ca, Mg and K were determined after mineralization and digestion by HCl. Total P was measured colorimetrically according to the method proposed by Novozamsky et al. (1983) using a spectrophotometer (Cary 100, Varian, France). Total Ca, Mg and K were measured by atomic absorption spectrophotometry (AAFS 240, Varian, France) as in Bandou et al. (2006). All chemical analyses were conducted on three plants per treatment.

Data analysis

Mortality rates were compared between treatments with Fisher's exact tests (Fig. 2). The effects of the various treatments on each trait (morphological traits, physiological traits and leaf elemental contents) of Table 1 and Table 4 were compared using Mann-Whitney tests. The effects of salinity levels or salinity variation patterns were tested with Kruskal-Wallis tests, respectively pooling all variation patterns at a given salinity level or all salinity levels for a given variation pattern. All statistical tests were performed with the R 2.12 statistical software (R Core Team, 2012). Means and standard errors are presented in the figures and tables.

Results

Mortality rate and seedling growth

Regarding seedling survival, no seedling mortality was recorded at 0 ‰ and 10 ‰ salinity levels. In contrast, mortality rate was significant at 30 ‰ (Fig. 2). The various salinity variation patterns (F, S and V) had different effects on seedling mortality at 30 ‰. The 30F treatment's brutal rise of soil salinity caused the death of all plants in 8 weeks, i.e. well before the end of the experiment. The slower 30S treatment resulted in the death of almost half the seedlings (44 %), whereas the fluctuating salinity treatment (30V) was the one that produced the lowest mortality rate (10 %).

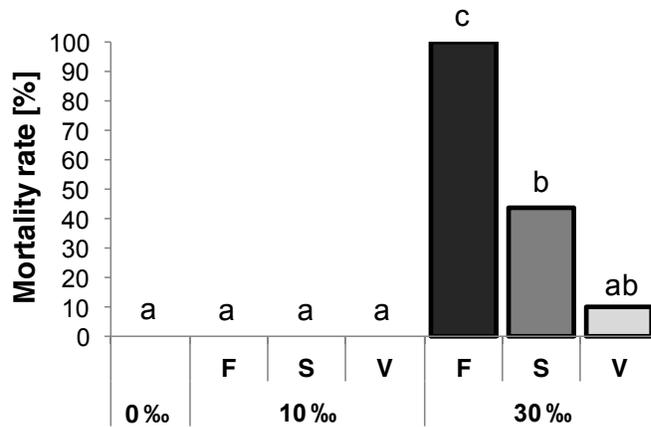


Fig. 2. Effects of treatments on mortality rate (%). Three salinity levels (0, 10 and 30 ‰) and three dynamic patterns of salinity variation (fast F, slow S, or fluctuating V). Significantly different ($p < 0.05$) treatment results bear different letters.

In line with the seedling mortality figures, the 30 ‰ salinity level was the only one that had a significant detrimental impact on *P. officinalis* seedling development. At 0 ‰ and 10 ‰, total biomass, *LGR*, total leaf area, *RGR*, internode number, leaf loss rate and *SLA* (Fig. 3, Table 1 and 2) remained equivalent, whatever the salinity variation pattern applied (F, S or V, Fig. 3). In contrast, the 30 ‰ salinity level resulted in a mean reduction in biomass, *RGR* and total leaf area of 60 %, 100 % and 85 % respectively, in comparison with the controls (Table 1 and 2). The salinity variation patterns to 30 ‰ significantly affected the biomass and morphological development of the seedlings since the noxious effects of the more brutal soil salinity increase (30F) were more marked than those of the slower increase (30S). No significant differences were observed between the 30S and 30V treatments regarding seedling growth, with the exception of *LGR*, which, in the 30V treatment, reached twice the value obtained in the 30S treatment. *LGR* is a particularly salt-sensitive growth trait in *P. officinalis* since it was the only variable affected and reacting to the various salinity variation patterns at 10 ‰ salinity. On the other hand, *SLA* proved to be the most stable trait, which remained the same overall whatever the salinity level and the salinity variation pattern applied.

Seedling ecophysiology

In agreement with the results concerning the seedlings' mortality and growth, A_{sat} was similar at 0 ‰ and 10 ‰ and the dynamic salinity variation patterns at 10 ‰ had no effect (Fig. 3). There was a specific stomatal regulation response at 10 ‰, characterized by a significant 33 % reduction of the stomatal conductance associated with a 60 % increase of *WUE*. At 30 ‰, all ecophysiological traits were significantly reduced. The fast salinity increase (30F) was the most impacting treatment when compared with treatments S and V.

Table 1. Effects of treatments on morphological traits of *P. officinalis* seedlings measured at the end of the experiment. Three salinity levels (0, 10 and 30 ‰) and three dynamic patterns of salinity variation - fast increase (F), slow increase (S) or fluctuating (V). Values are expressed as mean ± standard error.

Traits	Control	10 ‰			30 ‰		
		F	S	V	F	S	V
Relative growth rate 10 ⁻²	2.4 ± 0.5 ^a	3.6 ± 0.3 ^a	2.3 ± 0.4 ^a	3.7 ± 0.4 ^a	-2.1 ± 0.5 ^b	0 ± 0.6 ^c	0.3 ± 0.5 ^c
Number of internodes	20.4 ± 0.4 ^a	23.3 ± 1.1 ^b	21.2 ± 1.2 ^{ac}	17.9 ± 0.9 ^{bc}	17.5 ± 0.9 ^b	19.1 ± 0.7 ^{ab}	19.8 ± 0.8 ^{ab}
Leaf production rate (number year ⁻¹)	17.8 ± 6.4 ^a	14.1 ± 7.4 ^{ab}	10.9 ± 2.4 ^a	7.8 ± 1.5 ^b	10.2 ± 5.7 ^{ab}	2.3 ± 0.6 ^c	4.2 ± 1.2 ^c
Leaf loss rate (number year ⁻¹)	4.8 ± 2.7 ^a	6.2 ± 4.7 ^a	3.7 ± 2.0 ^a	2.4 ± 2.5 ^a	32.2 ± 3.2 ^b	14.9 ± 4.6 ^c	22.6 ± 3.8 ^c
Specific leaf area (cm g ⁻¹)	204 ± 10 ^{ab}	184 ± 4 ^b	191 ± 9 ^{ab}	230 ± 16 ^a	0 ± 0 ^c	204 ± 12 ^{ab}	214 ± 16 ^{ab}

Table 2. Effect of salinity on growth and ecophysiological traits at the end of the experiment. All variation patterns are pooled. Effects were tested with Kruskal-Wallis (0-10-30) and Mann-Whitney tests (0-10, 0-30, 10-30). Level of significance of p: p > 0.05: ns (non-significant); 0.05 > p > 0.01: *; 0.01 > p > 0.001: **; 0.001 > p: ***).

Traits	0-10-30		0-10		0-30		10-30	
	χ	p	W	p	W	p	W	p
Total biomass	43.1	***	161	ns	282	***	838	***
Longitudinal growth rate	23.1	***	186	*	228	***	600	***
Nb internodes	5.5	ns	143	ns.	200	ns	571	*
Total leaf area	47.6	***	182	ns	289	***	852	***
Leaf production rate	19.8	***	132	ns	173	***	422	***
Leaf loss rate	27.7	***	105	ns	24	**	54	***
Specific leaf area	1.3	ns	49	ns	27	ns	53	ns
Carbon assimilation rate	19.7	***	56	ns	60	***	149	***
Stomatal conductance	15.9	***	72	*	57	**	135	**
Water use efficiency	17.5	***	5	**	54	*	136	**

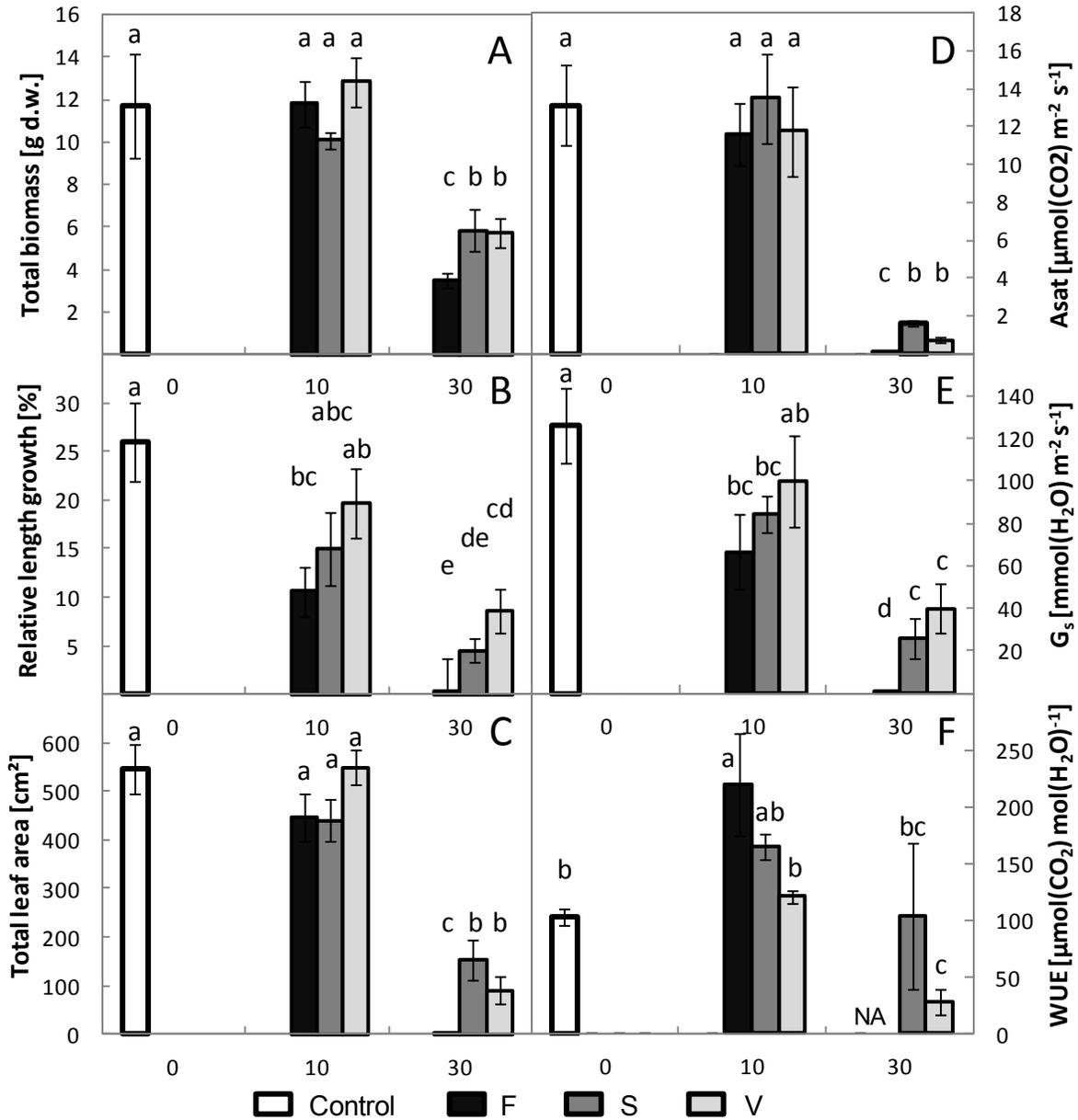


Fig. 3 Morphological and ecophysiological traits for all treatments at the end of the experiment. Total biomass (A), longitudinal growth rate (B), total leaf area (C), carbon assimilation rate (A_{sat} , D), stomatal conductance (G_s , E) and water use efficiency (WUE , F) in relation to the maximal salinity used in the treatments. Significant differences among averages are figured by different letters, error bars represent standard errors.

Acclimation to different patterns of salinity: LGE monitoring throughout the experiment

LGE were measured at weeks 3, 5, 8, 11, 15 and 17. In the control and 10 ‰ salinity groups, A_{sat} increased steadily throughout the experiment in all three salinity variation patterns, and rose from

3-6 to 12-13 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ over the 18 weeks (Fig. 4. A). *WUE* remained unchanged throughout the F and S treatments (Fig. 4. C). However, a transitory and significant surge in *WUE* was recorded during the non-saline period, between weeks 10 and 12, associated with a *gs* dip.

In the 30 ‰ experiments, A_{sat} values started by decreasing during 2 weeks in the case of 30F, and during 4 weeks in the case of 30S. They remained low thereafter and kept under 4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig 4. B). *WUE* also decreased, over 2 weeks for the S treatment and over 5 weeks for the F treatment. When salinity abated in the 30V treatment, both A_{sat} and *WUE* values increased briefly and significantly as *gs* decreased in comparison with the constant 30F treatment.

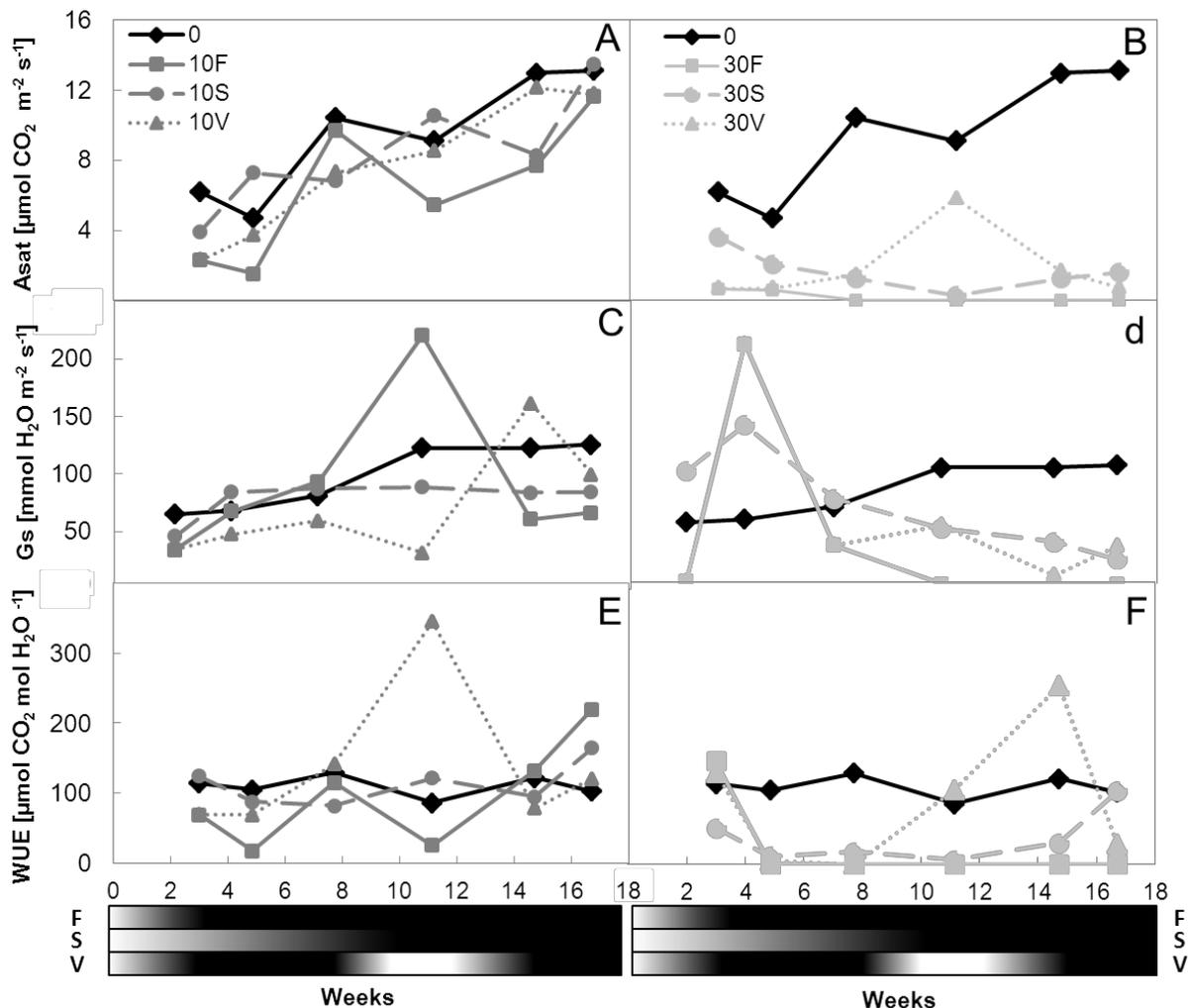


Fig. 4 Kinetics of leaf gas exchange measurements. For the carbon assimilation rate A_{sat} (A and B at 10 and 30 ‰ respectively), stomatal conductance (C and D at 10 and 30 ‰ respectively), and water use efficiency (E and F at 10 and 30 ‰ respectively) throughout the fluctuating salinity treatments. The black and white horizontal bars underneath the graphs represent the concurrent salinity variations from zero (white) to maximum level (black). Statistical comparisons between treatments are presented in the additional supporting information.

Chemical characteristics of leaf blades

The results of the elemental assay of total nitrogen, phosphorus, potassium, calcium, sodium and magnesium are shown in Table 4. Leaf blade Na concentration displays the most marked response to the increasing salinity of the substrate as it increases 100-fold between 10 ‰ and 30 ‰, reaching 1 % in the blades of the hypersaline treatment plants, while it remained below 0.04 % at 0 ‰ and 10 ‰. Whereas the Na content of leaf blades from the 0 ‰ and 10 ‰ treatment plants were equivalent, some differences were recorded regarding the K/Na and Na/Ca ratios. The K/Na ratio was highest in the control group, intermediate in the 10 ‰ group and lowest in the 30 ‰ group. The Na/Ca ratio was significantly higher in the 10 ‰ treatment seedlings than in the controls. The 10V treatment seedlings displayed K content and K/Na ratios respectively 2 and 4 times higher than the 10F treatment seedlings, while their Ca content was 60 % lower. The 10V group also displayed higher P content (+45 %) and K/Na ratio (+100 %), and lower Ca content (-38%), than the 10S group. At 30 ‰, no significant difference in leaf blade composition was found between the various salinity variation patterns.

Table 4. Elemental composition of the youngest leaf blades (mean \pm standard error) of three *P. officinalis* seedlings per treatment. No leaves were available for analysis in the case of the 30F treatment.

Element	Control	10			30		
		F	S	V	F	S	V
C (%)	45.3 \pm 0.4 ^a	43.7 \pm 1 ^{ab}	46.1 \pm 0.3 ^a	46.6 \pm 0.2 ^a	NA	42.0 \pm 0.8 ^b	44.1 \pm 2.1 ^{ab}
N (%)	3.0 \pm 0.1 ^a	2.8 \pm 0.1 ^a	3.0 \pm 0.1 ^a	2.9 \pm 0.2 ^{ab}	NA	2.4 \pm 0.1 ^b	2.5 \pm 0.3 ^{ab}
C/N	15.2 \pm 0.6 ^a	15.4 \pm 0.6 ^a	15.6 \pm 0.6 ^a	16.4 \pm 1.3 ^a	NA	17.3 \pm 1.1 ^a	18 \pm 1.5 ^a
P (%)	0.2 \pm 0 ^a	0.3 \pm 0.1 ^{abc}	0.2 \pm 0.0 ^{ab}	0.3 \pm 0.0 ^c	NA	0.2 \pm 0.0 ^{abc}	0.2 \pm 0.0 ^{abc}
K (%)	2.0 \pm 0.1 ^a	1.2 \pm 0.2 ^b	1.7 \pm 0.1 ^{ab}	2.2 \pm 0.1 ^a	NA	2.3 \pm 0.4 ^{ab}	2.2 \pm 0.2 ^a
Ca (%)	2.9 \pm 0.1 ^a	4.6 \pm 0.7 ^b	2.8 \pm 0.3 ^a	1.7 \pm 0.1 ^c	NA	2.8 \pm 0.3 ^a	2.1 \pm 0.9 ^{abc}
Na (%)	0.01 \pm 0.00 ^a	0.04 \pm 0.01 ^a	0.02 \pm 0.01 ^a	0.02 \pm 0.00 ^a	NA	1.14 \pm 0.44 ^b	1.04 \pm 0.64 ^b
Mg (%)	0.4 \pm 0.0 ^{ab}	0.4 \pm 0.1 ^{ab}	0.3 \pm 0.0 ^a	0.3 \pm 0.0 ^a	NA	0.4 \pm 0.0 ^b	0.3 \pm 0.1 ^{ab}
K/Na	180 \pm 56 ^a	39 \pm 10 ^b	77 \pm 17 ^b	160 \pm 47 ^a	NA	3 \pm 1 ^c	5 \pm 3 ^c
Na/Ca	0.00 \pm 0.00 ^a	0.01 \pm 0.00 ^{ab}	0.01 \pm 0.00 ^b	0.01 \pm 0.00 ^b	NA	0.45 \pm 0.2 ^c	0.53 \pm 0.22 ^c

Within each line, significantly different results bear different letters.

Discussion

P. officinalis tolerance to salinity: chemical and water regulation

In nature, *P. officinalis* grows in freshwater wetlands and in slightly brackish swamps (Saur et al., 1998; Imbert et al., 2000). In our experiment, *P. officinalis* seedlings proved to be tolerant to a moderate salt concentration of 10 ‰ since no significant effect was observed on survival rate, total biomass production, carbon assimilation rate and most plant morphology traits (Table 1 and 2). This 10 ‰ salt tolerance corroborates the findings of Medina et al. (2007) and Dulormne et al. (2010). Moreover, comparisons of *P. officinalis*' relative growth rate (*RGR*) with that of other species (Table 5) show that in this respect this species is similar to a native upland glycophyte species (*Randia aculeata*) and to native mangrove species (*Laguncularia racemosa*, *Rhizophora mangle*) between 0 and 10 ‰ of soil salt concentration.

Table 5. Relative growth rate of *P. officinalis* at three salinity levels i.e. 0, 10 and 30 ‰ (RGR0, RGR10, RGR30, respectively), compared to the rates observed in the literature for salt tolerant or halophytic plants such as some mangrove species.

Species	RGR0	RGR10	RGR30	Reference
<i>Pterocarpus officinalis</i>	0.024	0.033	0.000	Present study
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	0.25	0.315		Redondo-Gomez (2010)
<i>Avicennia germinans</i>	0.056	0.042		Suarez (2005)
<i>Avicennia germinans</i>	0.096		0.105	Personal data
<i>Bruguiera sexangula</i>	0.011	0.014	0.010	Krauss and Allen (2003)
<i>Distichlis palmeri</i>	0.49	0.49	0.28	Pearlstein et al (2012)
<i>Laguncularia racemosa</i>	0.042	0.039		Ewe and Sternberg (2005)
<i>Laguncularia racemosa</i>		0.037	0.035	Cardona Olarte (2006)
<i>Laguncularia racemosa</i>	0.052		0.047	Personal data
<i>Randia aculeata</i>	0.023	0.046		Ewe and Sternberg (2005)
<i>Rapanea punctata</i>	0.074	0.067		Ewe and Sternberg (2005)
<i>Rhizophora mangle</i>	0.022	0.023	0.010	Krauss and Allen (2003)
<i>Rhizophora mangle</i>	0.023	0.017		Ewe (2005)
<i>Rhizophora mangle</i>		0.018	0.016	Cardona Olarte (2006)
<i>Rhizophora mangle</i>	0.056	0.079		Personal data
<i>Schinus terebinthifolius</i>	0.023	0.017		Ewe and Sternberg (2005)
<i>Tecticornia pergranulata</i>	0.21	0.175		English and Colmer (2011)

In this study, *P. officinalis* tolerance at 10 ‰ was due to a low Na content (equal to the control) in the leaf blades and to a capacity to maintain high K/Na ratios (> 1 ; Table 4), as documented in non-halophytic species. Sodium concentration in leaf blades remains sufficiently low to allow optimum metabolism due to Na^+ filtration upstream in the root, stem or leaf rachis (Munns, 2002; Medina et al., 2007; Dulormne et al. 2010).

Moreover, a soil salinity of 10 ‰ did not induce reductions in N, Ca, Mg and P, as is generally observed during salt stress (Parida & Jha, 2010). Although in *P. officinalis* a 10 ‰ salinity does not affect morphology nor ion contents, it does seem that it has an impact on the water status. Indeed, a salinity of 10 ‰ corresponds to a decrease of the soil's osmotic potential (-1.1 MPa), which reduces soil water availability and may cause water stress. We observed a decrease in stomatal conductance, which could be linked to this soil water deficit. Dulormne et al. (2010) showed that a salinity of 10 ‰ affects the plant water status and leads to a diminution of the leaf water potential. But the leaf carbon assimilation rate was not affected by the soil water deficit, the leaf gas exchanges remained high and water use efficiency tended to increase. It thus appears that efficient mechanisms of regulation are used by the seedlings at 10 ‰ to avoid sodium ionic stress and water stress.

P. officinalis sensitivity to hypersalinity and to the rate of salinity increase

At 30 ‰, i.e. in hypersaline conditions for *P. officinalis*, RGR plummeted to zero, and survival rate, total biomass production and most of the morphological traits of the seedlings were strongly impacted. It thus seems that *P. officinalis* is not tolerant to salinity levels at which other mangrove species such as *L. racemosa* and *R. mangle* are still able to maintain high growth rates (Table 5). This agrees with field observations, according to which the lowest basal areas and lowest stem densities of *P. officinalis* are found in the most saline stations of the the swamp forests, where it grows alongside *L. racemosa* (Imbert et al., 2000; Rivera-Ocasio et al., 2007).

The physiological responses and the leaf abscission rate in *ex situ* *P. officinalis* seedlings enabled us to better understand the effects of a 30 ‰ hypersaline environment on mortality and growth.

Higher mortality rate is linked to an acceleration in leaf abscissions. The loss of the entire foliage in the 30F group seedlings resulted in the disruption of carbon fixation in the leaves and in the death of the seedlings 8 weeks after they were exposed to the hypersaline environment. The rate

of leaf loss was on average six times greater at 30 ‰ (30F: 32 leaves yr⁻¹) than at 0 ‰ and 10 ‰ (3 à 5 leaves yr⁻¹) and was not compensated by a higher rate of leaf production (10 leaves yr⁻¹) (Table 2). When salinity rose at a slow pace, more than half the 30S seedlings were still alive after 8 weeks of exposition to 30 ‰ salinity, at the end of the experiment. According to our estimations, these plants would probably have shed all their leaves if the experiment had been prolonged 200 days, since the rate of leaf production was inferior to the rate of leaf loss. The plant's survival thus depends on its capacity to keep its leaf production rate greater than its rate of leaf loss. Some authors (Munns, 2002; Parida & Das, 2005) have shown that several glycophytes partition sodium in older leaves, which could serve as storage compartments until the salt concentration eventually becomes so high it kills the cells and induces early abscission. *P. officinalis* may adopt this strategy of salt elimination during hypersaline periods, when the excess of sodium reaches the leaf blades.

Growth reduction is likely to be due to the lower A_{sat} (-88 %) and total leaf area (-85 %) observed at 30 ‰ as compared to the controls. The limitation of leaf gas exchange at 30 ‰ was linked to the toxic Na accumulation in the leaf blade and to a perturbation in the ions uptake. The sodium concentration in the seedling leaves of the hypersaline treatment reaches 100 times the levels found in the control group and in the 10 ‰ salinity group (Table 4). *P. officinalis* does not have the capacity to maintain an active photosynthetic machinery when the Na content of its leaf blades exceeds 1 %. These findings are in line with those of Medina et al. (2007) and Dulormne et al. (2010), who documented an increase of the Na content of leaf blades when salinity exceeded 10 ‰ in the environment. *P. officinalis*' sensitivity stands out amidst other mangrove species such as *A. germinans* and *L. racemosa*, which can maintain efficient photosynthesis even when the Na content of their leaf blades reaches 1 % and 2 % respectively (Sobrado, 2005; Suarez & Medina, 2006). Hypersalinity also significantly affects nitrogen assimilation, as the nitrogen content of leaf blades is 18 % lower in the hypersalinity group than in the control group. The nitrogen-fixing bacteria of the genus *Bradyrhizobium* that are associated with *P. officinalis* roots are relatively salt-sensitive (growth of strains, N₂ fixation and nodule formation all disrupted above 20 ‰ (Dulormne et al. 2010)). In *P. officinalis*, the Ca content of leaf blades remains constant at all tested salt concentrations. This contrasts with what is generally reported in many other species of brackish environments, which display a drop in Ca content when salinity becomes too high (Adams & Ho, 1993; Tester & Davenport, 2003; Parida et al, 2004). In over-saline conditions,

Na⁺ ions compete with the absorption of K⁺ and Ca²⁺ ions through the Non Selective Cations Channels (Grattan & Grieve, 1992; Tester & Davenport, 2003). More research on Ca absorption mechanisms could help to understand the specific metabolism of *P. officinalis* regarding this element. The K/Na ratio remained above 1 at all times (180 at 0 ‰, 39-160 at 10 ‰ and 4-5 at 30 ‰), regardless of the salt treatment applied, as in most glycophytes. These results comply with those of Medina et al. (2007), who found that the leaf blades of *P. officinalis* growing alongside *L. racemosa* in mixed stands displayed ratios above 20 for a mean annual salinity of 15 ‰ to 20 ‰.

Murata et al. (2012) showed that seedlings that had been submitted to osmotic stress (using polyethylene glycol) proved to be subsequently more resistant to saline stress. In our study, a slower rate of saline stress build-up allowed the seedlings to improve their resistance to salt. This acclimation period proved beneficial for their organism. The seedlings not only had higher survival rates, but also had functional leaves with some carbon assimilation after 8 weeks at 30 ‰, whereas the CO₂ fixation of seedlings that had undergone the more brutal salinity increase was down to zero after only 5 weeks at 30 ‰ salinity.

Acclimation, recovery and opportunism of seedlings during a freshwater episode

Only a few studies have investigated the effect of salinity fluctuations in swamp forests (Ball & Farquhar, 1984b; Lin & Sternberg, 1993); several authors formulated the hypothesis that some plants may take advantage of low salinity periods to survive in hypersaline habitats (Orcutt & Nielsen, 2000; Hogarth, 2007; Lambs et al., 2008; Wang et al., 2011). Our results obtained on *P. officinalis* seedlings confirm this hypothesis. When soil salt concentration varies between 0 ‰ and hypersalinity (30 ‰), the differences observed between the constant (30F) and variable (30V) treatments are significant (Fig. 3). The temporary drop in salinity resulted in a significant increase in *P. officinalis* growth performances. The positive effects of this low salinity period were also felt on the longer term, at the end of the experiment, after the seedlings were again exposed to high salinity levels. The increase of the carbon assimilation rate in *P. officinalis* was due to the improvement of the seedlings' water status, as evidenced by the brief surge in stomatal conductance. Given that salt accumulation in the leaf blades seems to affect A_{sat} directly, it is likely that the temporary drop in environmental salinity in the V treatments led to a reduction of the salt content in the leaf blades (the same leaves being measured during the temporary drop and

at the end of the experiment). One of the mechanisms involved may be the export of Na^+ and Cl^- ions out of the leaves through the phloem, as described by Munns (2002).

P. officinalis appears therefore as an opportunistic species, capable of taking advantage of a period of low salinity, unlike *Rhizophora mangle* in Lin and Sternberg's (1993) study, which was adversely affected by fluctuations of salinity. Fluctuating salinity could be more difficult to cope with than constant high salinity levels for some species, in particular in the case of halophytes, due to the additional energy costs of acclimation (Hogarth, 2007). Moreover, saline stress resistance depends not only on the rate at which salinity increases (F versus S treatments), but also, strongly, on the duration of the exposition. Given the intra-annual variability of salinity in the field, this opportunist trait is certainly one of the elements explaining the presence of *P. officinalis* seedlings in hypersaline sectors on the mangroves' margins.

Conclusion

This study shows that *P. officinalis* is more resistant to hypersaline conditions than may be gathered from the existing literature. In the absence of a saline shock (a fast and brutal increase of salinity), *P. officinalis* seedlings can survive some time and increase their chances of reaching a period of decreasing salinity brought by the rain. As is often the case in glycophytes, *P. officinalis* seedlings adopt an opportunistic strategy as regards soil salinity, and they are quickly capable of maximizing their carbon assimilation rate and their water use efficiency during low-salinity periods. The fact that *P. officinalis* is sometimes found growing alongside mangrove species in mixed stands supports the hypothesis of an opportunistic behaviour of this species at the seedling stage and its capacity to survive temporary hypersaline conditions. Moreover, *P. officinalis* has the particularity of dealing with salinity in a way that recalls that of glycophytes while including typical halophytic traits, i.e., incapacity to accumulate Na in leaf blade cells (glycophytes), constant K concentration regardless of soil salinity (halophytes), K/Na ratio always above 1 (glycophytes).

Taking into account the climatic forecast for the coming century, it appears justified to fear for the persistence of the *P. officinalis* swamp forests flanking the mangroves. Higher mean salinity levels and longer high-salinity periods will certainly hamper adequate regeneration in areas currently at the margin of the species' ecological distribution. Development in areas upstream from

these ecosystems should anticipate this recoil and allow for the dissemination and distributional adjustment of *P. officinalis* stands.

Acknowledgments

This study was financially supported by the Total Foundation. We wish to thank Vanessa Virapin for her technical assistance in carrying out measurements and Lucienne Desfontaine for the cation analyses at the Institut National de la Recherche Agronomique of Guadeloupe (UR ASTRO). We are also grateful to Anya Cockle for improving the English.

References

- Alvarez-Lopez, M. (1990) *Ecology of Pterocarpus officinalis forested wetlands in Puerto Rico. Forested wetlands*, 251-265.
- Ball, M. C. & Farquhar, G. D. (1984a) Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove, *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. *Plant Physiology*, **74**, 7-11.
- Ball, M. C. & Farquhar, G. D. (1984b) Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long-term salinity and humidity conditions. *Plant Physiology*, **74**, 1-6.
- Bandou, E., Lebailly, F., Muller, F., Dulormne, M., Toribio, A., Chabrol, J., Courtecuisse, R., Plenchette, C., Prin, Y., Duponnois, R., Thiao, M., Sylla, S., Dreyfus, B. & Ba, A. M. (2006) The ectomycorrhizal fungus *Scleroderma bermudense* alleviates salt stress in seagrape (*Coccoloba uvifera* L.) seedlings. *Mycorrhiza*, **16**, 559-565.
- Bazihizina, N., Barrett-Lennard, E. G. & Colmer, T. D. (2012) Plant growth and physiology under heterogeneous salinity. *Plant and Soil*, **354**, 1-19.
- Biasutti, M., Sobel, A. H., Camargo, S. J. & Creyts, T. T. (2012) Projected changes in the physical climate of the Gulf Coast and Caribbean. *Climatic Change*, **112**, 819-845.
- Bischoff, J. M., Bukaveckas, P., Mitchell, M. J. & Hurd, T. (2001) N storage and cycling in vegetation of a forested wetland: Implications for watershed N processing. *Water, Air, and Soil Pollution*, **128**, 97-114.
- Cai, Z. Q., Chen, Y. J. & Bongers, F. (2007) Seasonal changes in photosynthesis and growth of *Zizyphus attopensis* seedlings in three contrasting microhabitats in a tropical seasonal rain forest. *Tree Physiology*, **27**, 827-836.
- Campbell, J. D., Taylor, M. A., Stephenson, T. S., Watson, R. A. & Whyte, F. S. (2011) Future climate of the Caribbean from a regional climate model. *International Journal of Climatology*, **31**, 1866-1878.
- Cardona-Olarte, P., Twilley, R. R., Krauss, K. W. & Rivera-Monroy, V. (2006) Responses of neotropical mangrove seedlings grown in monoculture and mixed culture under treatments of hydroperiod and salinity. *Hydrobiologia*, **569**, 325-341.

- Cheeseman, J. M., Clough, B. F., Carter, D. R., Lovelock, C. E., Eong, O. J. & Sim, R. G. (1991) The analysis of photosynthetic performance in leaves under field conditions: A case study using *Bruguiera mangroves*. *Photosynthesis Research*, **29**, 11-22.
- Cheeseman, J. M., Herendeen, L. B., Cheeseman, A. T. & Clough, B. F. (1997) Photosynthesis and photoprotection in mangroves under field conditions. *Plant, Cell & Environment*, **20**, 579-588.
- Cramer, G. R. & Bowman, D. C. (1991) Kinetics of maize leaf elongation: I. Increased yield threshold limits short-term, steady-state elongation rates after exposure to salinity. *Journal of Experimental Botany*, **42**, 1417-1426.
- Dulormne, M., Musseau, O., Muller, F., Toribio, A. & Ba, A. (2010) Effects of NaCl on growth, water status, N₂ fixation, and ion distribution in *Pterocarpus officinalis* seedlings. *Plant and Soil*, **327**, 23-34.
- Ewe, S. M. L. & Sternberg, L. D. S. L. (2005) Growth and gas exchange responses of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolius*) and native South Florida species to salinity. *Trees - Structure and Function*, **19**, 119-128.
- Ewe, S. M. L., Sternberg, L. D. S. L. & Childers, D. L. (2007) Seasonal plant water uptake patterns in the saline southeast Everglades ecotone. *Oecologia*, **152**, 607-616.
- Ewers, F. W., Lopez-Portillo, J., Angeles, G. & Fisher, J. B. (2004) Hydraulic conductivity and embolism in the mangrove tree *Laguncularia racemosa*. *Tree Physiology*, **24**, 1057-1062.
- Falqueto, A. R., Silva, D. M. & Fontes, R. V. (2008) Photosynthetic performance of mangroves *Rhizophora mangle* and *Laguncularia racemosa* under field conditions. *Revista Arvore*, **32**, 577-582.
- Flower, J. M. (2004) *Dérèglements durables de la dynamique de la végétation dans les mangroves des Petites Antilles : problèmes de régénération forestière après mortalité massive liée à des perturbations naturelles*. Université des Antilles et de la Guyane.
- Hoffmann, W. A. & Poorter, H. (2002) Avoiding bias in calculations of relative growth rate. *Annals of Botany*, **90**, 37-42.
- Hogarth, P. J. (2007) *The biology of mangroves and seagrasses*, Oxford University Press, New York.
- Imbert, D., Bonheme, I., Saur, E. & Bouchon, C. (2000) Floristics and structure of the *Pterocarpus officinalis* swamp forest in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Journal of Tropical Ecology*, **16**, 55-68.
- Krauss, K. W., Lovelock, C. E., McKee, K. L., Lopez-Hoffman, L., Ewe, S. M. L. & Sousa, W. P. G. (2008) Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquatic Botany*, **89**, 105-127.
- Lambs, L., Muller, E. & Fromard, F. (2008) Mangrove trees growing in a very saline condition but not using seawater. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, **22**, 2835-2843.
- Lin, G. & Sternberg, L. d. S. L. (1993) Effects of salinity fluctuation on photosynthetic gas exchange and plant growth of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Journal of Experimental Botany*, **44**, 9-16.

- Malaizé, B., Bertran, P., Carbonel, P., Bonnissent, D., Charlier, K., Galop, D., Imbert, D., Serrand, N., Stouvenot, C. & Pujol, C. (2011) Hurricanes and climate in the Caribbean during the past 3700 years BP. *Holocene*, **21**, 911-924.
- Medina, E., Cuevas, E. & Lugo, A. (2007) Nutrient and salt relations of *Pterocarpus officinalis* L. in coastal wetlands of the Caribbean: Assessment through leaf and soil analyses. *Trees - Structure and Function*, **21**, 321-327.
- Migeot, J. (2010) *Phénologie et variations spatiales de la croissance des peuplements à Pterocarpus officinalis Jacq. dans la forêt marécageuse de Guadeloupe (Antilles Françaises)*. Université des Antilles et de la Guyane. 225p
- Migeot, J. & Imbert, D. (2011) Structural and floristic patterns in tropical swamp forests: A case study from the *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) forest in Guadeloupe, French West Indies. *Aquatic Botany*, **94**, 1-8.
- Muller, E., Lambs, L. & Fromard, F. (2009) Variations in water use by a mature mangrove of *Avicennia germinans*, French Guiana. *Annals of Forest Science*, **66**.
- Munns, R. (2002) Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, **25**, 239-250.
- Nagelkerken, I., Blaber, S. J. M., Bouillon, S., Green, P., Haywood, M., Kirton, L. G., Meynecke, J. O., Pawlik, J., Penrose, H. M., Sasekumar, A. & Somerfield, P. J. (2008) The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquatic Botany*, **89**, 155-185.
- Naidoo, G., Rogalla, H. & Von Willert, D. J. (1998) Field measurements of gas exchange in *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorrhiza*. *Mangroves and Salt Marshes*, **2**, 99-107.
- Orcutt, D. M. & Nielsen, E. T. (2000) *Physiology of plants under stress*, Wiley, New York.
- Parida, A. K. & Das, A. B. (2005) Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, **60**, 324-349.
- Parida, A. K. & Jha, B. (2010) Salt tolerance mechanisms in mangroves: A review. *Trees - Structure and Function*, **24**, 199-217.
- R Core Team (2012) *R: a language and environment for statistical computing*, R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Rivera-Ocasio, E., Aide, T. M. & Rios-Lopez, N. (2007) The effects of salinity on the dynamics of a *Pterocarpus officinalis* forest stand in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, **23**, 559-568.
- Saint-Etienne, L., Paul, S., Imbert, D., Dulormne, M., Muller, F., Toribio, A., Planchette, C. & Ba, A. M. (2006) Arbuscular mycorrhizal soil infectivity in a stand of the wetland tree *Pterocarpus officinalis* along a salinity gradient. *Forest Ecology and Management*, **232**, 86-89.
- Saur, E., Bonheme, I., Nygren, P. & Imbert, D. (1998) Nodulation of *Pterocarpus officinalis* in the swamp forest of Guadeloupe (Lesser Antilles). *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 761-770.

- Sobrado, M. A. (1999) Leaf photosynthesis of the mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl. *Photosynthetica*, **36**, 547-555.
- Sobrado, M. A. (2005) Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. *Photosynthetica*, **43**, 217-221.
- Stahl, C., Burban, B., Goret, J. Y. & Bonal, D. (2011) Seasonal variations in stem CO₂ efflux in the Neotropical rainforest of French Guiana. *Annals of Forest Science*, **68**, 771-782.
- Suarez, N. (2003) Leaf longevity, construction, and maintenance costs of three mangrove species under field conditions. *Photosynthetica*, **41**, 373-381.
- Suarez, N. (2005) Leaf construction cost in *Avicennia germinans* as affected by salinity under field conditions. *Biologia Plantarum*, **49**, 111-116.
- Suarez, N. & Medina, E. (2005) Salinity effect on plant growth and leaf demography of the mangrove, *Avicennia germinans* L. *Trees-Structure and Function*, **19**, 721-727.
- Suarez, N. & Medina, E. (2006) Influence of salinity on Na⁺ and K⁺ accumulation, and gas exchange in *Avicennia germinans*. *Photosynthetica*, **44**, 268-274.
- Suarez, N. & Sobrado, M. A. (2000) Adjustments in leaf water relations of mangrove (*Avicennia germinans*) seedlings grown in a salinity gradient. *Tree Physiology*, **20**, 277-282.
- Van Noordwijk, M., Cerri, C., Woomer, P. L., Nugroho, K. & Bernoux, M. (1997) Soil carbon dynamics in the humid tropical forest zone. *Geoderma*, **79**, 187-225.
- Wang, W., Yan, Z., You, S., Zhang, Y., Chen, L. & Lin, G. (2011) Mangroves: obligate or facultative halophytes? A review. *Trees - Structure and Function*, **25**, 953-963.

Conclusion

Ces travaux ont montré que les variations de la salinité, en elles-mêmes, peuvent avoir une influence sur les réponses physiologiques des plantules de forêt côtière inondable à court terme (échelle de la semaine) et à moyen terme (échelle du mois). Une augmentation de la salinité plus rapide qu'elle ne l'est dans le cadre des saisons sèches actuelles entraîne une diminution des performances des quatre espèces de forêt côtière inondable. L'assimilation en carbone et la biomasse produite sont plus faibles et la mortalité est plus importante en milieu hypersalé. La survie des plantules de *P. officinalis* et d'*A. germinans* à des salinités élevées (respectivement 30 et 80 g l⁻¹) atteintes dans les conditions actuelles d'augmentation de la salinité devient impossible dans le cadre d'une augmentation plus rapide de la salinité. Un temps minimal d'acclimatation est donc nécessaire à la survie de ces espèces.

De plus, toutes les espèces n'ont pas répondu de la même manière à des épisodes à salinité nulle imposés entre deux périodes de salinité élevée. *L. racemosa*, *R. mangle* et *P. officinalis* ont fait preuve d'un caractère opportuniste en étant capable d'exploiter efficacement cette période non salée pour maximiser leur croissance à moyen terme. En revanche, *A. germinans* a été négativement affecté par les fluctuations de la salinité. L'espèce la plus adaptée aux fortes salinités n'est donc pas celle qui est la plus efficace dans un contexte de fluctuations salines. Les différences de stratégie d'investissement foliaire semblent pouvoir expliquer ces différences de réponse. Les espèces dont les feuilles ont un faible coût de construction, sont peu plastiques et à faible durée de vie apparaissent comme posséder une meilleure stratégie foliaire pour s'acclimater à de nouvelles conditions salines.

Confronter les connaissances obtenues *in situ* (chapitre III) et celles obtenues en condition contrôlées montre que toutes les espèces n'ont pas les mêmes capacités de résistance et de résilience aux périodes sèches en fonction du stade de développement. Si, au stade adulte, *A. germinans* a semblé capable, en saison des pluies, de reprendre efficacement sa croissance même après de fortes périodes sèches ; au stade plantule, *A. germinans* n'a pas su profiter d'une période de trois semaines à salinité nulle pour maximiser sa croissance. Au contraire, les individus adultes de *L. racemosa* et *R. mangle* qui ont été durablement impactés par les deux périodes sèches de 2012, ont su faire preuve d'un caractère opportuniste au stade plantule en maximisant leur croissance grâce à la courte période à salinité nulle. Cette différence de comportement entre plantules *ex situ*

et adultes *in situ* peut être lié à de multiples facteurs. Dans l'expérience en conditions contrôlées seule la salinité a varié dans le temps alors que sur le terrain l'ensemble des paramètres environnementaux co varie, aussi il est possible que les facteurs explicatifs des comportements des adultes n'aient pas été reproduit dans l'expérience en condition contrôlées. Dans cette expérience, l'ensemble du système racinaire a été rigoureusement placé dans des conditions homogènes, or ce n'est pas le cas sur le terrain où la salinité varie verticalement selon les couches du sol et horizontalement (Bazihizina et al., 2012). Il est possible que, sur le terrain, les espèces exploitent différemment leur système racinaire afin de toujours prélever dans les couches de sols les moins stressantes (Ewe et al., 2007). Enfin, cette différence entre stades de développement peut également être liée aux différences d'éclairement entre les deux stades de développement, les plantules disposant de moins d'énergie lumineuse que les adultes pour payer leurs « couts » d'adaptations.

Summary of chapter V

The two article projects confirm the hypothesis that salinity variation patterns, in themselves, may impact the physiological traits of seedlings in coastal flooded forests.

A salinity increase faster than current salinity increase rate leads to a decrease in growth performances of all the species in coastal flooded forests: carbon assimilation and total biomass are lower. Survival for *A. germinans* was not possible anymore when salinity increase reaches high levels (80 g l^{-1}) faster than current salinity increase rate.

In the treatment where salinity decreased punctually, physiological consequences were species specific. In one hand, *L. racemosa*, *R. mangle* and *P. officinalis* displayed an opportunistic behavior and managed to increase punctually carbon assimilation and the biomass produced at the end of the experiment. In the other hand, biomass of *A. germinans* did not increase and other physiological traits were negatively affected by the punctual salinity drop. These differences among species may be linked with salinity specialization. The most specialized species, *A. germinans*, is not the most efficient species in a context of salinity fluctuations. Cheap leaves, with low resistance to perturbations, low plasticity and a low life span appears to be the best strategy of foliar investments to acclimatize to new salinity level.

These *ex situ* results on seedlings' physiology do not comply with *in situ* results on adult trees' growth. Within a species seedlings and adults do not display the same resistance and resilience capacity. In one hand, adult trees of *A. germinans* managed to grow again even after strong dry episodes, when at the seedling stage, *A. germinans* did not managed to benefit from three weeks with no salinity. In the other hand, growth of adult trees of *L. racemosa* and *R. mangle* were strongly impacted by the dry episode of June 2012 and did not manage to growth again three months after. But these two species managed to benefit from a short salinity drop. Differences of results between adult trees *in situ* and seedlings *ex situ* can be explained by several factors. First, during the *ex situ* experiment salinity was the only parameter that fluctuated when, in the field, all the environmental parameters co varied (rain, water table level, air humidity, wind speed). Thus, it may be possible that the environmental parameters that induce growth variations in the field were not included in the greenhouse experiment. Second, in the *ex situ* experiment, all the roots were in homogeneous conditions when salinity in the field may be heterogeneous according to vertical and lateral gradients (Bazihizina et al., 2012). Plants may benefit from heterogeneous soil

salinity by using seasonally different part of their root system in order to uptake water in the less stressful soil conditions (Ewe et al., 2007). And third, differences in physiological traits' responses to fluctuating salinity among development stages may be linked with the fact that energy is less available for seedlings than for adults.

SYNTHESE ET PERSPECTIVES

Synthèse

Cette étude s'est intéressée aux forêts côtières inondables des Antilles. Les résultats de ce travail peuvent s'étendre aux forêts côtières inondables de l'ensemble des Caraïbes et du Golf du Mexique dans la mesure où le climat et les espèces de cette région sont similaires au contexte antillais. Elle a démontré que la mangrove et la forêt marécageuse à *P. officinalis* sont en étroite connexion hydrologique et que leurs espèces structurantes développent un ensemble cohérent de stratégies de croissance en réponses aux mêmes stress environnementaux. Aussi, il apparaît nécessaire de prendre en compte, conjointement, ces deux écosystèmes pour anticiper les effets du changement climatique sur l'ensemble de la zone côtière inondable.

L'objectif principal de cette étude a été d'évaluer l'impact du stress lié à la saison sèche sur l'écologie et l'écophysologie des espèces ligneuses des forêts côtières inondables des Antilles. Cette étude s'est déroulée au cours de deux années représentatives du climat de la région. Elle a montré que la saison sèche induit une forte modification de l'environnement édaphique dans les faciès de mangrove et une modification plus faible dans les faciès de forêt marécageuse. Cependant, quelles que soient les modifications de l'environnement édaphique, toutes les espèces montrent une réponse commune à la saison sèche avec, au niveau foliaire, une baisse de l'assimilation en carbone et, au niveau de l'individu, une diminution, voire un arrêt de la croissance cambiale. Au-delà de cette réponse commune, les espèces montrent cependant des stratégies différentes de croissance et de tolérance aux stress.

La station à *Pterocarpus officinalis* localisée à l'interface entre la forêt marécageuse et la mangrove a permis d'élargir, par rapport à la littérature existante, les connaissances sur (i) la gamme de salinité tolérée par *P. officinalis*, et (ii) sur son comportement en condition hypersalée. Dans cette station, *P. officinalis* conserve un bon statut hydrique et une assimilation en carbone élevée qui lui permettent de se maintenir et de croître. L'environnement édaphique de la forêt marécageuse répond différemment de celui de la mangrove à la saisonnalité en restant inondé pendant tout le début de la saison sèche. Dans ces conditions, la baisse d'assimilation en carbone dans la station hypersalée de forêt marécageuse est probablement liée à une augmentation de la salinité du sol, mais pourrait aussi être due à la sécheresse atmosphérique. En effet, le statut hydrique des individus adultes est peu altéré en saison sèche, malgré des conditions de salinité dans le sol ex-

trêmes pour cette espèce. Les analyses des isotopes de l'eau semblent montrer que cette espèce peut modifier les profondeurs de prélèvement d'eau du sol, cette stratégie aurait un coût énergétique qui contribuerait à expliquer la baisse du potentiel de fixation du carbone dans cette station. Cette réponse témoigne d'un fonctionnement particulièrement original de *P. officinalis* à la frontière entre les halophytes et les glycophytes.

Laguncularia racemosa apparaît comme l'espèce la plus sensible à la saison sèche. D'une part, la structure de son xylème, qui privilégie plutôt l'efficacité de conduction de la sève, est à l'origine de risques d'embolie élevés. D'autre part, la diminution de la disponibilité en eau entraîne une fermeture stomatique qui affecte son statut hydrique et qui limite l'assimilation en carbone au niveau des feuilles. . Le plus souvent décrite dans la littérature comme une espèce peu tolérante à la salinité, cette étude montre que les populations de *L. racemosa* des Antilles ont une très forte plasticité et parviennent à se maintenir dans des situations variées, du faciès arbustif en bord de mer à la ceinture externe extrêmement salée. Cette espèce montre un caractère opportuniste surprenant qui la conduit à survivre à l'état arbustif et à se reproduire précocement dans des milieux extrêmement stressants. . Deux mécanismes confèrent à cette espèce ce caractère opportuniste : (i) elle renouvelle ses feuilles avant la saison des pluies et parvient à retrouver un niveau d'assimilation élevé dès que la salinité diminue, (ii) la structure de son xylème change en fonction du niveau de contrainte hydrique dans les stations, de manière à limiter les risques d'embolie. Toutefois la plasticité de *L. racemosa* a des limites car, sur un sol pauvre, une sécheresse prolongée peut entraîner une défoliation totale du houppier.

Rhizophora mangle apparaît comme une espèce particulièrement adaptée au changement climatique. Son anatomie du xylème lui permet de résister correctement à la saison sèche, il conserve ses feuilles et sa croissance reprend au retour des pluies. Au stade plantule, *R. mangle* a montré un caractère opportuniste en profitant de la baisse ponctuelle de salinité pour optimiser sa croissance. Comme pour les deux autres espèces, sa croissance est limitée par la fertilité du sol mais *R. mangle* est moins sensible à la salinité que *L. racemosa* et moins sensible à l'inondation qu'*A. germinans*.

Avicennia germinans apparaît comme l'espèce la plus résistante à la saison sèche. L'anatomie de son xylème limite le risque d'embolie et cette espèce est particulièrement bien adaptée aux fortes salinités : c'est l'espèce qui montre les plus faibles modifications physiologiques entre la saison

des pluies et la saison sèche. Dans cette étude, la croissance d'*A. germinans* s'est montrée pleine de paradoxes. Contrairement aux deux autres espèces de palétuviers, la croissance est la plus faible dans la station où la fertilité est la plus élevée : le stress hypoxique et la compétition avec les autres espèces sont probablement à l'origine de cette faible croissance. *A. germinans* a également eu la croissance la plus élevée dans la station la plus salée : dans cet environnement extrême, « descente de cime » et rejets de souches constituent une stratégie de survie face à la forte pression osmotique du sol. Certains de ces rejets montrent une grande vigueur, probablement due à la taille disproportionnée du système racinaire qui les porte, et à la translocation de carbohydrates à partir des tiges sénescents. Contrairement aux deux autres espèces de palétuviers, *A. germinans* n'a pas montré de stratégie d'« anticipation » de la saison des pluies (l'accroissement cambial a été synchrone de la production de feuille) et cette espèce n'a pas répondu positivement à la baisse de la salinité pendant l'expérience en conditions contrôlées. Il est possible que l'« hyper spécialisation » de cette espèce dans la gestion du sel explique ces phénomènes : les feuilles d'*A. germinans* résistent à la saison sèche et permettent de relancer la croissance lors de la reprise des pluies, et ses feuilles, qui ont un coût de fabrication et de maintenance élevé, fonctionnent de manière optimale quelles que soient les fluctuations de la salinité.

Les réponses des forêts côtières inondables au changement climatique devraient prendre la forme d'une migration des différents faciès de végétation à l'intérieur des terres à cause de l'élévation du niveau de la mer. La distance de migration par rapport au trait de côte actuel dépendra de la topographie fine de la zone côtière. L'augmentation des apports d'eau de mer en forêt côtière inondable devrait contribuer à augmenter le niveau moyen d'inondation, augmenter la salinité des sols peu salés (notamment en forêt marécageuse) mais aussi contribuer à dessaler les stations hypersalées de la ceinture externe. Dans ces stations, la contribution de *R. mangle* au peuplement devrait augmenter car les niveaux d'eau plus importants favoriseront l'établissement de ses plantules et la croissance de ses individus adultes au détriment de ceux d'*A. germinans*. Les plantules de *L. racemosa* devraient avoir du mal à s'établir et cette espèce ne devrait, à terme, subsister que sur des micro sites surélevés. Cependant, l'aridification concomitante de régions tropicales, comme celles des Antilles, devrait aussi affecter l'environnement édaphique en augmentant les fluctuations du niveau de la nappe et de la salinité du sol. Dans le cadre de fortes saisons sèches, l'abaissement du niveau de la nappe devrait favoriser l'établissement des plantules d'*A. germi-*

nans plutôt que celles de *L. racemosa*, dans la mesure où ces périodes s'accompagneront de très fortes salinités. La composition des peuplements de mangrove devrait donc évoluer avec une augmentation forte des effectifs de *R. mangle* et une diminution des effectifs de *L. racemosa* ; l'évolution des effectifs d'*A. germinans* reste difficile à prévoir. L'écotone mangrove-forêt marécageuse devrait se déplacer vers l'intérieur des terres ; la remontée vers l'amont du front d'inondation devrait permettre à la forêt marécageuse de coloniser de nouveaux espaces (pâturages, anciennes cultures...) dans la mesure où les plantules de *P. officinalis* parviennent à s'y établir. Les impacts du changement climatique en terme de capacité de stockage de carbone des forêts côtières inondables dépendront du rapport entre les surfaces concernées par une diminution ou une augmentation de la salinité ; cependant l'augmentation en fréquence et en intensité des périodes sèches devrait diminuer les capacités de stockage du carbone dans ces écosystèmes.

Perspectives

Modéliser les forêts côtières inondables de demain

Etant donné les nombreux services rendus par les forêts côtières inondables de demain il serait particulièrement intéressant de pouvoir anticiper les impacts du changement climatique en modélisant la mangrove de demain par des modèles basés sur la niche des espèces et la dynamique de population.

Modèle de niche

Cette étude a permis de montrer que les variations saisonnières du climat impactaient le fonctionnement hydrologique des forêts côtières inondables et le fonctionnement des écosystèmes. Il serait intéressant de coupler à cette étude une approche d'hydrogéologie pour modéliser le fonctionnement hydrologique des stations. Ces cinq stations d'étude pourraient permettre de valider un modèle traduisant les variations édaphiques saisonnières pour les forêts côtières inondables des Antilles. Ce projet nécessiterait davantage de données topographiques (comme la base de données Litto3D du SHOM) et pédologiques.

Cette étude a pu faire le lien entre des descripteurs édaphiques et la structure et composition des peuplements. A l'échelle des forêts côtières inondables des Antilles il serait également intéressant de superposer les descripteurs de l'environnement édaphique et des peuplements pour vérifier ces relations et les définir sur d'autres morphotypes de stations. Dans un premier temps, ces modèles permettraient de donner des projections des changements édaphiques liés à l'augmentation du niveau de la mer sous différents *scenarii* de changement climatique. Dans un second temps cette approche permettrait de modéliser la structure et la composition des forêts côtières inondables de demain. Ce type d'approche a été très utilisée pour anticiper l'évolution des forêts françaises (Thuiller, 2003).

Modèle de dynamique de population

Etendu sur un temps suffisamment long, un suivi de l'ensemble de la population des arbres aux différents stades de développement permet de modéliser l'évolution de la composition du peu-

plement à l'échelle de la station (Chen and Twilley, 1998; Twilley et al., 1998; Berger and Hildenbrandt, 2000). Une prolongation dans le temps des suivis réalisés au stade plantule et le ré-inventaire des stations étudiées permettraient de poser les bases d'une telle modélisation.

Modélisation globale

Le couplage de ces deux approches de modélisation a été réalisé pour la mangrove des Everglades par le projet SELVA-MANGRO. Ce projet s'appuie sur un modèle des paysages de type modèle de niche (SELVA) et sur un modèle de dynamique de la population (MANGRO). Leur fonctionnement mis en commun a permis de dresser des cartes de projection de la mangrove en Floride (Figure 79). La calibration de ces modèles à l'échelle des Antilles permettrait de modéliser la mangrove et les forêts côtières inondables du siècle à venir.

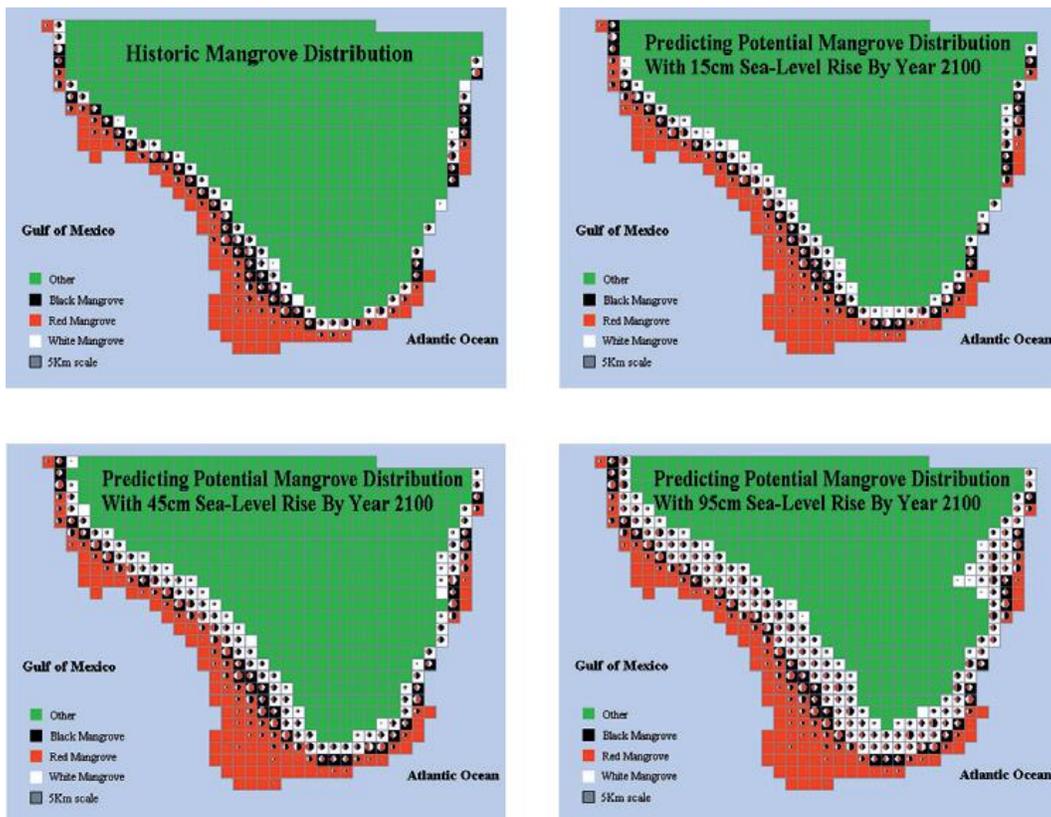


Figure 79. Distribution actuelle des espèces de mangrove dans le sud de la Floride et de leurs migrations prédites selon trois scénarii de l'IPCC (1996). Cartes extraites de Doyle et al. (2003).

Réaliser un bilan carbone des forêts côtières inondables

Dans le cadre de cette étude seule une classe de diamètre a été considérée pour le suivi des accroissements en diamètre. Afin d'évaluer comment l'ensemble de l'écosystème réagit aux variations saisonnières il serait intéressant de suivre également les autres classes de diamètres (arbres juvéniles, arbres sénescents). Ceci permettrait de faire un bilan plus précis de la production primaire des forêts côtières inondables des Antilles et d'approcher la quantité de carbone stockée annuellement.

Par ailleurs, les différences d'accroissement en diamètre entre stations ne sont pas expliquées par l'assimilation en carbone par unité de surface de feuille. Par contre, la surface foliaire totale étant d'autant plus élevée que la surface terrière est importante, le flux de carbone entrant devrait globalement être expliqué par ces deux variables (Asat et LAI). L'estimation de la densité de surface de feuille et du LAI peut se faire par des approches de télédétections. Les images radar de type (AIRSAR) couplées à celles dans le visible et l'infrarouge de type (AVIRIS) développées par la NASA permettent de les estimer sur de larges échelles (Treuhaf et al., 2002). La phénologie des espèces peut être appréciée par l'indice EVI (Enhanced Vegetation Index) des images satellites de type MODIS (Xiao et al., 2006).

La respiration et le bilan C de l'écosystème peuvent être approchés à l'échelle de la station par des systèmes d'eddy covariance sous forme de tours mesurant les flux entrant et sortant de CO₂ et d'H₂O dans les écosystèmes (Aubinet et al., 1999). En Floride, une tour à flux a permis de montrer que la production nette de l'écosystème varie en fonction du temps. Il serait intéressant de pouvoir comparer les réponses de production nette des mangroves antillaises et de celles de Floride. Cela permettrait de répondre aux questions suivantes : la production des mangroves varie t elle avec la latitude ? Les facteurs limitant de la production sont ils les mêmes entre les Antilles et la Floride ? Quelles sont les variations inter annuelles de la production ?

Caractériser la plasticité de la vulnérabilité hydraulique et les stratégies d'approvisionnement en eau des plantes

Afin de mieux comprendre les limitations hydriques chez les espèces étudiées et la part de l'embolie dans ces contraintes physiologiques exprimées en saison sèche, il serait intéressant

d'établir, par station, les courbes de vulnérabilité à la cavitation des espèces. Si en milieu tempéré les courbes de vulnérabilité apparaissent particulièrement stables au sein d'une espèce (Matzner et al., 2001), il a été montré que les traits hydrauliques d'une espèce pouvaient faire preuve de plasticité selon les conditions de stress hydriques (Magnani et al., 2002). De plus, en Louisiane, il a récemment été montré qu'une espèce de forêt marécageuse (*Taxodium distichum*) modifiait sa vulnérabilité hydraulique en fonction de la salinité (Stiller, 2009). Profiter de la forte variabilité spatiale des conditions édaphiques permettrait de bien caractériser la plasticité de ce trait sur les espèces de mangrove. Cependant, des améliorations méthodologiques seront nécessaires pour contourner les problèmes posés par (i) les longueurs importantes des vaisseaux de *L. racemosa* et *R. mangle*, et (ii) la réaction de *P. officinalis* aux hautes pressions.

Une des hypothèses mobilisées pour expliquer les valeurs peu négatives des potentiels hydriques minimums en forêt marécageuse serait que *P. officinalis* parvient à s'approvisionner en eau dans les couches du sol les moins salées. La répétition d'analyses isotopiques de la sève au cours des saisons apparaît comme une piste méthodologique prometteuse pour localiser les sources de prélèvement d'eau des arbres.

Tester l'impact de la sécheresse atmosphérique

P. officinalis a montré une diminution de ces performances de croissance en saison sèche malgré un maintien de son statut hydrique. Il a été posé comme hypothèse que les baisses d'assimilation et de croissance en diamètre pouvaient être liées à un stress hydrique d'origine atmosphérique. Cette hypothèse pourrait facilement être testée par une expérience en conditions contrôlées sur des plantules. Cependant les conditions de sécheresse atmosphérique concernent plus les arbres adultes que les plantules. Il devrait être possible de trouver des *P. officinalis* dans différentes conditions d'exposition au vent entre les stations de Guadeloupe et celles de Porto Rico. En ciblant des conditions de sécheresse atmosphérique suffisamment variées, la caractérisation des conditions atmosphériques dans l'environnement de la canopée de ces stations associée à un suivi de production de l'écosystème (dendromètres, bac à litière, système d'eddy covariance) permettrait de tester l'impact de la sécheresse édaphique sur le fonctionnement de cette espèce.

Vérifier sur le terrain les effets des variations saisonnières de l'environnement sur les performances des jeunes stades de développement

Afin de mieux prendre en compte l'ensemble des paramètres édaphiques qui varient d'une saison à l'autre il serait intéressant de réaliser un suivi de la physiologie des jeunes stades de développement (plantules, juvéniles) en saison des pluies et en saison sèche.

Par ailleurs, le suivi *in situ* a montré qu'en plus de la salinité d'autres paramètres de l'environnement étaient déterminants dans la production des espèces (pH, inondation). De la même manière que pour l'étude *ex situ* des variations la salinité, des expériences en conditions contrôlées pourraient permettre de déterminer si les variations de pH et d'inondation peuvent, en elles-mêmes, impacter le fonctionnement des plantules des espèces de forêt côtière inondable.

REFERENCES

- Agra, M.D.F., Silva, K.N., Basilio, I.J.L.D., De Freitas, P.F., Barbosa-Filho, J.M., 2008. Survey of medicinal plants used in the region Northeast of Brazil. *Brazilian Journal of Pharmacognosy* 18, 472-508.
- Ahn, P., 1958. Regrowth and swamp vegetation in the wester forest areas of Ghana. *Journal of West African Science Association*, 163-173.
- Alongi, D.M., 2008. Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 76, 1-13.
- Alongi, D.M., 2012. Carbon sequestration in mangrove forests. *Carbon Management* 3, 313-322.
- Alvarez-Lopez, M., 1990. Ecology of *Pterocarpus officinalis* forested wetlands in Puerto Rico. *Forested wetlands*, 251-265.
- Angeles, M.E., Gonzalez, J.E., Erickson Iii, D.J., Hernandez, J.L., 2007. Predictions of future climate change in the caribbean region using global general circulation models. *International Journal of Climatology* 27, 555-569.
- Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, U., Moncrieff, J., Foken, T., Kowalski, A.S., Martin, P.H., Berbigier, P., Bernhofer, C., Clement, R., Elbers, J., Granier, A., Grunwald, T., Morgenstern, K., Pilegaard, K., Rebmann, C., Snijders, W., Valentini, R., Vesala, T., Fitter, A.H., Raffaelli, D.G., 1999. Estimates of the Annual Net Carbon and Water Exchange of Forests: The EUROFLUX Methodology. *Advances in Ecological Research*. Academic Press, pp. 113-175.
- Aziz, I., Khan, M.A., 2001a. Effect of seawater on the growth, ion content and water potential of *Rhizophora mucronata* Lam. *Journal of Plant Research* 114, 369-373.
- Aziz, I., Khan, M.A., 2001b. Experimental assessment of salinity tolerance of *Ceriops tagal* seedlings and saplings from the Indus delta, Pakistan. *Aquatic Botany* 70, 259-268.
- Bacon, P.R., 1990. Ecology and management of swamp forests in the Guianas and Caribbean region. In: Lugo, Brinson, Brown (Eds.), *Ecosystems of the World 15: Forested Wetlands*. Elsevier, Amsterdam, pp. 219-250.
- Baker, T.R., Affum-Baffoe, K., Burslem, D.F.R.P., Swaine, M.D., 2002. Phenological differences in tree water use and the timing of tropical forest inventories: Conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management* 171, 261-274.
- Ball, M.C., 1988. Ecophysiology of mangroves. *Trees* 2, 129-142.
- Ball, M.C., 2002. Interactive effects of salinity and irradiance on growth: Implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees - Structure and Function* 16, 126-139.
- Ball, M.C., Anderson, J.M., 1986. Sensitivity of photosystems II to NaCl in relation to salinity tolerance. Comparative studies with thylakoids of the salt tolerant mangrove, *Avicennia marina*, and the salt-sensitive pea, *Pisum sativum*. *Functional Plant Biology* 13, 689-698.
- Ball, M.C., Farquhar, G.D., 1984a. Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove, *Avicennia marina*, to transient salinity conditions. *Plant Physiology* 74, 7-11.
- Ball, M.C., Farquhar, G.D., 1984b. Photosynthetic and Stomatal Responses of Two Mangrove Species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to Long-Term Salinity and Humidity Conditions. *Plant Physiology* 74, 1-6.
- Bandaranayake, W.M., 1998. Traditional and medicinal uses of mangroves. *Mangroves and Salt Marshes* 2, 133-148.

- Barr, J.G., Engel, V., Smith, T.J., Fuentes, J.D., 2012. Hurricane disturbance and recovery of energy balance, CO₂ fluxes and canopy structure in a mangrove forest of the Florida Everglades. *Agricultural and Forest Meteorology* 153, 54-66.
- Bastergue, P., Mounier, E., 1989, Mesure et estimation de l'évapotranspiration à la Guadeloupe. Application à l'analyse fréquentielle des besoins en eau de quelques cultures. ISARA, Guadeloupe.
- Bazihizina, N., Barrett-Lennard, E.G., Colmer, T.D., 2012. Plant growth and physiology under heterogeneous salinity. *Plant and Soil* 354, 1-19.
- Beard, J.S., 1946. The mora forests of Trinidad, British West Indies. *Journal of Ecology*, 172-192.
- Berenguer, B., Sanchez, L.M., Quilez, A., Lopez-Barreiro, M., De Haro, O., Galvez, J., Martin, M.J., 2006. Protective and antioxidant effects of *Rhizophora mangle* L. against NSAID-induced gastric ulcers. *Journal of Ethnopharmacology* 103, 194-200.
- Berger, U., Hildenbrandt, H., 2000. A new approach to spatially explicit modelling of forest dynamics: spacing, ageing and neighbourhood competition of mangrove trees. *Ecological Modelling* 132, 287-302.
- Beschel, R.E., Webber, P.J., 1962. Gradient analysis in swamp forests. *Nature* 194, 207-209.
- Biasutti, M., Sobel, A.H., Camargo, S.J., Creyts, T.T., 2012. Projected changes in the physical climate of the Gulf Coast and Caribbean. *Climatic Change* 112, 819-845.
- Bonal, D., Bosc, A., Ponton, S., Goret, J.Y., Burban, B.T., Gross, P., Bonnefond, J.M., Elbers, J., Longdoz, B., Epron, D., Guehl, J.M., Granier, A., 2008. Impact of severe dry season on net ecosystem exchange in the Neotropical rainforest of French Guiana. *Global Change Biology* 14, 1917-1933.
- Borchert, R., Renner, S.S., Calle, Z., Havarrete, D., Tye, A., Gautier, L., Spichiger, R., Von Hildebrand, P., 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature* 433, 627-629.
- Boto, K.G., Wellington, J.T., 1983. Phosphorus and nitrogen nutritional status of a northern Australian mangrove forest. *Marine Ecology Progress Series* 11, 63-69.
- Bouchon, C., Bouchon-Navarro, Y., Imbert, D., Louis, M., 1991, Effets de l'ouragan Hugo sur les communautés côtières de Guadeloupe (Antilles Françaises). Institut océanographique, Paris, France.
- Bowman, H.H.M., 1917. Ecology and Physiology of the Red Mangrove. *Proceedings of the American Philosophical Society* 56, 589-672.
- Bray, J.R., Gorham, E., Cragg, J.B., 1964, Litter production in forests of the world. *Advances in Ecological Research*. Academic Press, pp. 101-157.
- Bruenig, E., 1990, Oligotrophic forested wetlands in Borneo. In: Elsevier (Ed.), *Forested Wetlands*. Elsevier, Amsterdam, p. 33.
- Bullock, S.H., 1997. Effects of seasonal rainfall on radial growth in two tropical tree species. *International Journal of Biometeorology* 41, 13-16.
- Burnett, W., Bokuniewicz, H., Huettel, M., Moore, W.S., Taniguchi, M., 2003. Groundwater and pore water inputs to the coastal zone. *Biogeochemistry*, 3-33.
- Cadamuro, L., 1999, Structure et dynamique des écosystèmes inondables (forêt marécageuse, mangrove) du bassin du Sinnamary (Guyane Française). *Ecologie tropicale*. Paul Sabatier - Toulouse III, p. 224.
- Cahoon, D.R., Hensel, P.F., Spencer, T., Reed, D.J., McKee, K.L., Saintilan, N., 2006, Coastal wetland vulnerability to relative sea-level rise: wetland elevation trends and process controls. In: Verhoeven, J.T.A., Beltman, B., Bobbink, R., Whigham, D. (Eds.), *Wetlands and Natural Resource Management*. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg, pp. 271-292.

- Cai, Z.Q., Chen, Y.J., Bongers, F., 2007. Seasonal changes in photosynthesis and growth of *Zizyphus attopensis* seedlings in three contrasting microhabitats in a tropical seasonal rain forest. *Tree Physiology* 27, 827-836.
- Campbell, J.D., Taylor, M.A., Stephenson, T.S., Watson, R.A., Whyte, F.S., 2011. Future climate of the Caribbean from a regional climate model. *International Journal of Climatology* 31, 1866-1878.
- Cardona-Olarte, P., Twilley, R.R., Krauss, K.W., Rivera-Monroy, V., 2006. Responses of neotropical mangrove seedlings grown in monoculture and mixed culture under treatments of hydroperiod and salinity. *Hydrobiologia* 569, 325-341.
- Castaneda-Moya, E., Twilley, R.R., Rivera-Monroy, V.H., Marx, B.D., Coronado-Molina, C., Ewe, S.M.L., 2011. Patterns of Root Dynamics in Mangrove Forests Along Environmental Gradients in the Florida Coastal Everglades, USA. *Ecosystems*, 1-18.
- Chakrapani, D., Reddy, A.N.Y., 1992. Restoration and development of mangroves in the Karnataka State. *Myforest* 28, 15-31.
- Chang, S.E., Adams, B.J., Alder, J., Berke, P.R., Chuenpagdee, R., Ghosh, S., Wabnitz, C., 2006. Coastal ecosystems and tsunami protection after the December 2004 Indian Ocean tsunami. *Earthquake Spectra* 22, S863-S887.
- Chauhan, R., Ramanathan, A.L., Adhya, T.K., 2008. Assessment of methane and nitrous oxide flux from mangroves along Eastern coast of India. *Geofluids* 8, 321-332.
- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M.A., Chambers, J.Q., Eamus, D., Folster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.P., Nelson, B.W., Ogawa, H., Puig, H., Riera, B., Yamakura, T., 2005. Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145, 87-99.
- Cheeseman, J.M., Clough, B.F., Carter, D.R., Lovelock, C.E., Eong, O.J., Sim, R.G., 1991. The analysis of photosynthetic performance in leaves under field conditions: A case study using *Bruguiera* mangroves. *Photosynthesis Research* 29, 11-22.
- Cheeseman, J.M., Herendeen, L.B., Cheeseman, A.T., Clough, B.F., 1997. Photosynthesis and photoprotection in mangroves under field conditions. *Plant, Cell & Environment* 20, 579-588.
- Cheeseman, J.M., Lovelock, C.E., 2004. Photosynthetic characteristics of dwarf and fringe *Rhizophora mangle* L. in a Belizean mangrove. *Plant, Cell and Environment* 27, 769-780.
- Chen, R., Twilley, R.R., 1998. A gap dynamic model of mangrove forest development along gradients of soil salinity and nutrient resources. *Journal of Ecology* 86, 37-51.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martinez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491, 752-755.
- Choat, B., Sack, L., Holbrook, N.M., 2007. Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New Phytologist* 175, 686-698.
- Christian, R., 2005. Interactive effects of salinity and irradiance on photoprotection in acclimated seedlings of two sympatric mangroves. *Trees - Structure and Function* 19, 596-606.
- Cintron, G., Lugo, A.E., Pool, D.J., Morris, G., 1978. Mangroves of Arid Environments in Puerto Rico and Adjacent Islands. *Biotropica* 10, 110-121.

- Clarke, P.J., Myerscough, P.J., 1993. The intertidal distribution of the grey mangrove (*Avicennia marina*) in southeastern Australia: the effects of physical conditions, interspecific competition, and predation on propagule establishment and survival. *Australian Journal of Ecology* 18, 307-315.
- Cochard, H., 2002. De l'architecture hydraulique du xylème et de son apport à la compréhension des relations hydriques dans la plante. Blaise Pascal, Clermont Ferrand, p. 44.
- Cocheret de La Morinière, E., Nagelkerken, I., Van Der Meij, H., Van Der Velde, G., 2004. What attracts juvenile coral reef fish to mangroves: Habitat complexity or shade? *Marine Biology* 144, 139-145.
- Coleman, J.M., 1969. Brahmaputra river: Channel processes and sedimentation. *Sedimentary Geology* 3, 129-239.
- Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Perez, R., Lao, S., Angehr, G., Hubbell, S.P., Foster, R.B., 2004. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Nino dry season. *Journal of Tropical Ecology* 20, 51-72.
- Coronado-Molina, C., Alvarez-Guillen, H., Day Jr, J.W., Reyes, E., Perez, B.C., Vera-Herrera, F., Twilley, R., 2012. Litterfall dynamics in carbonate and deltaic mangrove ecosystems in the Gulf of Mexico. *Wetlands Ecology and Management* 20, 123-136.
- Corre, J.J., 1981. Données récentes sur le climat de la Guadeloupe. In: Golvan, Y.J., Combes, C., Euzeby, J., Salvat, B. (Eds.), *Enquête épidémiologie écologique sur la schistosomiose à Schistosoma mansoni en Guadeloupe (Antilles française)*, Paris, pp. 24-27.
- Corredor, J.E., Morell, J.M., 1994. Nitrate depuration of secondary sewage effluents in mangrove sediments. *Estuaries* 17, 295-300.
- Costanza, R., Farber, S.C., Maxwell, J., 1989. Valuation and management of wetland ecosystems. *Ecological Economics* 1, 335-361.
- Coste, S., Baraloto, C., Leroy, C., Marcon, E., Renaud, A., Richardson, A.D., Roggy, J.C., Schimann, H., Uddling, J., Herault, B., 2010. Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: A calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Science* 67.
- Couwenberg, J., Dommain, R., Joosten, H., 2010. Greenhouse gas fluxes from tropical peatlands in south-east Asia. *Global Change Biology* 16, 1715-1732.
- Craig, H., 1961. Isotopic variations in meteoric waters. *Science* 133, 1702-1703.
- Cram, W.J., Torr, P.G., Rose, D.A., 2002. Salt allocation during leaf development and leaf fall in mangroves. *Trees* 16, 112-119.
- Cramer, G.R., Bowman, D.C., 1991. Kinetics of maize leaf elongation: I. Increased yield threshold limits short-term, steady-state elongation rates after exposure to salinity. *Journal of Experimental Botany* 42, 1417-1426.
- da Silva, R.P., dos Santos, J., Tribuzy, E.S., Chambers, J.Q., Nakamura, S., Higuchi, N., 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management* 166, 295-301.
- Dahdouh-Guebas, F., Jayatissa, L.P., Di Nitto, D., Bosire, J.O., Seen, D.L., Koedam, N., 2005. How effective were mangroves as a defence against the recent tsunami? *Current Biology* 15, R443-R447.
- Dansgaard, W., 1964. Stable isotopes in precipitation. *Tellus* 16, 436-468.
- Davis, J.H.J., 1940. The ecology and geologic role of mangroves in Florida. *Papers from Tortugas Lab* 32. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, pp. 305-412.

- Dawkins, H.C., 1958. The management of tropical high forest with special reference to Uganda. Imperial Forestry Institute Paper 34.
- Day Jr, J.W., Coronado-Molina, C., Vera-Herrera, F.R., Twilley, R., Rivera-Monroy, V.H., Alvarez-Guillen, H., Day, R., Conner, W., 1996. A 7 year record of above-ground net primary production in a southeastern Mexican mangrove forest. *Aquatic Botany* 55, 39-60.
- Desvergne, M., 2008, Comment concilier valorisation touristique et protection de l'écosystème mangrove dans la baie du Grand Cul-de-Sac Marin ? , *Droit public et science politique*. Montesquieu Bordeaux, p. 48.
- Desvergne, M., Vincent, C., 2010, Comment concilier valorisation touristique et protection de l'écosystème mangrove dans la baie du Grand Cul de Sac Marin ? , *Actualités scientifiques du PNG*.
- Deva, S., Singh Aswal, B., 1974. Taxonomy and ecology of Mothronwala swamp, a reassessment. *Indian Forester*, 12-19.
- Donato, D.C., Kauffman, J.B., Murdiyarso, D., Kurnianto, S., Stidham, M., Kanninen, M., 2011. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nature Geoscience* 4, 293-297.
- Doyle, T.W., Girod, G.F., Books, M.A., 2003, Modeling mangrove forest migration along the southwest coast of Florida under climate change. In: Ning, Z.H., Turner, R.E., Doyle, T.W., Abdollahi, K.K. (Eds.), *Preparing for a changing climate: the potential consequences of climate variability and change: Gulf coast region*. Gulf Coast Climate Change Assesment Council, Louisiana State University, Baton Rouge, LA, pp. 211-222.
- Drake, P.L., Mendham, D.S., Ogden, G.N., 2013. Plant carbon pools and fluxes in coppice regrowth of *Eucalyptus globulus*. *Forest Ecology and Management* 306, 161-170.
- Dschida, W.J., Platt-Aloia, K.A., Thomson, W.W., 1992. Epidermal Peels of *Avicennia germinans* (L.) Stearn: A Useful System to Study the Function of Salt Glands. *Annals of Botany* 70, 501-509.
- Duke, N., 1995. Genetic diversity, distributional barriers and rafting continents: more thoughts on the evolution of mangroves. *Hydrobiologia* 295, 167-181.
- Duke, N.C., Ball, M.C., Ellison, J.C., 1998a. Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7, 27-47.
- Duke, N.C., Benzie, J.A.H., Goodall, J.A., Ballment, E.R., 1998b. Genetic structure and evolution of species in the mangrove genus *Avicennia* (avicenniaceae) in the Indo-West Pacific. *Evolution* 52, 1612-1626.
- Dulormne, M., Musseau, O., Muller, F., Toribio, A., Ba, A., 2010. Effects of NaCl on growth, water status, N-2 fixation, and ion distribution in *Pterocarpus officinalis* seedlings. *Plant and Soil* 327, 23-34.
- Egler, F.E., 1948. The dispersal and establishment of red mangrove, *Rhizophora*, in Florida. *Carribean Forester* 9, 299-320.
- Ellison, A.M., 2000. Mangrove restoration: Do we know enough? *Restoration Ecology* 8, 219-229.
- Elster, C., 2000. Reasons for reforestation success and failure with three mangrove species in Colombia. *Forest Ecology and Management* 131, 201-214.
- Eusse, A.M., Aide, T.M., 1999. Patterns of litter production across a salinity gradient in a *Pterocarpus officinalis* tropical wetland. *Plant Ecology* 145, 307-315.
- Ewe, S.M.L., Sternberg, L.D.S.L., Childers, D.L., 2007. Seasonal plant water uptake patterns in the saline southeast Everglades ecotone. *Oecologia* 152, 607-616.

- Ewers, F.W., Lopez-Portillo, J., Angeles, G., Fisher, J.B., 2004. Hydraulic conductivity and embolism in the mangrove tree *Laguncularia racemosa*. *Tree Physiology* 24, 1057-1062.
- Falqueto, A.R., Silva, D.M., Fontes, R.V., 2008. Photosynthetic performance of mangroves *Rhizophora mangle* and *Laguncularia racemosa* under field conditions. *Revista Arvore* 32, 577-582.
- FAO, 2003, Status and trends in mangrove area extent worldwide. In: Wilkie, M.L., Fortuna, S. (Eds.), *Forest Resources Assessment Working Paper No. 63*. Forest Resources Division, FAO, Rome.
- FAO, 2007, *The World's Mangroves 1980-2005*. Forest Resources Division, FAO, Rome, p. 77.
- Farnsworth, E.J., Ellison, A.M., Gong, W.K., 1996. Elevated CO₂ alters anatomy, physiology, growth, and reproduction of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Oecologia* 108, 599-609.
- Feller, C., Fournier, M., Imbert, D., C. Caratini, Martin, L., 1990, Datations 14C et palynologie d'un sédiment tourbeux continu (0-7 m) dans la mangrove de Guadeloupe (F.W.I). Résultats préliminaires. Orstom, UAG, IFP, Montpellier.
- Feller, I., Lovelock, C., McKee, K., 2007. Nutrient Addition Differentially Affects Ecological Processes of *Avicennia germinans* in Nitrogen versus Phosphorus Limited Mangrove Ecosystems. *Ecosystems* 10, 347-359.
- Feller, I.C., 1995. Effects of Nutrient Enrichment on Growth and Herbivory of Dwarf Red Mangrove (*Rhizophora mangle*). *Ecol. Monogr.* 65, 477-505.
- Feller, I.C., Lovelock, C.E., Berger, U., McKee, K.L., Joye, S.B., Ball, M.C., 2010. Biocomplexity in mangrove ecosystems. *Annual Review of Marine Science* 2, 395-417.
- Field, C.D., 1995. Impact of expected climate change on mangroves. *Hydrobiologia* 295, 75-81.
- Flores de Verdugo, F.J., Day Jr, J.W., Briseno-Duenas, R., 1987. Structure, litter fall, decomposition, and detritus dynamics of mangroves in a Mexican coastal lagoon with an ephemeral inlet. *Marine Ecology Progress Series* 35, 83-90.
- Flower, J.M., 2004, Dérèglements durables de la dynamique de la végétation dans les mangroves des Petites Antilles : problèmes de régénération forestière après mortalité massive liée à des perturbations naturelles. *Sciences Exactes et Naturelles*. Université des Antilles et de la Guyane, Pointe à Pitre, p. 238.
- Flower, J.M., Imbert, D., 2006. Recovery deficiency following tree mortality in mangroves of two Caribbean islands: Field survey and statistical classification. *Wetlands Ecology and Management* 14, 185-199.
- Flowers, T.J., 1985. Physiology of halophytes. *Plant and Soil* 89, 41-56.
- Flowers, T.J., Hajibagheri, M.A., Clipson, N.J.W., 1986. Halophytes. *Quarterly Review of Biology* 61, 313-337.
- Flowers, T.J., Hall, J.L., 1978. Salt tolerance in the halophyte, *Suaeda maritima* (L.) dum.: The influence of the salinity of the culture solution on the content of various organic compounds. *Annals of Botany* 42, 1057-1063.
- Flowers, T.J., Troke, P.F., Yeo, A.R., 1977. The Mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annual Review of Plant Physiology* 28, 89-121.
- Fukushima, Y., Sasamoto, H., Baba, S., Ashihara, H., 1997. The effect of salt stress on the catabolism of sugars in leaves and roots of a mangrove plant, *Avicennia marina*. *Zeitschrift fur Naturforschung Section C - Journal of Biosciences* 52, 187-192.
- Gibbs, H.K., Brown, S., Niles, J.O., Foley, J.A., 2007. Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters* 2.

- Gill, A.M., Tomlinson, P.B., 1971. Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the Shoot. *Biotropica* 3, 109-124.
- Gilman, E.L., Ellison, J., Duke, N.C., Field, C., 2008. Threats to mangroves from climate change and adaptation options: A review. *Aquatic Botany* 89, 237-250.
- Giri, C., Pengra, B., Zhu, Z.L., Singh, A., Tieszen, L.L., 2007. Monitoring mangrove forest dynamics of the Sundarbans in Bangladesh and India using multi-temporal satellite data from 1973 to 2000. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 73, 91-100.
- Grogan, J., Schulze, M., 2012. The Impact of Annual and Seasonal Rainfall Patterns on Growth and Phenology of Emergent Tree Species in Southeastern Amazonia, Brazil. *Biotropica* 44, 331-340.
- Hartnoll, R.G., 1988, Evolution, systematics, and geographical distribution. In: Burggren, W.W., McMahon, B.R. (Eds.), *Biology of the Land Crabs*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Heikuranen, L., 1960. Swamp forestry research in Finland. *Silva Fennica* 108, 21.
- Hernandez, J.A., Del Rio, L.A., Sevilla, F., 1994. Salt stress-induced changes in superoxide dismutase isozymes in leaves and mesophyll protoplasts from *Vigna unguiculata* (L.) Walp. *New Phytologist* 126, 37-44.
- Herteman, M., Fromard, F.o., Lambs, L., 2011. Effects of pretreated domestic wastewater supplies on leaf pigment content, photosynthesis rate and growth of mangrove trees: A field study from Mayotte Island, SW Indian Ocean. *Ecological Engineering* 37, 1283-1291.
- Hinsinger, P., 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: A review. *Plant and Soil* 237, 173-195.
- Hossain, M., Othman, S., Bujang, J.S., Kusnan, M., 2008. Net primary productivity of *Bruguiera parviflora* (Wight & Arn.) dominated mangrove forest at Kuala Selangor, Malaysia. *Forest Ecology and Management* 255, 179-182.
- Imbert, D., 2002. Impact des ouragans sur la structure et la dynamique forestières dans les mangroves des Antilles. *Bois et Forêts des Tropiques* 273, 69/79.
- Imbert, D., Bland, F., Russier, F., 1988, Les milieux humide du littoral guadeloupéen. ONF, Réserve naturelle du Grand Cul-de-sac Marin, p. 61.
- Imbert, D., Bonheme, I., Saur, E., Bouchon, C., 2000a. Floristics and structure of the *Pterocarpus officinalis* swamp forest in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Journal of Tropical Ecology* 16, 55-68.
- Imbert, D., Delbé, L., 2006. Ecology of fire-influenced *Cladium jamaicense* marshes in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Wetlands* 26, 289-297.
- Imbert, D., Dulormne, M., 2013, Restauration du couvert forestier dans les espaces inondables d'arrière-mangrove : Comment faciliter le retour de la forêt à *Pterocarpus officinalis*. In: Caraïbes, P.I. (Ed.). UAG, Pointe à Pitre, p. 33.
- Imbert, D., Flower, J.M., 2006. Les sols et la végétation de la zone côtière inondable au nord de Port-au-Prince (Haïti). *Conjonction* (revue de l'Institut français d'Haïti). 33-48.
- Imbert, D., Labbé, P., Rousteau, A., 1996. Hurricane damage and forest structure in Guadeloupe, French West Indies. *Journal of Tropical Ecology* 12, 663-680.
- Imbert, D., Leblond, G., 2004, Diagnostic écologique de la forêt marécageuse du Galion. Parc Naturel Régional de la Martinique.
- Imbert, D., Ménard, S., 1997. Structure de la végétation et production primaire dans la mangrove de la Baie de Fort-de-France, Martinique (F.W.I.). *Biotropica* 29, 413-426.

- Imbert, D., Rollet, B., 1989. Phytomasse aeriene et production primaire dans la mangrove du Grand Cul-de-Sac Marin (Guadeloupe, Antilles francaises). *Bulletin d'Ecologie* 20, 27-39.
- Imbert, D., Rousteau, A., Labbé, P., 1998. Hurricanes and biodiversity in the tropical forests of Guadeloupe. *Acta Oecologica - Oecologia Generalis* 19, 251-262.
- Imbert, D., Rousteau, A., Scherrer, P., 2000b. Ecology of mangrove growth and recovery in the Lesser Antilles: State of knowledge and basis for restoration projects. *Restoration Ecology* 8, 230-236.
- IPCC, 2006, IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. In: Programme, P.b.t.N.G.G.I., H S Eggleston, L.B., K Miwa, T Ngara and K Tanabe (Eds.). Institute For Global Environmental Strategies, Japan.
- IPCC, 2007, Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland, p. 104.
- Isakov, Y.A., 1968, The status of waterfowl populations breeding in the U.S.S.R and wintering in S.W. Asia and Africa. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. New Series, Morges, Switzerland.
- Jimenez, K.L., Starr, G., Staudhammer, C.L., Schedlbauer, J.L., Loescher, H.W., Malone, S.L., Oberbauer, S.F., 2012. Carbon dioxide exchange rates from short- and long-hydroperiod Everglades freshwater marsh. *Journal of Geophysical Research G: Biogeosciences* 117.
- Jithesh, M.N., Prashanth, S.R., Sivaprakash, K.R., Parida, A., 2006. Monitoring expression profiles of antioxidant genes to salinity, iron, oxidative, light and hyperosmotic stresses in the highly salt tolerant grey mangrove, *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. by mRNA analysis. *Plant Cell Reports* 25, 865-876.
- Justice, C.O., Vermote, E., Townshend, J.R.G., DeFries, R., Roy, D.P., Hall, D.K., Salomonson, V.V., Privette, J.L., Riggs, G., Strahler, A., Lucht, W., Myneni, R.B., Knyazikhin, Y., Running, S.W., Nemani, R.R., Zhengming, W., Huete, A.R., Van Leeuwen, W., Wolfe, R.E., Giglio, L., Muller, J.P., Lewis, P., Barnsley, M.J., 1998. The Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS): land remote sensing for global change research. *Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions on* 36, 1228-1249.
- Kathiresan, K., Rajendran, N., 2005. Coastal mangrove forests mitigated tsunami. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 65, 601-606.
- Kendal, C., Mac Donnell, J.J., 1998, Isotope tracers in catchment hydrology. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Knutson, T.R., McBride, J.L., Chan, J., Emanuel, K., Holland, G., Landsea, C., Held, I., Kossin, J.P., Srivastava, A.K., Sugi, M., 2010. Tropical cyclones and climate change. *Nature Geoscience* 3, 157-163.
- Kogo, K., Kogo, M., 1997. Mangrove reforestation in Vietnam by supporting villagers' activities: a trial to make a restoration model on a global level. *Tropics* 6, 247-282.
- Komiyama, A., Ong, J.E., Pongpan, S., 2008. Allometry, biomass, and productivity of mangrove forests: A review. *Aquatic Botany* 89, 128-137.
- Koshiba, S., Besebes, M., Soaladaob, K., Isechal, A.L., Victor, S., Golbuu, Y., 2013. Palau's taro fields and mangroves protect the coral reefs by trapping eroded fine sediment. *Wetlands Ecology and Management*, 1-8.
- Kozłowski, T.T., 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review* 58, 107-222.

- Krauss, K.W., Allen, J.A., 2003. Influences of salinity and shade on seedling photosynthesis and growth of two mangrove species, *Rhizophora mangle* and *Bruguiera sexangula*, introduced to Hawaii. *Aquatic Botany* 77, 311-324.
- Krauss, K.W., Ball, M.C., 2013. On the halophytic nature of mangroves. *Trees - Structure and Function* 27, 7-11.
- Krauss, K.W., Keeland, B.D., Allen, J.A., Ewel, K.C., Johnson, D.J., 2007. Effects of season, rainfall, and hydrogeomorphic setting on mangrove tree growth in Micronesia. *Biotropica* 39, 161-170.
- Krauss, K.W., Lovelock, C.E., McKee, K.L., Lopez-Hoffman, L., Ewe, S.M.L., Sousa, W.P.g., 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. *Aquatic Botany* 89, 105-127.
- Lachniet, M.S., Patterson, W.P., 2002. Stable isotope values of Costa Rican surface waters. *Journal of Hydrology* 260, 135-150.
- Lal, R., 2005. Soil carbon sequestration in natural and managed tropical forest ecosystems. *Journal of Sustainable Forestry* 21, 1-30.
- Larue, C.D., Muzik, T.J., 1954. Growth, regeneration, and precocious rooting in *Rhizophora mangle*. *Papers Michigan Acad. Sci., Arts, Let.* 39, 9-29.
- Lawton, J.R., Todd, A., Naidoo, D.K., 1981. Preliminary investigations into the structure of the roots of the mangroves *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorrhiza* in relation to ion uptake. *New Phytologist* 88, 713-722.
- Lescure, J.P., 1980. Aperçu architectural de la mangrove guadeloupéenne. *Acta Oecologica - Oecologia Generalis*, 249-265.
- Levia, D.F., Carlyle-Moses, D., Tanaka, T., 2011. *Forest hydrology and biochemistry. Synthesis of past research and future directions.* Springer, New York.
- Levitt, J., 1972. *Responses of plants to environmental stresses.* Academic Press, New York, London.
- Lewis, S.L., Lopez-Gonzalez, G., Sonké, B., Affum-Baffoe, K., Baker, T.R., Ojo, L.O., Phillips, O.L., Reitsma, J.M., White, L., Comiskey, J.A., Djuikouo K, M.N., Ewango, C.E.N., Feldpausch, T.R., Hamilton, A.C., Gloor, M., Hart, T., Hladik, A., Lloyd, J., Lovett, J.C., Makana, J.R., Malhi, Y., Mbago, F.M., Ndangalasi, H.J., Peacock, J., Peh, K.S.H., Sheil, D., Sunderland, T., Swaine, M.D., Taplin, J., Taylor, D., Thomas, S.C., Votere, R., Woll, H., 2009. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature* 457, 1003-1006.
- Lichtenthaler, H.K., 1987. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. *Methods in Enzymology* 148, 350-381.
- Lin, G., Sternberg, L.d.S.L., 1993. Effects of salinity fluctuation on photosynthetic gas exchange and plant growth of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Journal of Experimental Botany* 44, 9-16.
- Lopez-Hoffman, L., DeNoyer, J.L., Monroe, I.E., Shaftel, R., Anten, N.P.R., Martinez-Ramos, M., Ackerly, D.D., 2006. Mangrove seedling net photosynthesis, growth, and survivorship are interactively affected by salinity and light. *Biotropica* 38, 606-616.
- Lopez-Portillo, J., Ewers, F.W., Angeles, G., 2005. Sap salinity effects on xylem conductivity in two mangrove species. *Plant, Cell and Environment* 28, 1285-1292.
- Lovelock, C.E., Ball, M.C., Choat, B., Engelbrecht, B.M.J., Holbrook, N.M., Feller, I.C., 2006a. Linking physiological processes with mangrove forest structure: Phosphorus deficiency limits canopy development, hydraulic conductivity and photosynthetic carbon gain in dwarf *Rhizophora mangle*. *Plant, Cell and Environment* 29, 793-802.

- Lovelock, C.E., Ball, M.C., Feller, I.C., Engelbrecht, B.M.J., Ling Ewe, M., 2006b. Variation in hydraulic conductivity of mangroves: Influence of species, salinity, and nitrogen and phosphorus availability. *Physiologia Plantarum* 127, 457-464.
- Lovelock, C.E., Feller, I.C., 2003. Photosynthetic performance and resource utilization of two mangrove species coexisting in a hypersaline scrub forest. *Oecologia* 134, 455-462.
- Lovelock, C.E., Feller, I.C., McKee, K.L., Engelbrecht, B.M.J., Ball, M.C., 2004. The effect of nutrient enrichment on growth, photosynthesis and hydraulic conductance of dwarf mangroves in Panama. *Functional Ecology* 18, 25-33.
- Lugo, A.E., 1990, Introduction. In: Elsevier (Ed.), *Forested Wetlands*. Elsevier, Amsterdam, p. 33.
- Lugo, A.E., Brown, S., Brinson, M.M., 1988. Forested wetlands in freshwater and salt-water environments. *Limnology & Oceanography* 33, 894-909.
- Lugo, A.E., Brown, S., Brinson, M.M., 1989, *Forested wetlands*. Elsevier Science Publishers, Netherlands.
- Lugo, A.E., Brown, S., Brinson, M.M., 1990, *Forested wetlands*. Elsevier Science Publishers, Netherlands.
- Lugo, A.E., Medina, E., Cuevas, E., Cintrón, G., Laboy Nieves, E.N., Novelli, Y.S., 2007a. Ecophysiology of a mangrove forest in Jobos Bay, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 43, 200-219.
- Lugo, A.E., Medina, E., Cuevas, E., Cintron, G., Laboy Nieves, E.N., Novelli, Y.S., 2007b. Ecophysiology of a mangrove forest in Jobos Bay, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 43, 200-219.
- Lugo, A.E., Snedaker, S.C., 1974. The ecology of mangroves. *Annual review of ecology and systematics* 5, 39-64.
- Macnae, W., 1969, *A General Account of the Fauna and Flora of Mangrove Swamps and Forests in the Indo-West-Pacific Region*. *Advances in Marine Biology*, pp. 73-103,104a,104b,105-270.
- Magalhaes, A., da Costa, R.M., da Silva, R., Pereira, L.C.C., 2007. The role of women in the mangrove crab (*Ucides cordatus*, Ocypodidae) production process in North Brazil (Amazon region, Para). *Ecological Economics* 61, 559-565.
- Magnani, F., Grace, J., Borghetti, M., 2002. Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints. *Functional Ecology* 16, 385-393.
- Malaizé, B., Bertran, P., Carbonel, P., Bonnissent, D., Charlier, K., Galop, D., Imbert, D., Serrand, N., Stouvenot, C., Pujol, C., 2011. Hurricanes and climate in the caribbean during the past 3700 years BP. *Holocene* 21, 911-924.
- Malhi, Y., Doughty, C., Galbraith, D., 2011. The allocation of ecosystem net primary productivity in tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366, 3225-3245.
- Mangrove for future, <http://www.mangrovesforthefuture.org/>.
- Manson, F.J., Loneragan, N.R., Skilleter, G.A., Phinn, S.R., 2005, An evaluation of the evidence for linkages between mangroves and fisheries: A synthesis of the literature and identification of research directions. *Oceanography and Marine Biology*, pp. 483-513.
- Matzner, S.L., Rice, K.J., Richards, J.H., 2001. Intra-specific variation in xylem cavitation in interior live oak (*Quercus wislizenii* A. DC.). *Journal of Experimental Botany* 52, 783-789.

- Maumont, S., Bousquet-Mélou, A., Fougère-Danezan, M., 2002. Phylogénie et histoire biogéographique des palétuviers. *Bois et forêts des tropiques* 273, 23-30.
- McKee, K.L., 1993. Soil physicochemical patterns and mangrove species distribution - reciprocal effects? *Journal of Ecology* 81, 477-487.
- McKee, K.L., 1996. Growth and physiological responses of neotropical mangrove seedlings to root zone hypoxia. *Tree Physiology* 16, 883-889.
- McKee, K.L., 2001. Root proliferation in decaying roots and old root channels: A nutrient conservation mechanism in oligotrophic mangrove forests? *Journal of Ecology* 89, 876-887.
- McKee, K.L., Cahoon, D.R., Feller, I.C., 2007. Caribbean mangroves adjust to rising sea level through biotic controls on change in soil elevation. *Global Ecology and Biogeography* 16, 545-556.
- McKee, K.L., Faulkner, P.L., 2000. Restoration of biogeochemical function in mangrove forests. *Restoration Ecology* 8, 247-259.
- McKee, K.L., Feller, I.C., Popp, M., Wanek, W., 2002. Mangrove isotopic ^{15}N and ^{13}C fractionation across a nitrogen vs. phosphorus limitation gradient. *Ecology* 83, 1065-1075.
- McKee, K.L., Mendelssohn, I.A., 1987. Root metabolism in the black mangrove (*Avicennia germinans* (L.) L.): response to hypoxia. *Environmental and Experimental Botany* 27, 144-156.
- Medina, E., Cuevas, E., Lugo, A., 2007. Nutrient and salt relations of *Pterocarpus officinalis* L. in coastal wetlands of the Caribbean: Assessment through leaf and soil analyses. *Trees - Structure and Function* 21, 321-327.
- Medina, E., Cuevas, E., Lugo, A.E., 2010. Nutrient relations of dwarf *Rhizophora mangle* L. mangroves on peat in eastern Puerto Rico. *Plant Ecology* 207, 13-24.
- Medina, E., Francisco, M., 1997. Osmolality and $\delta^{13}\text{C}$ of leaf tissues of mangrove species from environments of contrasting rainfall and salinity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 45, 337-344.
- Meentemeyer, V., Box, E.O., Thompson, R., 1982. World Patterns and Amounts of Terrestrial Plant Litter Production. *BioScience* 32, 125-128.
- Meinzer, F.C., Goldstein, G., Holbrook, N.M., Jackson, P., Cavelier, J., 1993. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell & Environment* 16, 429-436.
- Melcher, P.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Yount, D.E., Jones, T.J., Holbrook, N.M., Huang, C.X., 2001. Water relations of coastal and estuarine *Rhizophora mangle*: Xylem pressure potential and dynamics of embolism formation and repair. *Oecologia* 126, 182-192.
- Michael, H.A., Mulligan, A.E., Harvey, C.F., 2005. Seasonal oscillations in water exchange between aquifers and the coastal ocean. *Nature* 436, 1145-1148.
- Michelot, A., Simard, S., Rathgeber, C., Dufrene, E., Damesin, C., 2012. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology* 32, 1033-1045.
- Miettinen, J., Shi, C., Liew, S.C., 2012. Two decades of destruction in Southeast Asia's peat swamp forests. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10, 124-128.
- Migeot, J., 2010. Phénologie et variations spatiales de la croissance des peuplements à *Pterocarpus officinalis* Jacq. dans la forêt marécageuse de Guadeloupe (Antilles Françaises). Université des Antilles et de la Guyane, Pointe à Pitre, p. 261.
- Migeot, J., Imbert, D., 2012. Phenology and production of litter in a *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) swamp forest of Guadeloupe (Lesser Antilles). *Aquatic Botany* 101, 18-27.

- Miththapala, S., 2008, Mangroves. Coastal Ecosystems Series Volume 2. Ecosystems and Livelihoods Groups Asia, IUCN, Colombo, Sri Lanka.
- Monk, C.D., Brown, T.W., 1965. Ecological considerations of cypress heads in north central Florida. *American Midland Naturalist*, 126-140.
- Muller, E., Lambs, L., Fromard, F., 2009a. Variations in water use by a mature mangrove of *Avicennia germinans*, French Guiana. *Annals of Forest Science* 66.
- Muller, F., Voccia, M., Ba, A., Bouvet, J.M., 2009b. Genetic diversity and gene flow in a Caribbean tree *Pterocarpus officinalis* Jacq.: A study based on chloroplast and nuclear microsatellites. *Genetica* 135, 185-198.
- Muller, J., Caratini, C., 1977. Pollen of *Rhizophora* as a guide fossil. *Pollen and spores*, 361-389.
- Mumby, P.J., Edwards, A.J., Arias-Gonzalez, J.E., Lindeman, K.C., Blackwell, P.G., Gall, A., Gorczyńska, M.I., Harborne, A.R., Pescod, C.L., Renken, H., Wabnitz, C.C.C., Llewellyn, G., 2004. Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature* 427, 533-536.
- Munns, R., 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment* 25, 239-250.
- Munns, R., Passioura, J.B., Guo, J., Chazen, O., Cramer, G.R., 2000. Water relations and leaf expansion: Importance of time scale. *Journal of Experimental Botany* 51, 1495-1504.
- Munns, R., Tester, M., 2008, Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, pp. 651-681.
- Myers, R.L., 1990, Palm swamps. In: Elsevier (Ed.), *Forested Wetlands*. Elsevier, Amsterdam, p. 11.
- Nagelkerken, I., Blaber, S.J.M., Bouillon, S., Green, P., Haywood, M., Kirton, L.G., Meynecke, J.O., Pawlik, J., Penrose, H.M., Sasekumar, A., Somerfield, P.J., 2008. The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: A review. *Aquatic Botany* 89, 155-185.
- Naidoo, G., 2006. Factors contributing to dwarfing in the mangrove *Avicennia marina*. *Annals of Botany* 97, 1095-1101.
- Naidoo, G., Rogalla, H., Von Willert, D.J., 1998. Field measurements of gas exchange in *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorrhiza*. *Mangroves and Salt Marshes* 2, 99-107.
- Newell, R.I.E., Marshall, N., Sasekumar, A., Chong, V.C., 1995. Relative importance of benthic microalgae, phytoplankton, and mangroves as sources of nutrition for penaeid prawns and other coastal invertebrates from Malaysia. *Marine Biology* 123, 595-606.
- Orcutt, D.M., Nielsen, E.T., 2000, *Physiology of plants under stress*. Wiley, New York.
- Page, S.E., Siegert, F., Rieley, J.O., Boehm, H.D.V., Jaya, A., Limin, S., 2009. Restoration ecology of lowland tropical peatlands in Southeast Asia: Current knowledge and future research directions. *Ecosystems* 12, 888-895.
- Parida, A., Das, A., Das, P., 2002. NaCl stress causes changes in photosynthetic pigments, proteins, and other metabolic components in the leaves of a true mangrove, *Bruguiera parviflora*, in hydroponic cultures. *Journal of Plant Biology* 45, 28-36.
- Parida, A.K., Das, A.B., 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 60, 324-349.
- Parida, A.K., Jha, B., 2010. Salt tolerance mechanisms in mangroves: A review. *Trees - Structure and Function* 24, 199-217.

- Parra, M., Pons, J.C., Ferragne, A., 1986. Two potential sources for Holocene clay sedimentation in the Caribbean Basin: The Lesser Antilles Arc and the South American continent. *Marine Geology* 72, 287-304.
- Pezeshki, S.R., DeLaune, R.D., Meeder, J.F., 1997. Carbon assimilation and biomass partitioning in *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle* seedlings in response to soil redox conditions. *Environmental and Experimental Botany* 37, 161-171.
- Phillips, O.L., Aragao, L.E.O.C., Lewis, S.L., Fisher, J.B., Lloyd, J., Lopez-Gonzalez, G., Malhi, Y., Monteagudo, A., Peacock, J., Quesada, C.A., Van Der Heijden, G., Almeida, S., Amaral, I., Arroyo, L., Aymard, G., Baker, T.R., Banki, O., Blanc, L., Bonal, D., Brando, P., Chave, J., De Oliveira, A.C.A., Cardozo, N.D., Czimczik, C.I., Feldpausch, T.R., Freitas, M.A., Gloor, E., Higuchi, N., Jimenez, E., Lloyd, G., Meir, P., Mendoza, C., Morel, A., Neill, D.A., Nepstad, D., Patino, S., Penuela, M.C., Prieto, A., Ramirez, F., Schwarz, M., Silva, J., Silveira, M., Thomas, A.S., Steege, H.T., Stropp, J., Vasquez, R., Zelazowski, P., Davila, E.A., Andelman, S., Andrade, A., Chao, K.J., Erwin, T., Di Fiore, A., Honorio, E.C., Keeling, H., Killeen, T.J., Laurance, W.F., Cruz, A.P., Pitman, N.C.A., Vargas, P.N., Ramirez-Angulo, H., Rudas, A., Salamao, R., Silva, N., Terborgh, J., Torres-Lezama, A., 2009. Drought sensitivity of the amazon rainforest. *Science* 323, 1344-1347.
- Phillips, S., Bustin, R.M., 1996. Sedimentology of the Changuinola peat deposit: Organic and clastic sedimentary response to punctuated coastal subsidence. *Bulletin of the Geological Society of America* 108, 794-814.
- Polidoro, B.A., Carpenter, K.E., Collins, L., Duke, N.C., Ellison, A.M., Ellison, J.C., Farnsworth, E.J., Fernando, E.S., Kathiresan, K., Koedam, N.E., Livingstone, S.R., Miyagi, T., Moore, G.E., Ngoc Nam, V., Ong, J.E., Primavera, J.H., Salmo, S.G., III, Sanciangco, J.C., Sukardjo, S., Wang, Y., Yong, J.W.H., 2010. The Loss of Species: Mangrove Extinction Risk and Geographic Areas of Global Concern. *PLoS ONE* 5, e10095.
- Poorter, H., Navas, M.L., 2003. Plant growth and competition at elevated Co₂: On winners, losers and functional groups. *New Phytologist* 157, 175-198.
- Proisy, C., Gratiot, N., Anthony, E.J., Gardel, A., Fromard, F., Heuret, P., 2009. Mud bank colonization by opportunistic mangroves: A case study from French Guiana using lidar data. *Continental Shelf Research* 29, 632-641.
- Quisthoudt, K., Adams, J., Rajkaran, A., Dahdouh-Guebas, F., Koedam, N., Randin, C.F., 2013. Disentangling the effects of global climate and regional land-use change on the current and future distribution of mangroves in South Africa. *Biodiversity and Conservation* 22, 1369-1390.
- R Core Team, 2012, R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Rabinowitz, D., 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10, 47-57.
- Ratter, J.A., Richards, P.W., 1973. Observation of the vegetation of northeastern Matto Grosso, I. The woody vegetation types of Xavantina - Cachimbo expedition area. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*, 449-492.
- Ray, R., Ganguly, D., Chowdhury, C., Dey, M., Das, S., Dutta, M.K., Mandal, S.K., Majumder, N., De, T.K., Mukhopadhyay, S.K., Jana, T.K., 2011. Carbon sequestration and annual increase of carbon stock in a mangrove forest. *Atmospheric Environment* 45, 5016-5024.
- Ridd, P.V., Stieglitz, T., 2002. Dry season salinity changes in arid estuaries fringed by mangroves and saltflats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54, 1039-1049.

- Rivera-Ocasio, E., Aide, T.M., McMillan, W.O., 2002. Patterns of genetic diversity and biogeographical history of the tropical wetland tree, *Pterocarpus officinalis* (Jacq.), in the Caribbean basin. *Molecular Ecology* 11, 675-683.
- Rivera-Ocasio, E., Aide, T.M., Rios-Lopez, N., 2007. The effects of salinity on the dynamics of a *Pterocarpus officinalis* forest stand in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 23, 559-568.
- Robert, E.M.R., Koedam, N., Beekman, H., Schmitz, N., 2009. A safe hydraulic architecture as wood anatomical explanation for the difference in distribution of the mangroves *Avicennia* and *Rhizophora*. *Functional Ecology* 23, 649-657.
- Robertson, A.I., Alongi, D.M., Boto, K.G., 1992. Food chains and carbon fluxes. In: Robertson, A.I., Alongi, D.M. (Eds.), *Tropical mangrove ecosystems*. American Geophysical Union, Washington, USA, pp. 293-326.
- Robertson, A.I., Duke, N.C., 1990. Mangrove fish-communities in tropical Queensland, Australia: Spatial and temporal patterns in densities, biomass and community structure. *Marine Biology* 104, 369-379.
- Robinson, C., Li, L., Prommer, H., 2007. Tide-induced recirculation across the aquifer ocean interface. *Water Resources Research*, W07428.
- Robinson, E., 1977. Possible use of tropical peats as fuel: an example from Jamaica. *Geologie en Mijnbouw* 57, 297-300.
- Rojo, J.P., 1977. Pantropic speciation of *Pterocarpus* (Leguminosae-Papilionacea) and the Malaysia-Pacific species. *Pterocarpus*, 19-41.
- Roy, S., Singh, J.S., 1995. Seasonal and spatial dynamics of plant-available N and P pools and N-mineralization in relation to fine roots in a dry tropical forest habitat. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 33-40.
- Saenger, P., Snedaker, S.C., 1993. Pantropical trends in mangrove above-ground biomass and annual litterfall. *Oecologia* 96, 293-299.
- Saint-Etienne, L., Paul, S., Imbert, D., Dulormne, M., Muller, F., Toribio, A., Plenchette, C., Ba, A.M., 2006. Arbuscular mycorrhizal soil infectivity in a stand of the wetland tree *Pterocarpus officinalis* along a salinity gradient. *Forest Ecology and Management* 232, 86-89.
- Santiago, L.S., Mulkey, S.S., 2003. A test of gas exchange measurements on excised canopy branches of ten tropical tree species. *Photosynthetica* 41, 343-347.
- Santos, I.R., Eyre, B.D., Huettel, M., 2012. The driving forces of porewater and groundwater flow in permeable coastal sediments: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 98, 1-15.
- Saxe, H., Ellsworth, D.S., Heath, J., 1998. Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist* 139, 395-436.
- Schaeffer-Noveli, Y., Mesquita, H.d.S.L., Cintron-Molero, G., 1990. The Cananea Lagoon estuarine system, Sao Paulo, Brazil. *Estuaries* 13, 193-203.
- Scholander, P.F., 1968. How Mangroves Desalinate Seawater. *Physiologia Plantarum* 21, 251-261.
- Scholl, D.W., 1964. Recent sedimentary record in mangrove swamps and rise in sea level over the southwestern coast of Florida: Part 1. *Marine Geology* 1, 344-366.
- Schöngart, J., Piedade, M.T.F., Ludwigshausen, S., Horna, V., Worbes, M., 2002. Phenology and stem-growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forests. *Journal of Tropical Ecology* 18, 581-597.

- Sherman, R.E., Fahey, T.J., Martinez, P., 2001. Hurricane impacts on a mangrove forest in the Dominican Republic: Damage patterns and early recovery. *Biotropica* 33, 393-408.
- Sherman, R.E., Fahey, T.J., Martinez, P., 2003. Spatial patterns of biomass and aboveground net primary productivity in a mangrove ecosystem in the Dominican Republic. *Ecosystems* 6, 384-398.
- Simpson, L.T., Feller, I.C., Chapman, S.K., 2013. Effects of competition and nutrient enrichment on *Avicennia germinans* in the salt marsh-mangrove ecotone. *Aquatic Botany* 104, 55-59.
- Sobrado, M., 2002. Effect of drought on leaf gland secretion of the mangrove *Avicennia germinans* L. *Trees - Structure and Function* 16, 1-4.
- Sobrado, M.A., 1999a. Drought effects on photosynthesis of the mangrove, *Avicennia germinans*, under contrasting salinities. *Trees - Structure and Function* 13, 125-130.
- Sobrado, M.A., 1999b. Leaf photosynthesis of the mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl. *Photosynthetica* 36, 547-555.
- Sobrado, M.A., 2004. Influence of external salinity on the osmolality of xylem sap, leaf tissue and leaf gland secretion of the mangrove *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. *Trees - Structure and Function* 18, 422-427.
- Sobrado, M.A., 2005. Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. *Photosynthetica* 43, 217-221.
- Sobrado, M.A., 2006. Differential leaf gas exchange responses to salinity and drought in the mangrove tree *Avicennia germinans* (Avicenniaceae). *Revista de biologia tropical* 54, 371-375.
- Spalding, M., Kainuma, M., Collins, L., 2010, *World Atlas of Mangrove*. ISME, ITTO.
- Sperry, J.S., Tyree, M.T., 1990. Water-stress-induced xylem embolism in 3 species of conifers. *Plant Cell Environ.* 13, 427-436.
- Sperry, J.S., Tyree, M.T., Donnelly, J.R., 1988. Vulnerability of xylem embolism in a mangrove vs an inland species of Rhizophoraceae. *Physiologia Plantarum* 74, 276-283.
- Stahl, C., 2010, *Influence des variations saisonnières du climat sur les échanges gazeux en forêt tropicale humide guyanaise*. Nancy - Université, p. 343.
- Stahl, C., Burban, B., Bompoy, F., Jolin, Z.B., Sermage, J., Bonal, D., 2010. Seasonal variation in atmospheric relative humidity contributes to explaining seasonal variation in trunk circumference of tropical rain-forest trees in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 26, 393-405.
- Stahl, C., Burban, B., Wagner, F., Goret, J.Y., Bompoy, F., Bonal, D., 2013. Influence of Seasonal Variations in Soil Water Availability on Gas Exchange of Tropical Canopy Trees. *Biotropica* 45, 155-164.
- Stern, W.L., Voigt, G.K., 1959. Effect of Salt Concentration on Growth of Red Mangrove in Culture. *Botanical Gazette* 121, 36-39.
- Stevenson, N.J., 1997. Disused shrimp ponds: options for redevelopment of mangroves. *Coastal Management* 25, 425-435.
- Stiller, V., 2009. Soil salinity and drought alter wood density and vulnerability to xylem cavitation of baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Rich.) seedlings. *Environmental and Experimental Botany* 67, 164-171.
- Suarez, N., 2003. Leaf longevity, construction, and maintenance costs of three mangrove species under field conditions. *Photosynthetica* 41, 373-381.
- Suarez, N., 2005. Leaf construction cost in *Avicennia germinans* as affected by salinity under field conditions. *Biologia Plantarum* 49, 111-116.

- Suarez, N., Medina, E., 2006. Influence of salinity on Na⁺ and K⁺ accumulation, and gas exchange in *Avicennia germinans*. *Photosynthetica* 44, 268-274.
- Suarez, N., Sobrado, M.A., 2000. Adjustments in leaf water relations of mangrove (*Avicennia germinans*) seedlings grown in a salinity gradient. *Tree Physiology* 20, 277-282.
- Takemura, T., Hanagata, N., Sugihara, K., Baba, S., Karube, I., Dubinsky, Z., 2000. Physiological and biochemical responses to salt stress in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. *Aquatic Botany* 68, 15-28.
- Tardieu, F., Davies, W.J., 1993. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell & Environment* 16, 341-349.
- Taylor, B.W., 1964. Vegetation of the Buna-Kokoda area, Territory of Papua and New Guinea. CSIRO Landscapes Research Series, 89-98.
- Tejera García, N.A., Iribarne, C., Palma, F., Lluch, C., 2007. Inhibition of the catalase activity from *Phaseolus vulgaris* and *Medicago sativa* by sodium chloride. *Plant Physiology and Biochemistry* 45, 535-541.
- Thom, B.G., 1984. Mangrove ecology: a geomorphological perspective. In: Clough, B.F. (Ed.), *Mangrove ecosystems in Australia*. Australian National University Press, Canberra, Australia, pp. 3-17.
- Thom, B.G., Wright, L.D., Coleman, J.M., 1975. Mangrove Ecology and Deltaic-Estuarine Geomorphology: Cambridge Gulf-Ord River, Western Australia. *Journal of Ecology* 63, 203-232.
- Thuiller, W., 2003. BIOMOD – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9, 1353-1362.
- Tilman, D., 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecol. Monogr.* 57, 189-214.
- Tomlinson, P.B., 1986, *The botany of mangroves*. Cambridge University Press; Tropical Biology Series.
- Treuhaft, R.N., Asner, G.P., Law, B.E., Van Tuyl, S., 2002. Forest leaf area density profiles from the quantitative fusion of radar and hyperspectral data. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 107, 4568.
- Tupfers, A.V., Naidoo, G., Von Willert, D.J., 1999. The contribution of leaf angle to photoprotection in the mangroves *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. and *Bruguiera gymnorhiza* (L.) Lam. under field conditions in South Africa. *Flora* 194, 267-275.
- Turenne, J.F., 1997, *L'écosystème de mangrove - continuité et discontinuité*. Ecolab - Orstom, Cayenne, p. 7.
- Twilley, R.R., Chen, R.H., Hargis, T., , 1992. Carbon sinks in mangrove forests and their implications to the carbon budget of tropical coastal ecosystems. *Water Air Soil Pollut.* 64.
- Twilley, R.R., Rivera-Monroy, V.H., Chen, R.H., Botero, L., 1998. Adapting an ecological mangrove model to simulate trajectories in restoration ecology. *Marine Pollution Bulletin* 37, 404-419.
- Twilley, R.W., Lugo, A.E., Patterson-Zucca, C., 1986. Litter Production and Turnover in Basin Mangrove Forests in Southwest Florida. *Ecology* 67, 670-683.
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H., 2002, *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer.
- Utrera-Lopez, M.E., Moreno-Casasola, P., 2008. Mangrove litter dynamics in la Mancha Lagoon, Veracruz, Mexico. *Wetlands Ecology and Management* 16, 11-22.
- Valiela, I., Bowen, J.L., York, J.K., 2001. Mangrove forests: One of the world's threatened major tropical environments. *Bioscience* 51, 807-815.

- Van Der Heijden, G.M.F., Phillips, O.L., 2009. Liana infestation impacts tree growth in a lowland tropical moist Forest. *Biogeosciences* 6, 2217-2226.
- Van Sambeek, M.H.G., Eggenkamp, H.G.M., Vissers, M.J.M., 2000. The groundwater quality of Aruba, Bonaire and Curacao: a hydrogeochemical study. *Netherlands Journal of Geosciences* 79, 459-466.
- Vazquez, S.J., 1963. Clasificación de las masas forestales de Campeche. In: Secretaria de Agricultura y Recursos Hidráulicos, S.F.y.d.I.F. (Ed.). Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Mexico.
- Vecchi, G.A., Fueglistaler, S., Held, I.M., Knutson, T.R., Zhao, M., 2013. Impacts of atmospheric temperature trends on tropical cyclone activity. *Journal of Climate* 26, 3877-3891.
- Verheyden, A., De Ridder, F., Schmitz, N., Beeckman, H., Koedam, N., 2005. High-resolution time series of vessel density in Kenyan mangrove trees reveal a link with climate. *New Phytologist* 167, 425-435.
- Vieillefont, J., 1977. Les sols des mangroves et des tannes de Basse Casamance (Sénégal). *Mémoires de l'Orstom*. Orstom, Limoges, p. 253.
- Wagner, F., Rossi, V., Stahl, C., Bonal, D., Hérault, B., 2012. Water availability is the main climate driver of neotropical tree growth. *PLoS ONE* 7.
- Wagner, F., Rossi, V., Stahl, C., Bonal, D., Hérault, B., 2013. Asynchronism in leaf and wood production in tropical forests: a study combining satellite and ground-based measurements. *Biogeosciences Discuss.* 10, 8247-8281.
- Wakushima, S., Kuraishi, S., Sakurai, N., 1994. Soil salinity and pH in Japanese mangrove forests and growth of cultivated mangrove plants in different soil conditions. *Journal of Plant Research* 107, 39-46.
- Walters, B.B., Ronnback, P., Kovacs, J.M., Crona, B., Hussain, S.A., Badola, R., Primavera, J.H., Barbier, E., Dahdouh-Guebas, F., 2008. Ethnobiology, socio-economics and management of mangrove forests: A review. *Aquatic Botany* 89, 273-273.
- Walters, B.B., Ronnback, P., Kovacs, J.M., Crona, B., Hussain, S.A., Badola, R., Primavera, J.H., Barbier, E., Dahdouh-Guebas, F., 2009. Ethnobiology, socio-economics and management of mangrove forests: A review. *Aquatic Botany* 90, 273-273.
- Wang, W., Yan, Z., You, S., Zhang, Y., Chen, L., Lin, G., 2011. Mangroves: obligate or facultative halophytes? A review. *Trees - Structure and Function* 25, 953-963.
- Weaver, P.L., 1997. *Pterocarpus officinalis* Jacq. In: US Department of Agriculture, F.S. (Ed.). Southern Research Station, Rio Pedras.
- Webster, I.T., Norquay, S.J., Ross, F.C., Wooding, R.A., 1996. Solute exchange by convection within estuarine sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 171-183.
- West, R.C., 1966. The natural vegetation of the Tabascan lowland, Mexico. *Revista Geografica*, 107-122.
- Woodroffe, C., 1983. Development of mangrove forests from a geological perspective. *Tasks for vegetation science*, 1-17.
- Woodroffe, C., 1992. Mangrove sediments and geomorphology. In: Robertson, A.I., Alongi, D.M. (Eds.), *Tropical mangrove ecosystems*. American geophysical union, Washington, USA.
- Worbes, M., 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87, 391-403.
- Wright, A.H., Wright, A.A., 1932. The habitats and composition of the vegetation of Okefenokee swamp, Georgia. *Ecol. Monogr.*, 109-232.
- Wurth, M.K.R., Pelaez-Riedl, S., Wright, S.J., Korner, C., 2005. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. *Oecologia* 143, 11-24.

- Xiao, X., Hagen, S., Zhang, Q., Keller, M., Moore Iii, B., 2006. Detecting leaf phenology of seasonally moist tropical forests in South America with multi-temporal MODIS images. *Remote Sensing of Environment* 103, 465-473.
- Yamashita, N., Ohta, S., Sase, H., Kievuttinon, B., Luangjame, J., Visaratana, T., Garivait, H., 2011. Seasonal changes in multi-scale spatial structure of soil pH and related parameters along a tropical dry evergreen forest slope. *Geoderma* 165, 31-39.
- Yanez-Espinosa, L., Terrazas, T., Angeles, G., 2008. The effect of prolonged flooding on the bark of mangrove trees. *Trees-Struct. Funct.* 22, 77-86.
- Yanez-Espinosa, L., Terrazas, T., Lopez-Mata, L., 2001. Effects of flooding on wood and bark anatomy of four species in a mangrove forest community. *Trees-Struct. Funct.* 15, 91-97.
- Yates, E., Ashwath, N., Midmore, D., 2002. Responses to nitrogen, phosphorus, potassium and sodium chloride by three mangrove species in pot culture. *Trees* 16, 120-125.
- Zamski, E., 1979. The Mode of Secondary Growth and the Three-Dimensional Structure of the Phloem in *Avicennia*. *Botanical Gazette* 140, 67-76.

ANNEXES

Table des Annexes

VARIATIONS DE LA TEMPERATURE ET DE LA SALINITE DANS LA NAPPE A 5 ET 20 CM DE PROFONDEUR.....	III
MATRICE DE CORRELATION DES DESCRIPTEURS EDAPHIQUES POUR CHAQUE STATION	IV
DESCRIPTION DES RELATIONS ENTRE DESCRIPTEURS CLIMATIQUES ET DESCRIPTEURS EDAPHIQUES PAR STATION	X
TABLE D'ANALYSE DE LA VARIANCE DES EFFETS STATION ET PERIODE SUR LA HAUTEUR DE NAPPE ET LA SALINITE DU SOL.....	XVI
TABLES D'ANALYSE DE LA COVARIANCE DES EFFETS DES PRECIPITATIONS ET DE LA HAUTEUR DU NIVEAU MARIN SUR LA HAUTEUR DE NAPPE ET LA SALINITE.....	XVII
CORRELATIONS ENTRE L'ACCROISSEMENT CAMBIAL ET LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	XVIII
CORRELATIONS ENTRE LA PRODUCTION DE LITIERE DE FEUILLE ET LES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	XIX
TEST D'ECHANGES GAZEUX FOLIAIRES SUR DES BRANCHES EXCISEES	XX
CINETIQUE JOURNALIERE DES ECHANGES GAZEUX FOLIAIRES.....	XXI
VERSIONS DES ARTICLES PUBLIES ET SOUMIS	XXII

Variations de la température et de la salinité dans la nappe à 5 et 20 cm de profondeur

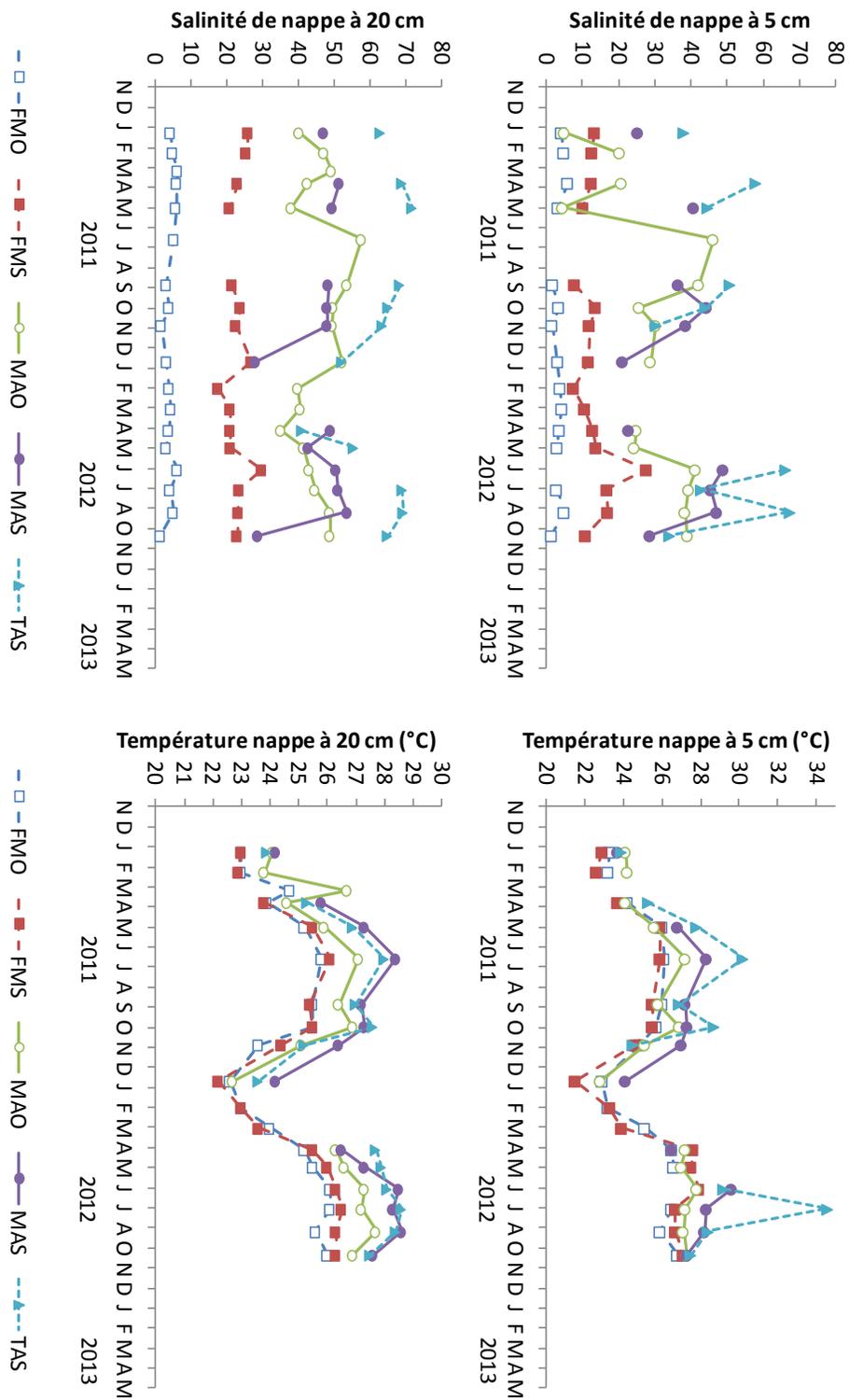


Figure 80. Evolution de la salinité et de la température de nappe à 5 et 20 cm de profondeur au cours de la période de suivi.

Matrice de corrélation des descripteurs édaphiques pour chaque station

MAS

Dans MAS, les variables édaphiques les mieux corrélées avec les autres sont la hauteur de nappe, le pH ($SC = 1,9$) et le potentiel RedOx de surface ($SC = 1,8$). Les corrélations hauteur de nappe/potentiel RedOx de surface ($r = -0,8$), pH/potentiel RedOx de surface ($r = -0,8$) et salinité/humidité du sol de profondeur ($r = -0,84$) sont les plus fortes de la Table 37.

Table 37. Matrice des corrélations (r) entre les variables édaphiques mesurés dans MAS. SC : somme des carrés des coefficients de corrélation par variable

	hnap	temp60	ph5	redox5	ph60	redox60	sal5sol	hum5sol	sal60sol	hum60sol	sal60nap	sal100nap
hnap	1	0,59	0,7	-0,8	-0,2	0,19	-0,4	-0,2	-0,3	0,25	-0,3	0
temp60		1	0,23	-0,3	-0,2	0,3	-0,1	-0,4	0,12	0,06	-0,1	0,18
ph5			1	-0,8	0,17	-0,2	-0,6	-0,1	-0,4	0,24	-0,1	-0,03
redox5				1	0,14	0,25	0,37	0,1	0,28	-0,18	0,19	0,08
ph60					1	-0,3	-0,4	0,27	-0,1	0,15	-0,4	0,5
redox60						1	0,28	-0,2	0,29	-0,16	-0,1	0,11
sal5sol							1	0,27	0,49	-0,23	0,3	-0,09
hum5sol								1	-0,1	0,08	-0,3	0,16
sal60sol									1	-0,84	0,11	-0,18
hum60sol										1	-0,2	0,19
sal60nap											1	-0,56
sal100nap												1
SC	1,9	0,9	1,9	1,8	0,9	0,6	1,3	0,6	1,4	1	0,9	0,7

Au moment de la saison sèche, la nappe est sous le sol (-34 cm) et le pH de surface est très bas (4,7). Ceci peut être expliqué par l'exondation, lorsque les sols deviennent aérés, potentiels RedOx élevés (+ 245 mV), les gaz diffusent dans le sol, l'oxygène devient disponible pour la respiration microbienne aérobie et la décomposition de la litière. Le CO₂ relâché lors de la respiration et les ions H⁺ libérés lors de la dégradation de la matière organique participent à acidifier le sol.

Les salinités du sol sont négativement corrélées au niveau de nappe, ce qui illustre bien une augmentation de la salinité lorsque la nappe s'abaisse au cours de la saison sèche. Cependant

l'humidité du sol variant assez peu au cours des sessions de mesure ($\pm 4\%$), le niveau de corrélation entre salinité et humidité du sol de surface reste faible. En profondeur, la diminution de l'humidité du sol, bien que le sol reste inondé toute l'année à cette profondeur, entraîne une augmentation de la salinité dans le sol.

La hauteur de nappe de MAS est également corrélée positivement avec la température de la nappe. En effet, les variations des hauteurs de nappe suivent le pattern saisonnier d'évolution de la température de l'air. Elle est au plus haut aux mois de juillet et d'Août, lorsque les températures sont les plus élevées et est au plus bas aux mois de janvier et mars lorsque les températures sont les plus fraîches.

MAO

Dans la station MAO (Table 38), la variable la mieux corrélée aux autres est le pH de surface ($SC = 2,3$). Les plus fortes relations entre descripteurs édaphiques sont celles entre le pH et le potentiel RedOx de surface ($r = -0,77$).

Table 38. Matrice des corrélations (r) entre les variables édaphiques mesurés dans MAO. SC : somme des carrés des coefficients de corrélation par variable

	hnap	temp60	ph5	redox5	ph60	redox60	sal5sol	hum5sol	sal60sol	hum60sol	sal60nap	sal100nap
hnap	1	0,48	0,47	-0,6	-0,01	0,39	0,21	-0,6	0,05	0,02	0,17	-0,55
temp60		1	-0,29	-0,04	-0,27	0,21	0,51	-0,18	0,33	0,1	-0,47	-0,25
ph5			1	-0,77	0,47	-0,13	-0,31	-0,53	-0,26	-0,23	0,82	-0,14
redox5				1	-0,03	0,25	-0,02	0,42	0,42	0	-0,37	0,27
ph60					1	-0,27	-0,28	-0,28	0,3	-0,43	0,68	-0,32
redox60						1	0,24	-0,25	0,13	0,15	-0,02	-0,05
sal5sol							1	-0,38	0,13	0,16	-0,27	-0,32
hum5sol								1	0,16	-0,21	-0,5	0,33
sal60sol									1	-0,67	-0,16	-0,35
hum60sol										1	-0,23	0,16
sal60nap											1	-0,1
sal100nap												1
SC	1,7	1,1	2,3	1,6	1,4	0,5	0,9	1,6	1,1	0,9	1,9	0,9

Les mêmes explications que pour MAS peuvent être proposées pour expliquer les liens entre niveau de nappe, pH et potentiel RedOx. L'abaissement du niveau de nappe en saison sèche réaligne le sol en oxygène (+100 mV) et augmente la capacité respiratoire des microorganismes qui

acidifient le sol. Les niveaux de corrélations plus importants observés dans MAS par rapport à MAO peuvent être liés à la nature du sol. La tourbe de MAS est plus perméable aux échanges gazeux avec l'atmosphère et facilite l'oxygénation du sol, alors que les sols argileux de MAO perturbent ces échanges.

L'abaissement de la nappe au moment de la saison sèche est également lié à une augmentation de la salinité de la nappe en profondeur (sal_{100nap} , $r = -0,55$) alors que les salinités mesurées dans le sol sont moins réactives aux mouvements de la nappe ($0 < r < 0,21$). La corrélation négative ($r = -0,6$) entre hauteur de nappe et humidité de sol de surface est relativement surprenante dans la mesure où l'on pourrait penser que plus le niveau de nappe est bas plus les sols de surface se dessèchent. Ce décalage pourrait éventuellement être lié à la nature argileuse des sols qui retiennent bien l'humidité, même en période sèche.

Les corrélations entre salinités et humidités du sol sont négatives et tendent à expliquer que l'augmentation de la salinité en saison sèches est en partie liée à la diminution de la teneur en eau des sols. Cependant le niveau de corrélation assez faible entre ces deux descripteurs pour les horizons de surface voudrait dire que les mécanismes régissant la salinité ne sont uniquement liés à l'apport d'eau par les pluies et le ruissellement, et que d'autres facteurs interviennent (transferts horizontaux d'eau et de sel, dépôt historique de sel...). Comme dans MAS, le niveau de la nappe est également corrélé avec la température de nappe.

TAS

Dans la station TAS les plus forts degrés de corrélations sont trouvés pour les couples de variables salinité/humidité de surface du sol et hauteur de nappe/potentiel RedOx de surface (Table 39).

Table 39. Matrice des corrélations (r) entre les variables édaphiques mesurés dans TAS. SC : somme des carrés des coefficients de corrélation par variable

	hnap	temp60	ph5	redox5	ph60	redox60	sal5sol	hum5sol	sal60sol	hum60sol	sal60nap	sal100nap
hnap	1	0,56	0,37	-0,72	0,1	-0,29	-0,57	0,7	0,11	-0,29	-0,24	0,36
temp60		1	0,01	-0,23	0,23	-0,28	-0,08	0,05	0,08	0,01	-0,12	0,3
ph5			1	-0,56	0,61	-0,21	-0,37	0,38	-0,09	-0,1	0,09	0,04
redox5				1	-0,04	0,25	0,65	-0,59	0,03	0,38	0,09	-0,22
ph60					1	0,04	0,11	-0,03	0,21	0,2	-0,04	0,21
redox60						1	0,37	-0,16	0,07	0,05	-0,72	0,09
sal5sol							1	-0,81	0,08	0,13	0,03	0,16
hum5sol								1	0,06	-0,05	-0,2	0,06
sal60sol									1	-0,58	-0,15	0,61
hum60sol										1	0,15	-0,56
sal60nap											1	-0,25
sal100nap												1
SC	2,2	0,6	1,2	1,9	0,6	1	1,7	1,7	0,8	1	0,8	1,1

On retrouve le même type de relation entre hauteur de niveau de nappe, pH et potentiel RedOx de surface (et en profondeur dans une moindre mesure) pour les 3 stations de mangrove. Les évolutions des pH et de potentiel RedOx de TAS sont légèrement plus semblables à celles de MAS qu'à celles de MAO. A 60 cm de profondeur, les évolutions de la salinité et de la température dans la nappe de TAS sont proches de celles observées dans MAS. Cependant, les relations entre niveau de nappe, salinité et humidité de surface du sol diffèrent entre les trois stations. En effet, dans TAS, l'humidité du sol de surface est positivement liée au niveau de la nappe, alors que ce lien était négatif dans MAO et très faible dans MAS. Dans le cas de TAS, l'abaissement du niveau de la nappe entraîne une diminution de l'humidité des horizons de surface du sol et une augmentation de leurs salinités. La part explicative du niveau de nappe sur l'évolution des descripteurs des horizons de surface est beaucoup plus importante dans TAS ($SC = 2,2$) que dans les deux autres stations ($SC = 1,9$ et $1,7$ pour MAS et MAO respectivement).

FMS

Dans FMS, les relations entre descripteurs édaphiques sont moins fortes que dans les stations de mangrove (Table 40).

Table 40. Matrice des corrélations (r) entre les variables édaphiques mesurés dans FMS. SC : somme des carrés des coefficients de corrélation par variable

	hnap	temp60	ph5	redox5	ph60	redox60	sal5sol	hum5sol	sal60sol	hum60sol	sal60nap	sal100nap
hnap	1	0,16	0,42	-0	0,26	0,14	-0,1	0,12	0,48	-0,1	-0,3	0,07
temp60		1	-0,3	-0,1	-0,1	-0,1	-0	0,34	0,27	-0,2	0,13	0,46
ph5			1	-0,4	0,52	-0,4	0,06	-0,6	0,32	0,35	-0,6	-0,7
redox5				1	-0,1	0,49	0,38	0,02	-0,2	-0,2	0,11	0,24
ph60					1	-0,4	0,37	-0,3	0,62	-0	-0,3	-0,5
redox60						1	-0,1	-0,2	-0,3	-0,3	-0,2	0,15
sal5sol							1	-0,1	0,25	0,1	-0,1	0,01
hum5sol								1	0,3	-0,1	0,35	0,62
sal60sol									1	-0,2	-0,2	-0
hum60sol										1	-0,5	-0,3
sal60nap											1	0,5
sal100nap												1
SC	0,6	0,6	2,2	0,7	1,4	0,9	0,4	1,2	1,1	0,7	1,2	1,7

Les corrélations les plus fortes entre variables sont observées pour les relations entre pH et les autres variables ($SC = 2,2$ et $1,4$ à 5 et 0 cm de profondeur respectivement). Les couples de variables les mieux corrélés sont pH/humidité du sol à 5 cm ($r = -0,6$) et pH/salinité du sol à 60 cm de profondeur ($r = 0,62$). De bons niveaux de corrélation ont également été observés entre salinité dans la nappe à 60 et 100 cm de profondeur et pH de surface ($r = -0,6$ et $-0,7$) sans que des relations directes ne semblent envisageables.

De la même manière que pour les stations de mangrove les pH sont négativement corrélés aux potentiels RedOx. Le schéma selon lequel la diminution du niveau d'eau entraîne augmentation des potentiels RedOx et une acidification des horizons de surface semble être également valable pour FMS, mais les liens entre niveau de nappe, potentiels RedOx et pH sont moins forts que pour les stations de mangrove.

FMO

Dans FMO, les relations entre les variables édaphiques sont également moins fortes que dans les stations de mangrove (Table 41).

Table 41. Matrice des corrélations (r) entre les variables édaphiques mesurés dans FMO. SC : somme des carrés des coefficients de corrélation par variable

	hnap	temp60	ph5	redox5	ph60	redox60	sal5sol	hum5sol	sal60sol	hum60sol	sal60nap	sal100nap
hnap	1	0,22	0,15	-0,2	0,11	0,09	-0,2	0,05	-0,1	0	-0,2	-0,3
temp60		1	0,33	0,13	0,07	0,13	-0	0,32	0,64	0,04	0,52	0,37
ph5			1	-0,1	0,75	-0,1	0,24	-0,1	0,13	0,16	-0,4	-0,4
redox5				1	0,03	0,32	0,22	-0,5	0,23	0,2	0,3	0,08
ph60					1	0,12	0,1	-0,2	0,03	0,39	-0,5	-0,6
redox60						1	-0,4	0,25	0,01	-0,2	0,21	0,02
sal5sol							1	-0,7	0,35	-0,2	-0,3	-0,2
hum5sol								1	-0,1	-0	0,3	0,26
sal60sol									1	-0,3	0,5	0,39
hum60sol										1	-0,2	-0,3
sal60nap											1	0,93
sal100nap												1
SC	0,3	1,1	1,1	0,6	1,4	0,4	1,1	1,1	1,1	0,5	2,2	2

Si l'on met à part, les salinités de nappe à 60 et 100 cm de profondeur du fait de leur très forte corrélation entre elles ($r = 0,93$), la variable la mieux corrélée aux autres est le pH à 60 cm de profondeur ($SC = 1,4$). Les couples de variable édaphique les plus corrélés sont les pH à 5 et 60 cm de profondeur ($r = 0,75$), la salinité et l'humidité du sol de surface ($r = -0,7$). Les pH évoluent dans une faible gamme d'unité pH mais les horizons de surface et de profondeur du sol connaissent des évolutions parallèles ; une augmentation lente au cours du second semestre 2011 puis une baisse légère au cours de la saison sèche 2012. Les salinités et humidités du sol de surface évoluent dans une faible gamme mais sont bien anti-corrélées, la salinité augmentant dès que l'humidité du sol diminue. Les mois d'avril et de juin 2011 appuient cette relation avec des valeurs de salinité et d'humidité respectivement les plus (11,8 et 9,2 g l⁻¹) et les moins (74 et 76 %) élevées.

Les liens entre hauteur de nappe, pH et potentiels RedOx qui étaient forts dans les autres stations ne se retrouvent pas dans FMO. Ceci est certainement dû à l'inondation quasi constante des cuvettes de ce station, dans lesquelles étaient faits les prélèvements de sol pour les mesures de pH et de potentiels RedOx.

Description des relations entre descripteurs climatiques et descripteurs édaphiques par station

Afin d'illustrer l'ensemble des relations entre descripteurs climatiques et descripteurs édaphiques, des analyses univariées ont été conduites. Chaque descripteur édaphique a été successivement mis en relation via un modèle linéaire avec chaque descripteur climatique retenu. Les tableaux qui suivent présentent les coefficients de corrélation entre pour chacun des couples de descripteurs climatiques et édaphiques ainsi que la significativité du lien (p value du test de pente de Fisher).

MAS

Comme relevé en 0, dans MAS, le niveau de la mer explique bien le niveau de la nappe observé dans la station. La température et les humidités minimales journalières sont significativement liées avec le niveau d'eau, la température de nappe, les pH à 5 et 60 cm de profondeur et le potentiel RedOx de surface. La température caractérise bien les saisons, elle est plus faible des mois de janvier à mars au moment où la nappe est la plus basse puis est la plus élevée des mois de juillet à octobre où la nappe est à ses plus forts niveaux. Cette relation n'est pas seulement concomitante car la température de l'eau peut influencer le niveau de la mer par dilatation. Les humidités minimales journalières sont également liées aux saisons : l'air le plus sec de la journée est très sec au moment de la saison sèche, alors que celui-ci est plus humide au moment de la saison des pluies. On a tendance à penser que ce sont les pluies qui déterminent l'ensemble des descripteurs édaphiques, mais ces résultats montrent que d'autres variables atmosphériques ont également une part d'explication assez forte. Les réponses des pH et potentiels RedOx aux évolutions de la température ne sont pas les mêmes en surface et en profondeur. En surface, lorsque la température augmente, le pH a tendance à augmenter et le potentiel RedOx diminue, alors qu'en profondeur le sol s'acidifie et les potentiels RedOx ont tendance à augmenter.

La salinité de surface n'est significativement liée à aucun descripteur climatique. Elle a tendance à augmenter lorsque les pluies et l'humidité de l'air diminuent et lorsque l'évapotranspiration, la sécheresse de l'air, la pression atmosphérique et la vitesse du vent augmentent. En dépit de

l'absence de relations significatives, les tendances montrent bien que l'ensemble des descripteurs climatiques qui ont tendance à assécher l'air participent à faire augmenter la salinité.

L'humidité de surface du sol n'a pas de très forts coefficients de corrélation avec les descripteurs climatiques mais ses relations avec l'évapotranspiration potentielle et l'humidité maximale de la journée sont significatives. Elle diminue lorsque l'évapotranspiration potentielle augmente et lorsque les heures de la journée deviennent plus sèches.

MAO

Les variations du niveau de la nappe sont bien expliquées par les variations du niveau de la mer et des précipitations. L'augmentation du niveau de la mer est également concomitante à des augmentations des salinités de surface et de profondeur.

Les augmentations de la température et de l'humidité minimum journalière sont liées avec une augmentation du niveau de la nappe, de la température de la nappe et une augmentation de la salinité de surface du sol. Le lien entre température et augmentation du niveau de la nappe peut être direct, par dilatation des masses d'eau, ou indirect, les périodes les plus chaudes étant également celles des plus forts niveaux marins et des plus fortes précipitations. La salinité et l'humidité du sol augmentent lorsque l'évapotranspiration est élevée et que la durée d'ensoleillement diminue. Dans cette station, le contrôle de la salinité par les descripteurs climatiques est plus fort que dans l'autre station de mangrove mixte (MAS). Les variations saisonnières du climat ont peu ou pas d'influence significative sur les variations des autres descripteurs édaphiques.

TAS

Dans la station TAS, le niveau de la nappe est bien relié au niveau de la mer et aux précipitations, mais également à la température, à l'humidité de l'air ainsi qu'à la pression atmosphérique. Certains liens entre ces descripteurs sont certainement indirects, par exemple les basses pressions atmosphériques participent à faire augmenter le niveau de la mer, à l'accumulation de nuages et les précipitations augmentent l'humidité de l'air. La température de l'air est fortement corrélée avec la température de la nappe et la période pluvieuse étant également la période la plus chaude de l'année, de forts niveaux de corrélations apparaissent entre d'autres variables climatiques et la température de la nappe (Etréf, Min hum, P atm). Le potentiel RedOx de surface apparaît forte-

ment lié au niveau de la mer, à la pression atmosphérique, aux précipitations et à l'humidité de l'air. Lorsque le niveau d'eau est important dans la station, les sols sont inondés et l'oxygène parvient difficilement aux premiers horizons du sol, les potentiels RedOx deviennent négatifs. Au fur et à mesure que l'oxygène dans l'eau est consommé, les potentiels RedOx diminuent jusqu'à des valeurs extrêmement négatives (-300 mV). Lors de la saison sèche, l'oxygène parvient à ses horizons et participent à faire remonter les potentiels RedOx jusqu'à des valeurs positives. La salinité et l'humidité de surface de TAS sont significativement reliées aux précipitations, à l'humidité de l'air et à l'évapotranspiration. La salinité augmente lorsque les précipitations sont faibles et l'humidité du sol diminue lorsque l'évapotranspiration est forte.

FMS

Dans la station FMS, les liens entre variables climatiques et édaphiques sont plus faibles que dans les stations de mangrove. Le niveau de la nappe est plus lié au niveau de la mer qu'aux précipitations, dans un contexte où l'humidité de l'air est plus importante. La température de la nappe est très liée à la température de l'air et indirectement, mais significativement au niveau de la mer et à l'humidité minimum de l'air. La salinité du sol est négativement liée aux précipitations, les pluies diluant le sel et diminuant la salinité des horizons de surface. Lorsque le niveau de la mer est élevé, la salinité de profondeur est plus importante. L'effet « piston » qu'exerce la mer sur les nappes d'eaux souterraines peut faire remonter les isoclines salines et ainsi augmenter la salinité du sol en profondeur.

FMO

Dans la station FMO, le niveau de la mer n'a pas d'influence sur le niveau de la nappe. Ce sont les précipitations et, de manière indirecte, l'humidité de l'air et la pression atmosphérique qui ont les relations les plus fortes avec le niveau de la nappe. La température de la nappe est très liée à la température de l'air, à l'évapotranspiration et plus indirectement au niveau de la mer et à l'humidité de l'air. Le pH de surface est significativement lié à la température de l'air. Ce lien peut être direct le pH dépendant de la température de la solution, mais comme les variations de la température de la nappe sont faibles (3°C) on peut penser que le lien est en fait plus indirect. En saison sèche, les températures de l'air sont plus basses et le niveau d'eau dans les sols baisse. Le sol s'oxygène, les potentiels RedOx augmentent et les couples acido-basique induisent une diminution du pH.

Table 42. Coefficient de corrélation entre variables édaphiques et variables climatiques dans la station MAS. Les coefficients de corrélation en gras correspondent à des pentes significatives. Les symboles précisent le niveau de la p.value (* : $0,01 < p < 0,05$; ** : $0,001 < p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).

	H nap	Temp60	pH5	RedOx5	pH60	RedOx60	Sal5sol	Hum5sol	Hum60sol	Sal60sol	Sal60nap
Hmer	0,55*	0,77*	0,41	-0,34	0,03	0,34	-0,01	-0,12	0	0,06	-0,2
Pluie	0,44	0,19	0,35	-0,43	-0,17	-0,16	-0,44	-0,13	0,09	-0,31	-0,1
Etfref	-0,02	0,54*	-0,34	0,23	-0,16	0,4	0,56*	-0,13	0,13	0,2	0,02
Ins	0,12	0,01	0,29	-0,2	0,36	-0,12	-0,25	-0,16	-0,52*	0,37	0
Temp	0,69*	0,93*	0,42	-0,48*	-0,19	0,34	0,04	-0,26	0,09	0,03	-0,17
Min hum	0,64*	0,52*	0,53*	-0,55*	-0,1	-0,07	-0,41	-0,12	0,03	-0,19	-0,27
Max hum	0,1	0,06	-0,13	-0,1	-0,41	0,23	0,58*	0,1	0,1	0,04	0,12
P atm	-0,42	-0,36	-0,35	0,35	0,08	0,2	0,31	0,46	0,04	0,03	-0,22
Vent	-0,01	-0,02	-0,17	0	-0,24	0,27	0,38	0,11	0,21	-0,16	-0,17

Table 43. Coefficient de corrélation entre variables édaphiques et variables climatiques dans la station MAO. Les coefficients de corrélation en gras correspondent à des pentes significatives. Les symboles précisent le niveau de la p.value (* : $0,01 < p < 0,05$; ** : $0,001 < p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).

	H nap	Temp60	pH5	RedOx5	pH60	RedOx60	Sal5sol	Hum5sol	Hum60sol	Sal60sol	Sal60nap
Hmer	0,67**	0,62**	-0,19	-0,2	-0,2	0,3	0,41	-0,37	-0,21	0,11	-0,09
Pluie	0,51*	0,34	-0,12	-0,19	-0,33	0	-0,15	-0,13	0,45	-0,4	-0,12
Etfref	0,06	0,51*	-0,43	0,31	-0,01	0,24	0,51*	-0,02	0,04	0,22	-0,27
Ins	0,11	0,01	0,36	-0,18	0,28	-0,11	-0,16	0,08	-0,56*	0,18	0,29
Temp	0,66**	0,89***	-0,41	-0,09	-0,33	0,16	0,6**	-0,35	0,07	0	-0,35
Min hum	0,59**	0,54*	-0,25	-0,2	-0,36	-0,05	0,12	-0,29	0,25	-0,22	-0,29
Max hum	0,04	0,06	-0,1	0,08	0,1	-0,03	0,35	-0,03	0	-0,09	0,02
P atm	-0,43	-0,44	-0,11	0,25	0,04	0,1	0,08	0,26	0	0,1	-0,17
Vent	-0,05	-0,03	-0,38	0,26	-0,09	-0,03	0,17	0,24	0,08	-0,09	-0,33

Table 44. Coefficient de corrélation entre variables édaphiques et variables climatiques dans la station TAS. Les coefficients de corrélation en gras correspondent à des pentes significatives. Les symboles précisent le niveau de la p.value (* : 0,01<p<0,05 ; ** : 0,001<p<0,01 ; *** : p<0,001).

	H nap	Temp60	pH5	RedOx5	pH60	RedOx60	Sal5sol	Hum5sol	Hum60sol	Sal60sol	Sal60nap
Hmer	0,71***	0,53*	0,24	-0,5*	0,23	-0,01	-0,36	0,42	0,18	-0,22	-0,08
Pluie	0,49*	0,3	-0,1	-0,53*	-0,23	-0,15	-0,48*	0,49*	-0,36	0,45	-0,01
Etfref	0,14	0,62**	-0,17	0,22	0,18	0,07	0,5*	-0,45	0	-0,08	-0,14
Ins	0,09	-0,05	0,36	-0,21	0,08	0	-0,25	0,14	-0,01	-0,14	0,05
Temp	0,74***	0,89***	0,25	-0,42	0,37	-0,06	-0,15	0,26	-0,05	0,1	-0,11
Min hum	0,61**	0,49*	0,1	-0,54*	0,13	0	-0,51*	0,57*	-0,16	0,41	-0,18
Max hum	0,01	0,16	0,02	0,12	0,27	0,16	0,49*	-0,28	-0,09	0,02	0,27
P atm	-0,49*	-0,36	-0,21	0,49*	0,11	0,31	0,46	-0,4	0,28	-0,23	-0,18
Vent	-0,08	0,09	-0,13	0,22	0,2	0,31	0,45	-0,24	-0,11	0,11	-0,13

Table 45. Coefficient de corrélation entre variables édaphiques et variables climatiques dans la station FMS. Les coefficients de corrélation en gras correspondent à des pentes significatives. Les symboles précisent le niveau de la p.value (* : 0,01<p<0,05 ; ** : 0,001<p<0,01 ; *** : p<0,001).

	H nap	Temp60	pH5	RedOx5	pH60	RedOx60	Sal5sol	Hum5sol	Hum60sol	Sal60sol	Sal60nap
Hmer	0,58*	0,64**	-0,08	0,05	0,06	0,05	-0,11	0,24	-0,33	0,59**	0,01
Pluie	0,37	0,31	0,18	-0,2	-0,31	0,26	-0,47*	0,29	0,11	-0,14	-0,24
Etfref	-0,14	0,51*	-0,3	0,26	0,17	-0,3	0,38	-0,04	-0,24	0,13	0,23
Ins	0,34	-0,02	0,14	-0,11	0,27	-0,06	-0,08	0,6**	-0,19	0,42	0,02
Temp	0,42	0,92***	-0,12	0	-0,03	-0,04	0,02	0,25	-0,34	0,38	0,12
Min hum	0,54*	0,53*	0,19	-0,19	-0,27	0,32	-0,32	0,22	0	0,16	-0,26
Max hum	-0,05	0,16	-0,18	0,13	0,05	-0,34	0,23	0	-0,24	0,1	0,5*
P atm	-0,29	-0,39	0,15	0,17	0,29	-0,25	0,42	-0,42	0,29	0,08	-0,01
Vent	-0,01	0,06	0,19	-0,01	0,22	-0,39	0,31	-0,22	0,05	0,25	0,05

Table 46. Coefficient de corrélation entre variables édaphiques et variables climatiques dans la station FMO. Les coefficients de corrélation en gras correspondent à des pentes significatives. Les symboles précisent le niveau de la p.value (* : $0,01 < p < 0,05$; ** : $0,001 < p < 0,01$; *** : $p < 0,001$).

	H nap	Temp60	pH5	RedOx5	pH60	RedOx60	Sal5sol	Hum5sol	Hum60sol	Sal60sol	Sal60nap
Hmer	0,3	0,64**	0,46	0	0,24	-0,03	0,09	0,27	0,14	0,17	0,1
Pluie	0,68**	0,35	-0,07	-0,23	-0,1	0,14	-0,46	0,4	0,29	-0,02	0,09
Etfref	-0,45	0,48*	0,29	0,11	0,04	-0,34	0,33	0,03	-0,11	0,66**	0,37
Ins	0,33	0,05	0,13	-0,15	0,18	-0,14	0,26	-0,3	0,14	-0,28	-0,39
Temp	0,24	0,92***	0,5*	-0,04	0,15	-0,04	0,01	0,33	0	0,57*	0,43
Min hum	0,65**	0,56*	0,21	-0,03	0,07	0,32	-0,36	0,41	0,22	0,14	0,18
Max hum	-0,39	0,11	0,07	-0,18	-0,23	-0,31	0,17	0,08	-0,37	0,24	0,34
P atm	-0,61**	-0,47*	0,19	0,18	0,22	-0,03	0,13	-0,23	0	-0,11	-0,06
Vent	-0,33	0,01	0,24	0,11	0,06	-0,12	0,16	-0,09	-0,13	0,24	0,25

Table d'analyse de la variance des effets station et période sur la hauteur de nappe et la salinité du sol

Table 47. Table d'analyse de la variance de la hauteur de nappe (hnap) et de la salinité du sol (sal5sol) en fonction des effets station et période de mesure.

Variable	Effet	Df	Sum sq	Mean sq	% of Variance	F value	Pr(>F)	
hnap	station	4	1493	373	8%	7.0	6.86E-05	***
	période	20	13419	671	70%	12.6	2.20E-16	***
	résidus	80	4259	53	22%			
sal5sol	station	4	46724	11681	81%	116.6	2.20E-16	***
	période	17	3948	232	7%	2.3	0.007671	**
	résidus	68	6814	100	12%			

Tables d'analyse de la covariance des effets des précipitations et de la hauteur du niveau marin sur la hauteur de nappe et la salinité.

Table 48. Table d'analyse de la covariance de la hauteur de nappe (hnap) et de la salinité de surface du sol (sal5sol) en fonction des précipitations (pluie) et du niveau marin (h mer) dans chacune des stations. La colonne Estimate donne le signe des relations entre la variable et les facteurs explicatifs.

Station	Variable	Facteurs	Df	Estimate	Sum sq	Mean sq	% of V	F	Pr(>F)
FMO	hnap	pluie	1	+	299	299	29%	10,8	0,004
		h mer	1	+	194	194	19%	7,0	0,017
		pluie:h mer	1	-	72	72	7%	2,6	0,126
		Residuals	17		473	28	46%		
	sal5sol	pluie	1	-	22	22	25%	5,1	0,041
		h mer	1	+	5	5	5%	1,1	0,315
		pluie:h mer	1	+	1	1	2%	0,3	0,571
		Residuals	14		59	4	68%		
FMS	hnap	pluie	1	+	312	312	16%	5,1	0,038
		h mer	1	+	446	446	23%	7,2	0,016
		pluie:h mer	1	-	122	122	6%	2,0	0,178
		Residuals	17		1050	62	54%		
	sal5sol	pluie	1	-	100	100	14%	2,3	0,150
		h mer	1	-	0	0	0%	0,0	0,976
		pluie:h mer	1	+	7	7	1%	0,2	0,689
		Residuals	14		602	43	85%		
MAO	hnap	pluie	1	+	1619	1619	29%	13,4	0,002
		h mer	1	+	1794	1794	32%	14,8	0,001
		pluie:h mer	1	-	144	144	3%	1,2	0,290
		Residuals	17		2061	121	37%		
	sal5sol	pluie	1	-	4	4	0%	0,1	0,780
		h mer	1	-	318	318	22%	7,1	0,018
		pluie:h mer	1	+	491	491	34%	11,0	0,005
		Residuals	14		627	45	44%		
MAS	hnap	pluie	1	+	859	859	25%	16,3	0,001
		h mer	1	+	1444	1444	42%	27,4	0,000
		pluie:h mer	1	-	272	272	8%	5,2	0,036
		Residuals	17		896	53	26%		
	sal5sol	pluie	1	-	62	62	4%	0,8	0,387
		h mer	1	-	123	123	8%	1,6	0,229
		pluie:h mer	1	+	179	179	12%	2,3	0,152
		Residuals	14		1092	78	75%		
TAS	hnap	pluie	1	+	1619	1619	29%	13,4	0,002
		h mer	1	+	1794	1794	32%	14,8	0,001
		pluie:h mer	1	-	144	144	3%	1,2	0,290
		Residuals	17		2061	121	37%		
	sal5sol	pluie	1	-	659	659	9%	1,8	0,197
		h mer	1	-	1373	1372	19%	3,8	0,071
		pluie:h mer	1	+	11	11	0%	0,0	0,861
		Residuals	14		5027	359	71%		

Corrélations entre l'accroissement cambial et les variables environnementales

Table 49. Coefficient de corrélation de Spearman entre l'accroissement en diamètre et les différentes variables environnementales pour chaque espèce, station et station-espèce. Les coefficients en gras indiquent des relations significatives (test de pente de Fisher, $p < 0,05$).

Station-espèce	pluie	vent	min_u	max_u	etref	temp	hnap	sal5sol	sal60sol	redox5	redox60	ph5	ph60
Tt	0,33	-0,25	0,3	0,26	-0,21	0,09	0,11	0,22	0,27	-0,22	0,03	0,27	0,22
Ag	0,26	-0,21	0,21	0,14	-0,11	0,17	-0,03	0,28	0,34	-0,08	0,32	0,28	0,25
Lr	0,38	-0,27	0,35	0,25	-0,25	0,14	0,24	0,19	0,31	-0,38	0,07	0,44	0,43
Rm	0,29	-0,23	0,25	0,22	-0,06	0,15	0,31	0,39	0,64	-0,33	0,33	0,48	0,6
Po	0,1	-0,12	0,07	0,03	-0,07	0,09	0,02	-0,37	-0,39	-0,28	-0,11	0,08	-0,05
FMO	0,1	-0,11	0,07	0,01	0	0,14	0,08	-0,11	-0,14	-0,07	0,05	0,01	0,01
FMS	0,25	-0,17	0,14	0,02	-0,23	0,14	-0,2	-0,07	0,04	-0,2	-0,13	0,1	0,26
MAO	0,38	-0,34	0,38	0,35	-0,25	0,14	0,07	0,01	0,13	-0,24	-0,06	0,29	0,25
MAS	0,46	-0,13	0,34	0,21	-0,27	0,05	0,01	-0,18	-0,31	-0,17	-0,29	0,25	0,27
TAS	0,24	-0,35	0,18	0,16	0	0,29	0,23	-0,22	0,07	-0,37	-0,14	0,34	0,13
MAO-Ag	0,27	-0,34	0,32	0,31	-0,29	0,15	0,12	0	0,1	-0,28	-0,15	0,2	0,24
MAO-Lr	0,49	-0,41	0,51	0,42	-0,35	0,18	0,11	0,04	0,07	-0,42	-0,16	0,41	0,3
MAO-Rm	0,49	-0,46	0,44	0,47	-0,25	0,15	0,09	0,01	0,3	-0,28	0,02	0,44	0,41
MAS-Ag	0,5	-0,08	0,35	0,13	-0,27	0,07	0	-0,14	-0,28	-0,24	-0,34	0,24	0,16
MAS-Lr	0,5	-0,22	0,4	0,31	-0,31	0,07	0,06	-0,25	-0,36	-0,15	-0,23	0,31	0,43
MAS-Rm	0,5	-0,22	0,4	0,31	-0,31	0,07	0,06	-0,25	-0,36	-0,15	-0,23	0,31	0,43
TAS-Ag	0,24	-0,35	0,18	0,16	0	0,29	0,23	-0,22	0,07	-0,37	-0,14	0,34	0,13
FMO-Po	0,1	-0,11	0,07	0,01	0	0,14	0,08	-0,11	-0,14	-0,07	0,05	0,01	0,01
FMS-Po	0,25	-0,17	0,14	0,02	-0,23	0,14	-0,2	-0,07	0,04	-0,2	-0,13	0,1	0,26

Tt : toutes espèces et tous sites confondus, Ag : A. germinans, Lr : L. racemosa, Rm : R. mangle, Po : P. officinalis

Corrélations entre la production de litière de feuille et les variables environnementales

Table 50. Coefficient de corrélation de Spearman entre la production de litière et les différentes variables environnementales pour chaque espèce, station et station-espèce. Les coefficients en gras indiquent des relations significatives (test de pente de Fisher, $p < 0,05$).

Station-espèce	pluie	vent	min_u	max_u	etref	temp	hnap	sal5sol	sal60sol	redox5	redox60	ph5	ph60
tt sp site	-0,11	-0,06	-0,08	0,00	0,01	-0,05	0,04	-0,29	-0,34	-0,16	0,40	0,45	0,30
Ag	0,01	-0,30	0,00	-0,12	-0,01	-0,02	-0,16	0,13	0,17	0,06	0,36	0,32	0,23
Lr	-0,02	0,22	-0,21	-0,07	0,09	-0,14	-0,05	0,03	0,47	-0,14	0,08	0,34	0,37
Rm	-0,10	0,10	-0,09	0,03	0,16	-0,05	-0,03	0,43	0,59	0,00	0,57	0,31	0,04
Po	-0,15	0,31	0,06	0,32	0,13	0,11	0,10	-0,47	-0,53	-0,45	-0,25	-0,13	-0,23
FMO	-0,44	0,43	-0,20	0,53	0,38	-0,09	-0,26	0,72	0,47	-0,19	-0,15	-0,43	-0,05
FMS	0,09	0,32	0,37	0,23	-0,07	0,37	0,32	-0,08	0,15	-0,55	-0,67	0,02	-0,37
MAO	-0,10	0,10	-0,16	0,01	0,15	-0,10	-0,21	-0,05	0,14	0,01	0,05	0,17	0,06
MAS	0,11	-0,05	0,06	0,02	0,02	0,06	0,05	0,00	-0,03	-0,01	0,04	0,07	0,02
TAS	-0,05	-0,53	-0,02	-0,32	-0,12	-0,11	-0,02	-0,30	-0,36	-0,14	-0,05	0,41	0,53
MAO-Ag	-0,10	-0,16	-0,18	-0,15	0,04	-0,17	-0,17	0,07	0,09	-0,08	0,07	0,21	0,13
MAO-Lr	-0,10	0,37	-0,37	-0,04	0,20	-0,23	-0,35	-0,53	0,52	-0,08	-0,23	0,37	0,41
MAO-Rm	-0,21	0,18	-0,20	0,13	0,35	-0,11	-0,39	0,12	0,11	0,12	0,27	0,25	-0,10
MAS-Ag	0,22	-0,16	0,11	0,07	0,11	0,13	0,14	-0,03	-0,11	-0,13	-0,19	0,12	0,21
MAS-Lr	0,09	0,32	0,07	0,10	0,05	0,02	-0,03	0,14	-0,02	0,19	0,20	-0,04	-0,08
MAS-Rm	0,03	0,07	0,03	-0,01	0,00	0,02	-0,05	0,00	0,02	0,11	0,16	0,05	-0,05
TAS-Ag	-0,05	-0,53	-0,02	-0,32	-0,12	-0,11	-0,02	-0,30	-0,36	-0,14	-0,05	0,41	0,53
FMO-Po	-0,44	0,43	-0,20	0,53	0,38	-0,09	-0,26	0,72	0,47	-0,19	-0,15	-0,43	-0,05
FMS-Po	0,09	0,32	0,37	0,23	-0,07	0,37	0,32	-0,08	0,15	-0,55	-0,67	0,02	-0,37

Ag : *A. germinans*, Lr : *L. racemosa*, Rm : *R. mangle*, Po : *P. officinalis*

Test d'échanges gazeux foliaires sur des branches excisées

L'assimilation en condition de lumière saturante a été mesurée sur des feuilles exposées en pleine lumière. Une fois les échanges gazeux foliaires stables, l'assimilation a été enregistrée pendant 2 minutes, les rameaux ont ensuite été coupés à différentes distances de la feuille et l'assimilation suivie pendant une dizaine de minutes pour tester si la longueur du rameau coupé avait un impact sur la stabilité de l'assimilation. La Figure ci-dessous présente l'évolution de l'assimilation en % par rapport à l'assimilation mesurée au moment de la coupe.

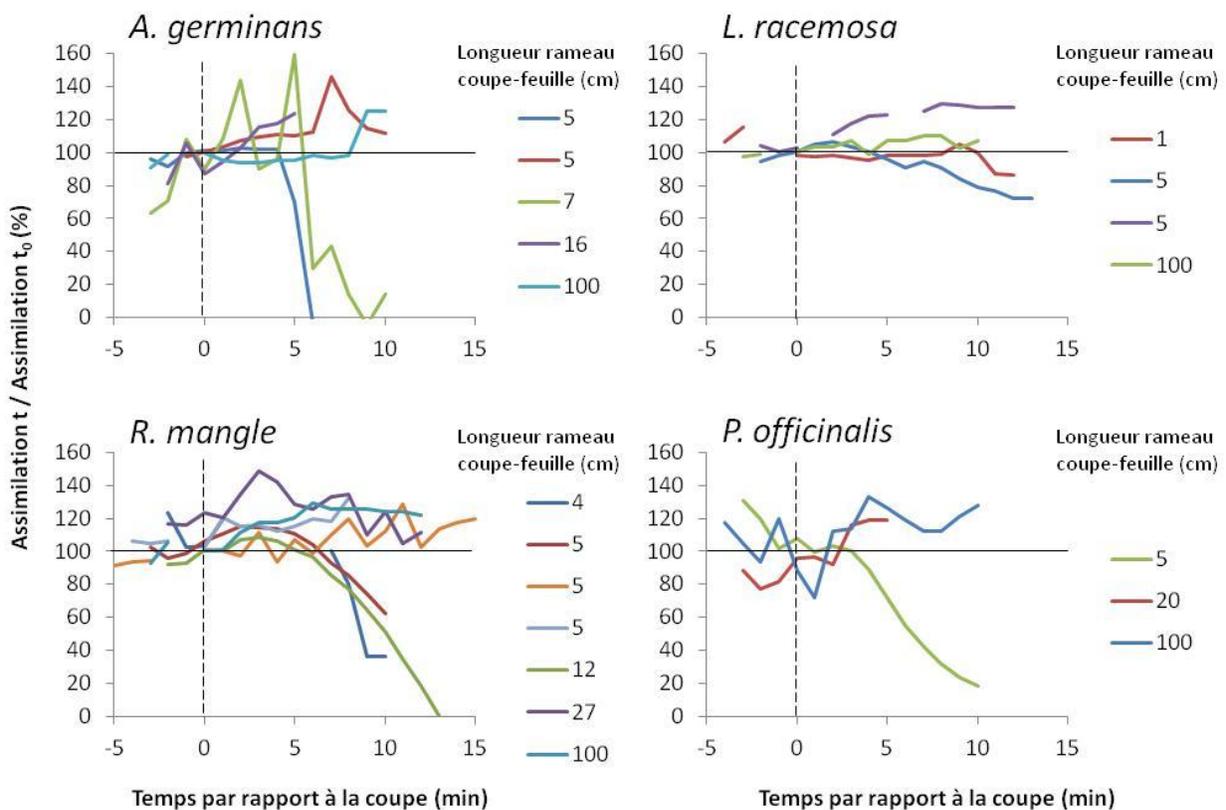


Figure 81. Test d'échanges gazeux foliaires sur des branches excisées. Assimilation_t est l'assimilation au temps t rapportée à l'assimilation à t₀.

Pour des rameaux supérieurs à 100 cm l'assimilation est stable pendant au moins 10 minutes. Aussi, lors des campagnes de mesure des traits physiologiques en saison des pluies et saison sèche, des rameaux de plus d'un mètre de long seront prélevés pour les mesures des échanges gazeux foliaires.

Cinétique journalière des échanges gazeux foliaires

L'assimilation a été mesurée en condition de lumière saturante sur les dernières feuilles adultes émises de trois individus adultes par espèce pendant une journée, toutes les deux heures.

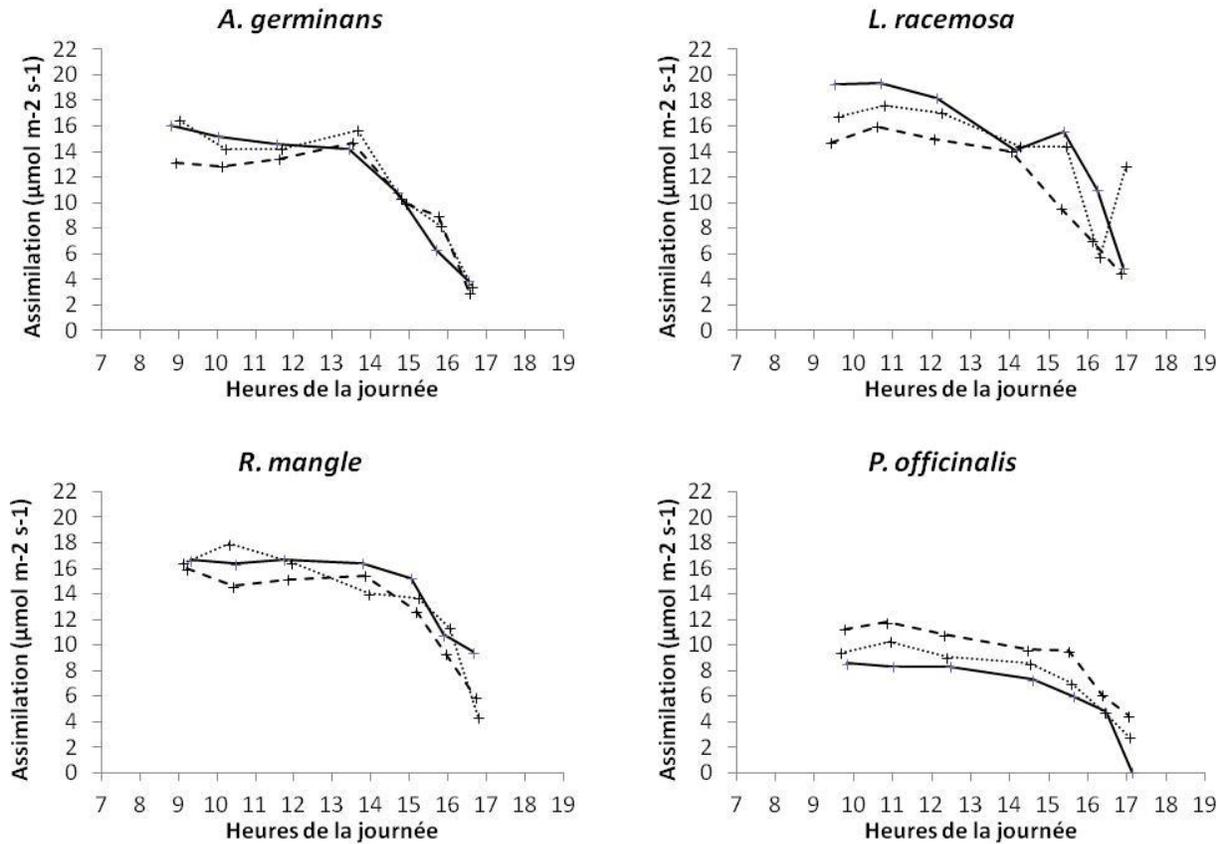


Figure 82. Cinétique journalière de l'assimilation pour les 4 espèces de forêt côtière inondable des Antilles

L'assimilation est stable jusqu'à 14 heures pour toutes les espèces et diminue ensuite plus ou moins rapidement. Lors des campagnes de mesure des échanges gazeux foliaires en saison des pluies et en saison sèche, les mesures d'assimilation devront se faire avant 14h pour garantir une mesure d'assimilation non biaisée par la dépression de l'après midi.

Versions des articles publiés et soumis

Increasing fluctuations of soil salinity affect seedling growth performances and physiology in three Neotropical mangrove species

Felix Bompoy, Gauthier Lequeue, Daniel Imbert & Maguy Dulormne

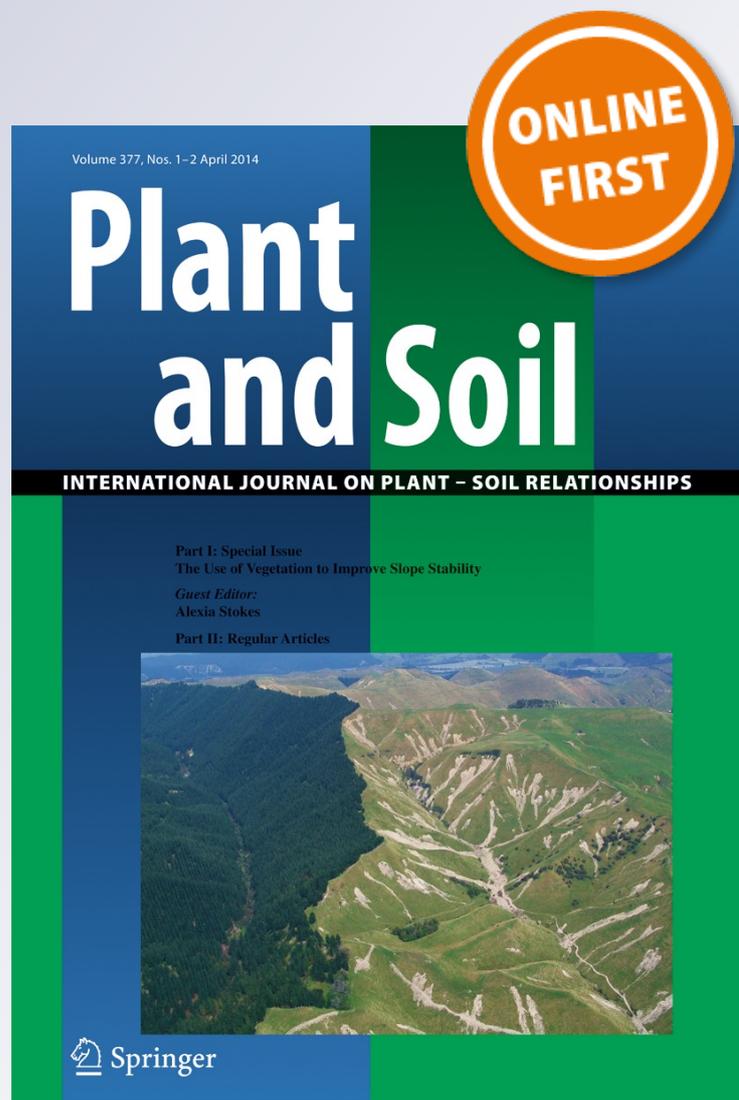
Plant and Soil

An International Journal on Plant-Soil Relationships

ISSN 0032-079X

Plant Soil

DOI 10.1007/s11104-014-2100-2



Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by Springer International Publishing Switzerland. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your article, please use the accepted manuscript version for posting on your own website. You may further deposit the accepted manuscript version in any repository, provided it is only made publicly available 12 months after official publication or later and provided acknowledgement is given to the original source of publication and a link is inserted to the published article on Springer's website. The link must be accompanied by the following text: "The final publication is available at link.springer.com".

Increasing fluctuations of soil salinity affect seedling growth performances and physiology in three Neotropical mangrove species

Felix Bompy · Gauthier Lequeue · Daniel Imbert · Maguy Dulormne

Received: 15 August 2013 / Accepted: 25 March 2014
© Springer International Publishing Switzerland 2014

Abstract

Background Micro-tidal wetlands are subject to strong seasonal variations of soil salinity that are likely to increase in amplitude according to climate model predictions for the Caribbean. Whereas the effects of constant salinity levels on the physiology of mangrove species have been widely tested, little is known about acclimation to fluctuations in salinity.

Aims and methods The aim of this experiment was to characterize the consequences of the rate of increase in salinity (slow versus fast) and salinity fluctuations over time versus constant salt level. Seedling mortality, growth, and leaf gas exchange of three mangrove species, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, and *Rhizophora mangle* were investigated in semicontrolled conditions at different salt levels (0, 685, 1025, and 1370 mM NaCl).

Results Slow salinity increase up to 685 mM induced acclimation, improving the salt tolerance of *A. germinans* and *L. racemosa*, but had no effect on *R. mangle*. During fluctuations between 0 and 685 mM, *A. germinans* and *R. mangle* were not affected by a

salinity drop to zero, whereas *L. racemosa* took advantage of the brief freshwater episode as shown by the durable improvement of photosynthesis and biomass production.

Conclusions This study provides new insights into physiological resistance and acclimation to salt stress. We show that seasonal variations of salinity may affect mangrove seedlings' morphology and physiology as much as annual mean salinity. Moreover, more severe dry seasons due to climate change may impact tree stature and species composition in mangroves through higher mortality rates and physiological disturbance at the seedling stage.

Keywords Acclimation · *Avicennia germinans* · Hypersalinity · *Laguncularia racemosa* · Leaf gas exchange · *Rhizophora mangle* · Salt stress

Introduction

Mangrove forests cover about 15 million hectares worldwide (Spalding et al. 2010). Their structure and species composition are driven by several environmental gradients, among which salinity is one of the most important (Duke et al. 1998; Ball 2002). The effects of constant salinity on the morphology and physiology of mangrove seedlings have been widely documented (Cheeseman 1988; Sobrado 1999a, 2005; Suarez and Sobrado 2000; Krauss and Allen 2003; Ye et al. 2005; Cardona-Olarte et al. 2006; Lopez-Hoffman et al. 2006; Suarez and Medina 2006). Most investigations focusing

Responsible Editor: Timothy J. Flowers.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s11104-014-2100-2) contains supplementary material, which is available to authorized users.

F. Bompy · G. Lequeue · D. Imbert · M. Dulormne (✉)
EA 926 DYNECAR, UFR des Sciences Exactes et Naturelles,
Université des Antilles et de la Guyane,
BP 592, 97 159 Pointe-à-Pitre cedex, Guadeloupe (F.W.I.),
France
e-mail: maguy.dulormne@univ-ag.fr

on the effects of salinity considered seedlings growing at a constant salinity in semicontrolled conditions. Optimum salinity for mangrove seedlings growth has been reported to be around 171 mM for both *Avicennia germinans* (Suarez 2005) and *Rhizophora mangle* (Werner and Stelzer 1990), and 0 mM for *Laguncularia racemosa* (Sobrado 2005). The values of variables such as biomass, total leaf area, and leaf gas exchange have been observed to decrease markedly when salinity increases above optimum values. The maximum salt concentrations reached in semicontrolled experiments on seedlings have been reported in the literature as 940 mM for *A. germinans* (Suarez and Medina 2006), 685 mM for *L. racemosa* (Cardona-Olarte et al. 2006), and 991 mM for *R. mangle* (Lopez-Hoffman et al. 2006), but field surveys in Caribbean mangroves (Flower and Imbert 2006; Lugo et al. 2007) show that the salinity of mangrove soils may temporarily reach higher levels: 1966, 1453, and 1453 mM in *A. germinans*, *L. racemosa*, and *R. mangle* stands, respectively. Further investigations are needed to understand the physiological responses of mangrove species to such extreme salt concentrations.

In the field, soil salinity fluctuations occur due to tidal inundation, rainfall, soil surface evaporation, and root–water extraction (Hutchings and Saenger 1987). In tropical regions where rainfall is highly variable over time, mangrove trees have to deal throughout the year with highly fluctuating levels of topsoil salinity from 0 up to 1,709 mM (Elster 2000; Flower 2004). Moreover, in the Caribbean, global circulation models anticipate a reduction of annual precipitations and more extreme climatic events such as droughts and major tropical storms (Campbell et al. 2011; Biasutti et al. 2012). A change in the amplitude of seasonal rainfall patterns may lead to faster and deeper salt fluctuations in the top layer of soil, with the potential to affect the physiology of trees, saplings, and seedlings (Cai et al. 2007; Stahl et al. 2013). Several studies examine the physiological responses of plants to the spatial heterogeneity of soil salinity, as mentioned in the review by Bazihizina et al. (2012). However, as pointed out by Krauss et al. (2008), Wang et al. (2011), and then Krauss and Ball (2013), there is a lack of knowledge on the growth and physiological responses of halophytic species to fluctuating salinity. It appears that exposure to constant salinity could be less physiologically demanding than exposure to fluctuating salinity, due to the high energetic cost

of acclimation investments (Krauss et al. 2008). Indeed, *R. mangle* showed lowered leaf gas exchange rates (−13 %) in two experiments where salinity variations ranged from 0 to 205 and from 103 to 393 mM, while the frequency of these fluctuations (fortnightly or monthly) had no effect (Lin and Sternberg 1993). In a context of increasingly contrasted seasonality, the ability to recover after a salt stress and to make the most of brief periods of low salinity may be keys to species survival (Orcutt and Nielsen 2000). Given that the three most common mangrove species in the Neotropical region (i.e., *A. germinans*, *L. racemosa*, and *R. mangle*) have different levels of salt tolerance (Imbert et al. 2000), we hypothesized that these species may also have different acclimation abilities in order to take opportunistic advantage of a slow rather than a sudden salinity increase and of a short episode of low salinity during a high salinity period.

The aim of this work was therefore to assess growth, mortality rate and leaf gas exchange of these three mangrove species in response to (i) different rates of soil salinity increase (slow versus fast increase in salinity from 0 to 685, 1025, or 1370 mM), and to (ii) salinity fluctuations (fluctuations over time between 0 and 685, 0 and 1025, or 0 and 1370 mM, versus constant salinity). The experiment has been conducted on seedlings because this stage is the most sensitive to topsoil environment, where salinity fluctuations are the highest and because this life stage is critical in terms of forest dynamics.

Materials and methods

Plant culture

Recently fallen propagules of *L. racemosa* (L.) Gaertn.f., *A. germinans* (L.) L., and *R. mangle* L. were collected in the French Lesser Antilles island of Guadeloupe (16°17' N, 61°31' W), between the Belle-Plaine and Perrin channels, at the end of October 2010. The propagules were first placed on damp peat for 1 week to initiate root and shoot growth. Then, the healthiest plants were transferred to 4-L plastic pots filled with commercial peat [pH (H₂O): 6 at soil/water ratio of 1:2.5; N: 8.57 mmol L^{−1}; P₂O₅: 0.99 mmol L^{−1}; K₂O: 1.7 mmol L^{−1} peat]. Texture and pH of this commercial peat were similar to that of local mangrove peat (Flower 2004). Two to four plants were planted in each

pot and irrigated with tap water every 2 days (soil water content variation between waterings: 0.7–0.8 kg kg⁻¹). After 20 weeks, the seedling epicotyls were tall enough (>13 cm) to allow leaf gas exchange measurements before starting the salinity treatments. The plants were fertilized twice (after 4 and 16 weeks) with 4:6:6 (N/P/K, respective percentages). They were grown until June 2011 at the University of French West Indies (Pointe-à-Pitre, Guadeloupe) in a greenhouse, under 85 % of shade, maximum photosynthetically active radiation of 350 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at midday and 12 h natural photoperiod. The air temperature and relative air humidity variations between night and midday were ranged respectively between 21.8 and 32.6 °C (daily mean: 27.5 °C) and 50 and 99 % (daily mean: 79 %). Two weeks before the treatments, the initial height (H_i) of each plant was recorded, and one plant per pot was selected to minimize height variability among the sample set (variation coefficient lower than 30 % for each species). The other plants were removed to avoid competition for soil resources.

Salinity treatments

After 20 weeks, *L. racemosa* and *R. mangle* plants were both divided into seven groups and *A. germinans* into ten groups. The seedlings were arranged according to a randomized block design, with 10–15 individual replicates per group, making up an experiment with 24 treatments (species × groups) and 300 plants (species × groups × replicates). One control group per species was kept irrigated with tap water (0 mM salinity) throughout the experiment to simulate conditions in the surface layer of soil during the rainy season, conditions well tolerated by all three mangrove species (Sobrado 1999b, 2005; Krauss and Allen 2003; Suarez and Medina 2006). For *L. racemosa* and *R. mangle*, the six remaining groups were used according to a 3 × 2 factorial design with three dynamic variation patterns of salinity as shown in Fig. 1, and two levels of maximum salinity (685 and 1025 mM NaCl equivalent to 40 and 60 g NaCl L⁻¹, respectively). The dynamic variation of salinity involved differences in the rate at which salinity was increased. In the S treatments, salinity was increased slowly from 0 mM to a maximum salinity level (of 685 or 1025 mM NaCl depending on the group, i.e., rates of salt increase of 10 and 15 mM day⁻¹, respectively) over 10 weeks. In the second, F treatments, salinity increased at a faster rate, over 3 weeks (i.e.,

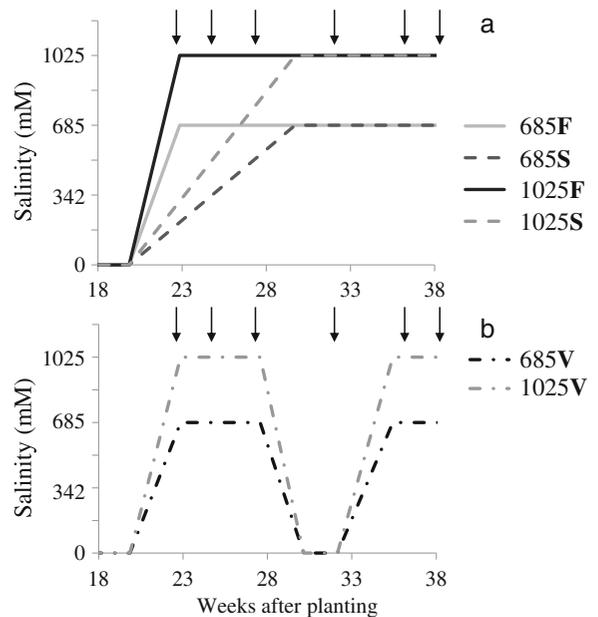


Fig. 1 Salinity management over time for the different salt treatments. Treatments are labeled using the maximum salinity figure (685, 1025, and 1370 mM) followed by a letter corresponding to the salinity variation pattern (*F* fast increase, *S* slow increase, in Fig. 1a, or *V* variable salinity treatment in Fig. 1b). Arrows indicate when the leaf gas exchange measurements were carried out. Treatments 1370F, 1370S, and 1370V are not shown in this figure

increases of 30 and 50 mM day⁻¹) (Fig. 1a). A third pattern involved fluctuations in soil during the growing period, during which salinity successively climbed to its maximum level in 3 weeks, remained constant at this level during 5 weeks, decreased to zero in 2 weeks, remained at zero for 2 weeks, rose back to maximum salinity in 3 weeks, and was finally kept constant for 3 weeks, until the end of the experiment (*V* treatments, details in Fig. 1b and Fig. S1). This third treatment was designed to simulate a heavy rainfall episode taking place during the dry season, as observed by Flower (2004). In line with field measurements made in *A. germinans* populations during the dry season (Flower 2004), we added a level of salinity at 1370 mM NaCl (i.e., 80 g L⁻¹) for this particular species. Slow increases in salinity over 2 months (291 and 444 mM month⁻¹) is close to what was observed locally in the field (342–598 mM month⁻¹) by Flower (2004), whereas the fast salinity increase rates (974 and 1453 mM month⁻¹) treatments create extremely harsh dry season conditions similar to those measured in Colombia (769–1709 mM month⁻¹) by Elster (2000) in a disturbed mangrove site. Each salinity treatment

was identified by a code made up of the maximum level of salinity reached during the treatment (685, 1025, or 1370) followed by the letter (F, S, or V) corresponding to the variation pattern applied (e.g., 1025F for fast salinity increase to 1025 mM). Each salinity treatment lasted 18 weeks. Salt solutions were prepared using tap water and commercial raw marine salt (Marsel, Zoutman Industries) containing with 99 % of NaCl.

Salinity regimes were applied to the plants in an open system, by watering each pot independently three times a week with 250 ml of salt solution and letting the leachate drain away. In order to monitor pore-water salinity, the salt concentration in the last drop of the leaching fluid was estimated once a week with a salinity ($0\text{--}100\pm 1\text{ g L}^{-1}$ NaCl) hand-held refractometer (ATAGO, ATC S/Mill-E, Japan) in five randomly chosen pots per salt treatment, as in Dulormne et al. (2010). Preliminary tests had been conducted previously in the laboratory to ascertain what volumes of salt solution at a given salt concentration was necessary to obtain values of leaching salinity ($\pm 20\%$) corresponding to the theoretical patterns of soil concentrations shown in Fig. 1. Salinity increased by about 15 % between rewaterings.

Leaf and plant measurements

Leaves and internodes were counted on each plant at the beginning and at the end of the experiment. Leaf lifespan was assessed by recording new leaves and dead leaves throughout the experiment. Leaf production time was calculated on unbranched individuals by dividing the duration of the experiment by the number of leaves and leaf-scars produced during this time, as in McKee (1995). Total leaf area for an individual was measured at the end of the experiment with a leaf area meter (Li-3000C with the Li-3050C transparent belt conveyor accessory, Li-Cor, NE, USA). Specific leaf area (SLA) was calculated ($\text{SLA} = \text{leaf area}/\text{leaf dry mass}$, $\text{cm}^2\text{ g}^{-1}$) from the youngest fully expanded leaf of each individual. Stem height was measured above the hypocotyl for all species and was recorded at the beginning (H_i) and at the end of the experiment (H_f). Length growth rate (LGR in %) was calculated for each individual by dividing the elongation achieved over the 18-week experiment by the initial stem height (%): $\text{LGR} = (H_f - H_i)/H_i \times 100$. Plant dry matter (oven-dried at $75\text{ }^\circ\text{C}$ during 72 h) was measured separately for roots, stems, hypocotyls, and leaves at the end of the experiment on 10 plants per treatment. The hypocotyl of *R. mangle* was not taken

into account in the estimation of total biomass in order to assess the plant biomass produced during the experiment. Leaf weight ratio (%) was calculated by dividing the leaf biomass by the total plant biomass. Mortality rate was calculated by considering as dead all the individuals without leaves at the end of the experiment.

Leaf gas exchange measurements

Leaf gas exchange (LGE) measurements were carried out 3, 5, 8, 11, 15, and 17 weeks after the beginning of the salt treatments (Fig. 1) with a Ciras-2 portable photosynthesis system (PP Systems, MA, USA). All measurements were made between 9 A.M. and 1 P.M. since preliminary tests revealed no midday depression of LGE before 1 P.M. The youngest fully expanded leaf of three to five individuals per treatment was selected. Each selected leaf was placed in a 1.7 cm^2 cuvette at ambient temperature ($29\text{--}31\text{ }^\circ\text{C}$), with a reference CO_2 concentration of 370 ppm, a photosynthetic photon flux of $1600\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$, and water vapor pressure at the inlet of 2.3–2.7 kPa, until stabilization of gas exchange. Results were expressed in net CO_2 assimilation rate (A_{sat}) and stomatal conductance (gs) at saturating light level. Intrinsic water use efficiency (WUE) was calculated by dividing A_{sat} by gs (expressed in μmol of CO_2 fixed by mol of H_2O lost).

Data analysis

Nonparametric statistics (Mann–Whitney and Kruskal–Wallis tests) were used to compare responses among species, salinity levels, and salinity variation patterns. Mann–Whitney tests were used to compare pairs of species or treatments (Table 1). The effects of salinity levels were tested for each species using Kruskal–Wallis tests (Table 2) on control and fast salinity increase treatments only (685F, 1025F, and 1370F for *A. germinans*), as this salinity variation pattern exposed the plants during the longest period. Fisher's exact test was used to determine the significance ($p < 0.05$) of the mortality rates of each species compared to the control (Table 3). In Fig. 4, the slopes of A_{sat} over time were tested using Fisher's test. All statistical tests were computed with the statistical software R 2.12. Results in figures and tables are expressed as means and standard errors.

Table 1 Plant and leaf traits for each studied species in the control treatment at a salinity of 0 mM, 38 weeks after transplantation (values represent means±SE; n=10)

Traits		<i>A. germinans</i>	<i>L. racemosa</i>	<i>R. mangle</i>			
Plant biomass and morphology	Total biomass production (g)	4.3±0.4	a	5.4±0.5	a	5.3±0.5	a
	Length growth rate (%)	99±9	a	93±10	a	9±2	b
	Shoot-root ratio	2.6±0.5	a	3.9±1.1	b	2.5±0.8	a
	Hypocotyl mass (g)	0.0	a	0.0	a	5.6±0.04	b
	Internode number	8.9±0.3	a	12.0±0.6	b	5.3±0.4	c
Leaf characteristics	Leaf number	10.9±4.6	ab	19.2±2.9	a	7.5±0.9	b
	Total leaf area (cm ²)	162±25	a	274±25	b	204±21	a
	Total leaf biomass (g)	1.4±0.1	a	2.4±0.2	b	2.5±0.2	b
	Unit area leaf (cm ²)	20.6±2.2	a	22.2±2.0	a	29.3±1.7	a
	Unit dry mass leaf (mg)	149.8±0.9	a	163.4±0.7	a	363.7±0.8	b
	Specific leaf area (cm ² g ⁻¹)	138±22	a	144±17	a	81±26	b
	Leaf weight ratio (%)	33±5	a	45±4	b	48±6	b
	Leaf life-span (days)	20±4	a	29±7	a	45±7	b
	Leaf production time (days)	14.8±3.5	a	12.4±5.7	a	81.9±12.1	b
Leaf gas exchange	Carbon assimilation (μmol m ⁻² s ⁻¹)	12.4±1.0	a	9.9±0.6	a	9.8±0.9	a
	Stomatal conductance (mmol m ⁻² s ⁻¹)	191±23	a	114±14	b	110±24	ab
	Water use efficiency (μmol mol ⁻¹)	67±5	a	92±7	b	99±12	ab

Different letters indicate significant differences between species at $p < 0.05$

Results

Growth in freshwater conditions

Biomass, morphology, and leaf gas exchange of the three mangrove species were compared after 38 weeks of development in freshwater conditions (Table 1). No significant differences between the three mangrove species were found regarding total biomass and A_{sat} . However, *A. germinans* displayed significantly lower total leaf biomass and a lower leaf weight ratio than the other two species, as well as a higher specific leaf area (SLA) and a tendency to shorter leaf lifespan. *L. racemosa* produced significantly more shoot per root biomass unit than both *A. germinans* (+32 %) and *R. mangle* (+36 %). *L. racemosa* was also characterized by the highest number of internodes, a high total leaf area, a short leaf lifespan, and a short leaf production time. Only *R. mangle* had carbon reserves at this stage of development, in the hypocotyl. This species invested in a small number of leaves with a long lifespan, the highest leaf biomass, and the lowest SLA (i.e., thicker leaves).

Effects of salinity levels

As shown in Table 2, an increase in salinity induced a decrease of most of the growth traits, whereas physiological traits measured were not or only little affected. The total biomass of seedlings at a salinity of 685 and 1025 mM was respectively at least 20 and 50 % lower than in the control group. Length growth rate (LGR) and total leaf area followed the same trend. At 1370 mM, the biomass of *A. germinans* was 75 % lower than in the control group.

Differences between species were also observed. For both *A. germinans* and *L. racemosa*, more time was needed to produce one leaf (+26 or 96 days, between 0 and 1025 mM) when the salinity level was higher. In *R. mangle*, leaf production time did not seem to be affected by 685 mM salinity, and could not be calculated at 1025 mM because the experiment ended before enough leaves were produced. At 1025 mM salinity, regarding total biomass, *R. mangle* was the least affected, whereas *L. racemosa* was the most negatively affected. Moreover, mortality rates in *R. mangle* remained at zero at all salt concentrations, whereas they increased with salt concentration in both other species (Table 3).

Table 2 Effects of salinity on the biomass, morphology, and leaf functional traits of mangrove seedlings measured at the end of the experiment in the treatments of fast salinity increase (values represent means±SE; $n=10$ for biomass and morphological traits, $n=5$ for SLA and LGE)

Species	<i>A. germinans</i>					<i>L. racemosa</i>					<i>R. mangle</i>				
	0	685	1,025	1,370	p value	0	685	1025	1,370	p value	0	685	1025	1,370	p value
Total biomass (g)	4.3±0.4a	3.0±0.4ab	2.0±0.2b	1.1±0.2b	*	5.4±0.5a	2.3±0.4b	1.2±0.2b	1.2±0.2b	**	5.3±0.5a	4.1±0.3a	2.7±0.2b	2.7±0.2b	**
Relative length growth (%)	99±9a	44±7b	38±5b	7±3c	***	93±10a	26±7b	4±3c	4±3c	***	9±2a	11±2	-1±1b	-1±1b	**
Total leaf area (cm)	161±24a	87±18ab	51±7b	0±3c	**	274±25a	26±17b	20±8b	20±8b	***	204±21a	97±9b	31±5c	31±5c	***
Internodes count	8.9±0.3a	8.4±0.3ab	7.3±0.3bc	5.9±0.4c	***	12.3±0.6a	10.5±0.4b	7.5±0.5c	7.5±0.5c	***	5.3±0.3a	4.5±0.1b	3.8±0.2c	3.8±0.2c	***
Leaf production rate (days)	15±1a	29±3b	41±5b	14±7ab	**	12±2a	30±5b	94±12c	94±12c	***	55±4a	40±3a	-	-	ns.
Specific leaf area (cm ² g ⁻¹)	138±11a	124±14a	100±10a	-	ns.	144±22a	95±4b	97±4c	97±4c	*	82±3a	77±3a	77±5a	77±5a	ns.
Carbon assimilation (μmol m ⁻² s ⁻¹)	12.4±1.7a	5.4±1.2a	8.4±2.1a	-	ns.	9.9±1.3a	1.2±2.5	0.7±0.4b	0.7±0.4b	*	10.8±0.7a	2.2±0.9b	1.9±0.4b	1.9±0.4b	**
Stomatal conductance (mmol m ⁻² s ⁻¹)	191±23a	98±9b	90±11ab	-	*	114±14a	37±15b	80±7a	80±7a	*	137±23a	30±14b	57±6ab	57±6ab	*
Water use efficiency (μmol mol ⁻¹)	67±5a	50±22a	83±12a	-	ns.	92±7a	97±21a	9±4b	9±4b	*	87±12a	93±10a	40±14a	40±14a	ns.

Letters represent similar statistical groups within a species

(-) data not measurable

p values of Kruskal–Wallis tests are indicated by symbols: ns., $p>0.05$; * $0.05>p>0.01$; ** $0.01>p>0.001$; *** $p<0.001$

Table 3 Mortality rate for each species according to the different salinity variation patterns, fast (F) and slow (S) rates of salinity increase and variable salinity (V) treatment, at the end of the experiment ($n=10$)

Maximum salinity (mM)	Salinity variation pattern	Mortality rate (%)					
		<i>A. germinans</i>		<i>L. racemosa</i>		<i>R. mangle</i>	
0	control	0	a	0	a	0	a
685	F	22	a	55	b	0	a
	S	0	a	0	a	0	a
	V	11	a	0	a	0	a
1,025	F	11	a	60	b	0	a
	S	0	a	45	b	0	a
	V	80	b	67	b	0	a
1,370	F	100	b	–	–	–	–
	S	40	ab	–	–	–	–
	V	89	b	–	–	–	–

Treatments at 1370 mM of salinity were not applied to *R. mangle* and *L. racemosa*. Letters indicate the different statistical groups identified (Fisher's exact test, $p<0.05$) within each species

Effects of the pattern of salinity increase on growth and mortality rates

Slow versus fast salinity increase

The growth of mangrove seedlings submitted to fast (F) and slow (S) increases of salinity were compared at the end of the experiment in Fig. 2 and Table 4, and their mortality rates are shown in Table 3. The slower rate of increase produced better growth performances and lower mortality rates than the faster rate in *A. germinans* and *L. racemosa*, whereas no differences were found in *R. mangle*.

The total biomass of *A. germinans* and *L. racemosa* was at least 50 % higher in 685S than in 685F treatments. *L. racemosa* seedlings also suffered a high mortality rate of 55 % in the 685F treatment against 0 % in the 685S treatment. *R. mangle* was the least affected species by the rate of salinity increase: biomass and LGR were both unaffected at salinity levels of 685 and 1025 mM. No mortality was recorded in *R. mangle* seedlings, regardless of the rate of salinity increase.

Fluctuating salinity

The growth of the mangrove seedlings was compared between fast (F) salinity increase treatments (here considered as constant salinity conditions) and variable (V) salinity treatments, in Fig. 2 and Table 4. Comparison was made at the end of the experiment, when salinity level was re-established at its maximum value (685 or 1025 mM). The growth of *A. germinans* and *R. mangle*

was not affected by fluctuations of salinity at 685 mM. *L. racemosa*, in contrast, had higher total biomass, LGR and total leaf area in the fluctuating salinity treatment than in the constant salinity treatment. At 1,025 mM, salinity fluctuations induced significantly lower LGR and total leaf area than the constant salinity treatment in *A. germinans*. Overall for both *L. racemosa* and *R. mangle*, there were no differences between V and F treatments regarding plant growth traits (Table 4) at 1025 mM.

Effects of the pattern of salinity increase on leaf gas exchange

The effects of the different salt conditions on LGE (Fig. 3) were less marked than on biomass and other morphological traits (Table 4), although similar trends were observed.

Slow versus fast salinity increase rates

When the responses to slow and fast salinity increase rates are compared, results concerning *A. germinans* and *R. mangle* show that LGE was significantly affected by the salinity increase rate. At 685 mM, A_{sat} and WUE were respectively two and three times greater in the S treatment than in the F treatment. In the case of *L. racemosa*, there were no significant differences regarding most of the LGE variables measured, even though A_{sat} was three times greater in the 685S treatment. In *R. mangle*, both A_{sat} and g_s were five times greater in the slow salinity increase to 685 mM than in

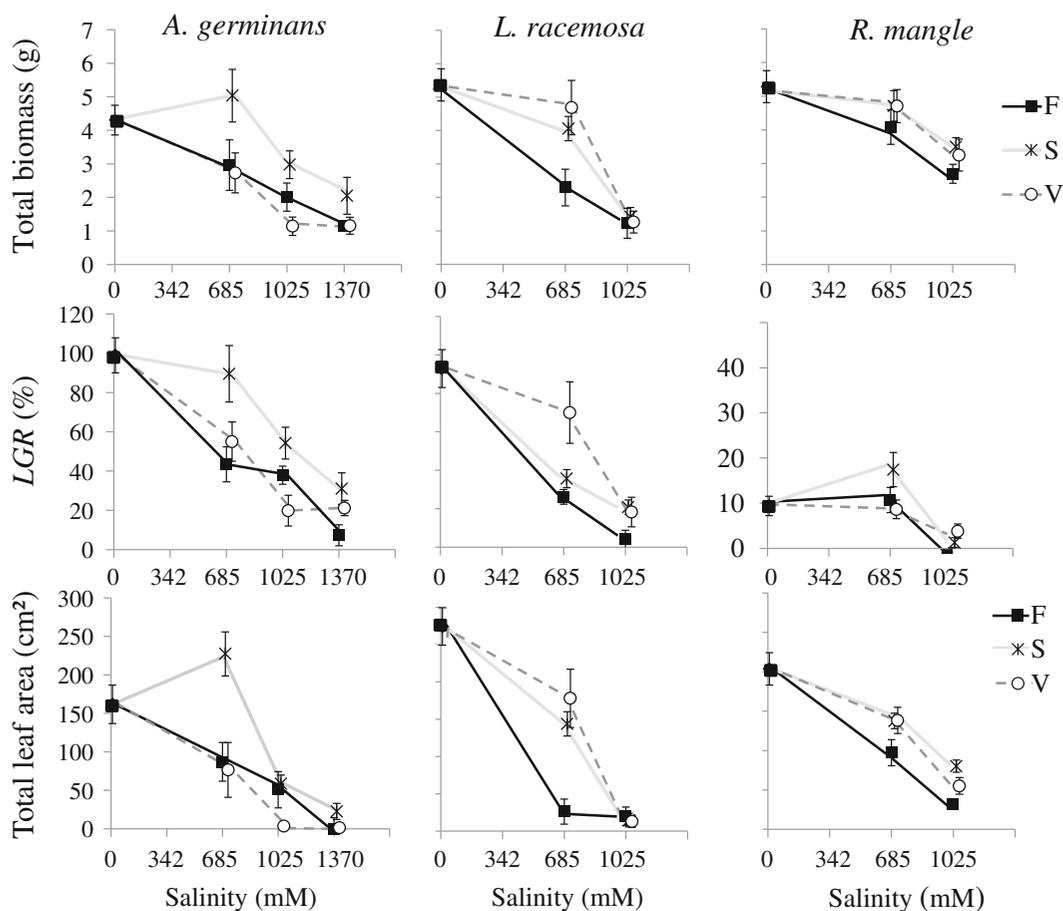


Fig. 2 Effect of three types of salinity treatment (*F* fast salinity increase rate, *S* slow salinity increase rate, *V* variable salinity treatment) on total plant biomass, length growth rate (LGR), and total leaf area in *A. germinans*, *L. racemosa*, and *R. mangle*.

Results represented with standard error bars, in relation to salinity levels of 0, 685, 1025, and 1370 mM (i.e., 0, 40, 60, or 80 g L⁻¹ of NaCl). Refer to Table 4 for the significance level of the differences between treatments

the fast treatment, whereas WUE remained equivalent. In all species, at 1025 mM, none of the LGE traits varied significantly according to the salinity increase rate, except WUE in *L. racemosa* (Table 4).

Fluctuating salinity

The fluctuating salinity treatment had no significant effect on LGE in *A. germinans* at 685 mM A_{sat} , gs, and WUE measured in the 685 V treatment were equivalent to those measured in the 685F treatment (Fig. 3). In contrast, in *L. racemosa*, A_{sat} was improved by salinity fluctuations in the 685V compared to the 685F treatment. In *R. mangle*, A_{sat} , gs, and WUE remained unchanged whether the salinity fluctuated or not (685F versus 685V). In all three species, fluctuating and constant treatments reaching 1,025 mM salinity did not

produce any significantly different responses as to LGE (Table 4).

Carbon assimilation rate throughout the experiment

A_{sat} values measured during the fast and slow increases of salinity treatments 2, 5, 8, 11, 15, and 17 weeks after their onset are presented in Fig. 4. Over the 17 weeks, at 685 mM salinity, A_{sat} of *A. germinans* and *R. mangle* were not significantly affected by the rate of salinity increase (Fig. 4a, c), as shown by the A_{sat} slope tests ($p=0.09$ at 685F and $p=0.52$ at 685S in *A. germinans*, and $p=0.71$ at 685F and $p=0.33$ at 685S in *R. mangle*). As regards *L. racemosa*, A_{sat} decreased over time during the fast salinity increase treatment (685F: $p=0.008$). At the beginning of the treatments, from week 1 to 5, A_{sat} values in *A. germinans* and *R. mangle* were higher in the

Table 4 Statistical results from Mann–Whitney tests used to compare the effects of fast versus slow rates of salinity increase (F/S) and of fast rate of salinity increase versus variable salinity

treatment (F/V) on plant growth and leaf gas exchange in the three mangrove species at the end of the experiment

Treatment type	Salinity (mM)	Species	Plant growth			Leaf gas exchange		
			Total biomass	LGR	Total leaf area	Asat	gs	WUE
F versus S	685	Ag	ns.	*	*	*	ns.	*
		Lr	*	ns.	**	ns.	ns.	ns.
		Rm	ns.	ns.	ns.	*	*	ns.
	1025	Ag	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.
		Lr	ns.	*	ns.	ns.	ns.	*
		Rm	ns.	ns.	***	ns.	ns.	ns.
F versus V	685	Ag	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.
		Lr	**	*	***	*	*	ns.
		Rm	ns.	ns.	ns.	*	ns.	ns.
	1025	Ag	ns.	*	***	ns.	ns.	ns.
		Lr	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.
		Rm	ns.	*	ns.	ns.	ns.	ns.

Ag *A. germinans*, Lr *L. racemosa*, Rm *R. mangle*Symbols reflect the significance levels: ns., $p > 0.05$; $*0.05 > p > 0.01$; $**0.01 > p > 0.001$; $***p < 0.001$

slow salinity increase treatment than in the fast one, whereas no differences were found in *L. racemosa*. During the last stretch of the experiment, from week 15 to 18, the three species exhibited significantly greater A_{sat} values in 685S. At 1025 mM salinity, in all species, A_{sat} decreased significantly over time during the slow treatment (*A. germinans*: $p=0.005$; *L. racemosa*: $p=0.004$; *R. mangle*: $p=0.016$), whereas A_{sat} stayed constant over time during the fast treatment ($p > 0.05$) (Fig. 4d, e). At 1025 mM, at the beginning of the treatments, from week 1 to 5, A_{sat} was greater in the slow treatments than in the fast treatments for all species alike, whereas there was no significant difference, once salinity had reached 1025 mM.

A_{sat} values in the fluctuating (V) treatments were compared to those in the constant (F) treatments both at 685 and 1025 mM salinity (Fig. 5). During the first 9 weeks, during which salt conditions were equal in the F and V treatments, *A. germinans*, *L. racemosa*, and *R. mangle* exhibited similar A_{sat} values in the 685F and 685V treatments as well as in the 1025F and 1025V treatments. During the brief freshwater episode at 0 mM salinity (week 11) in the treatment involving a maximum salinity of 685 mM (685V), *L. racemosa* was the only species in which A_{sat} increased significantly and durably, the effect lasting even after salinity had risen

again (Fig. 5b). In the treatments reaching 1025 mM salinity, A_{sat} of both *A. germinans* and *R. mangle* increased during the brief freshwater episode of the 1025 V treatment, up to 15 times its value recorded in the 1025F treatment, but decreased again as soon as the salinity started to rise back to its maximum level, and from then on A_{sat} remained the same in the 1025V and 1025F treatments (Fig. 5 d and f). In *L. racemosa*, values of A_{sat} were not significantly different between the fluctuating and constant salinity treatments 1025V and 1025F throughout the experiment (Fig. 5e).

Discussion

Growth in freshwater conditions

This experiment shows that these three mangrove species, which have been regarded as obligate halophytes (requiring salt for growth and physiology), are able to display an optimal grow rate during 10 months in freshwater compared to salt conditions (Wang et al. 2011; Krauss and Ball 2013). *A. germinans*, *L. racemosa*, and *R. mangle* exhibited different growth strategies in the absence of salinity, while values of biomass production were equivalent for these three species (Table 1).

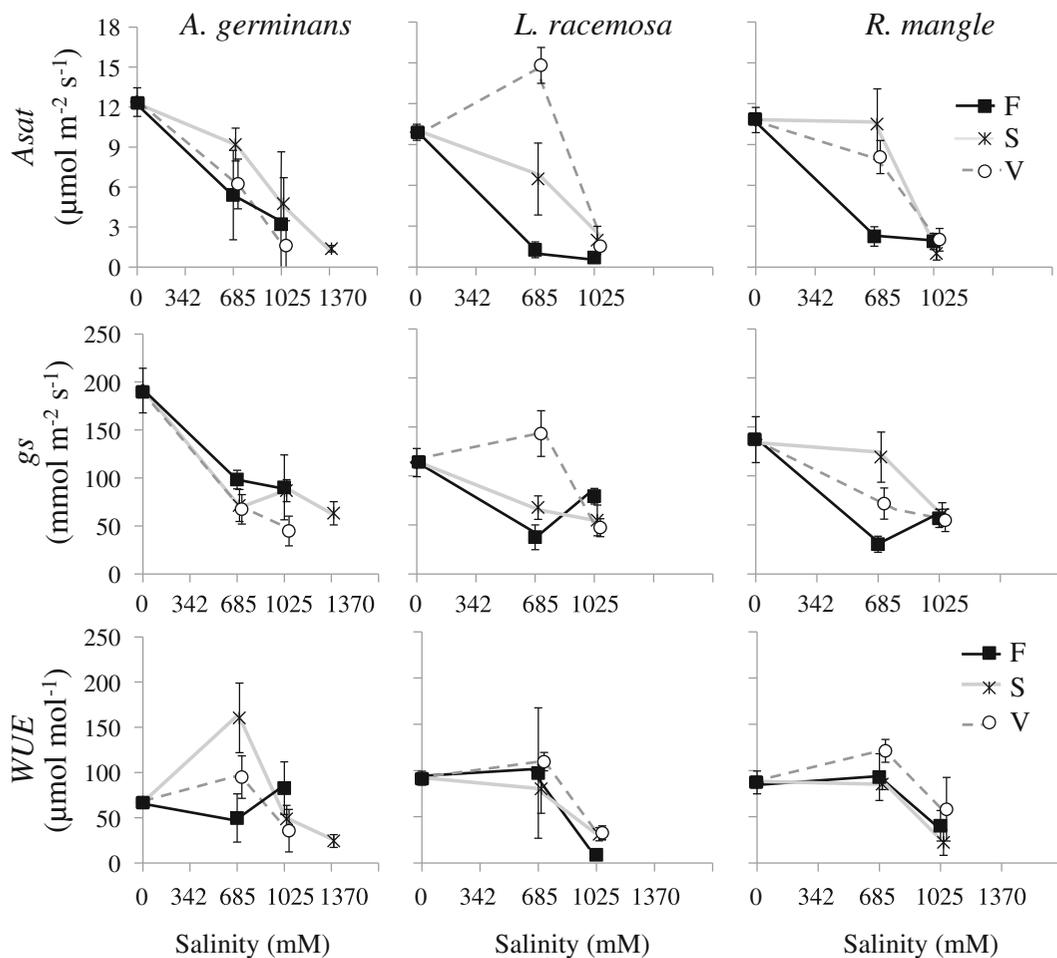


Fig. 3 Carbon assimilation rate (A_{sat}), stomatal conductance (g_s), and intrinsic water use efficiency (WUE), represented as mean values with standard error bars, according to salinity levels (0, 685, 1025, and 1370 mM) in *A. germinans*, *L. racemosa*, and

R. mangle. *F* fast salinity increase rate, *S* slow salinity increase rate, *V* variable salinity treatment. Refer to Table 4 for the significance level of the differences between treatments

Growth strategies can be characterized by leaf traits such as SLA, leaf lifespan, A_{sat} , g_s , or WUE (Reich et al. 1992; Wright and Westoby 2001; Wright et al. 2004). In this respect, *A. germinans* and *L. racemosa* follow a leaf management strategy opposite to that of *R. mangle*. *R. mangle* seems to produce leaves with a high individual construction cost, as it had the highest values of unit leaf biomass and leaf thickness (i.e., the lowest SLA compared to the other two species). This is consistent with the fact that this species produced fewer leaves, each with a longer lifespan and a longer leaf production time. All of these traits point to high leaf construction costs for *R. mangle* (Feng et al. 2007, 2008) and are likely to limit the growth potential and light competition capacities of these seedlings (McKee 1995). The presence of important carbon reserves in the hypocotyl (51 % of the total

biomass of *R. mangle*) may certainly contribute to leaf construction during the seedling stage (Smith and Snedaker 2000). *A. germinans* and *L. racemosa* seedlings, in contrast, produced “cheaper” leaves with a higher rate of turnover (high leaf number and short lifespan) than *R. mangle* (Suarez 2003). As compared to *A. germinans*, *L. racemosa* allocates more carbon to its aerial parts than to its root compartment (shoot/root ratio of 3.9). *L. racemosa* should consequently reach a higher stature. Field observations in the Caribbean showed that *L. racemosa* dominates in the less salty mangrove areas, i.e., near or in association with *Pterocarpus officinalis* freshwater swamp forests (Imbert et al. 2000; Medina et al. 2007). It follows from these observations that, in the long term, the growth potential of these species in the absence

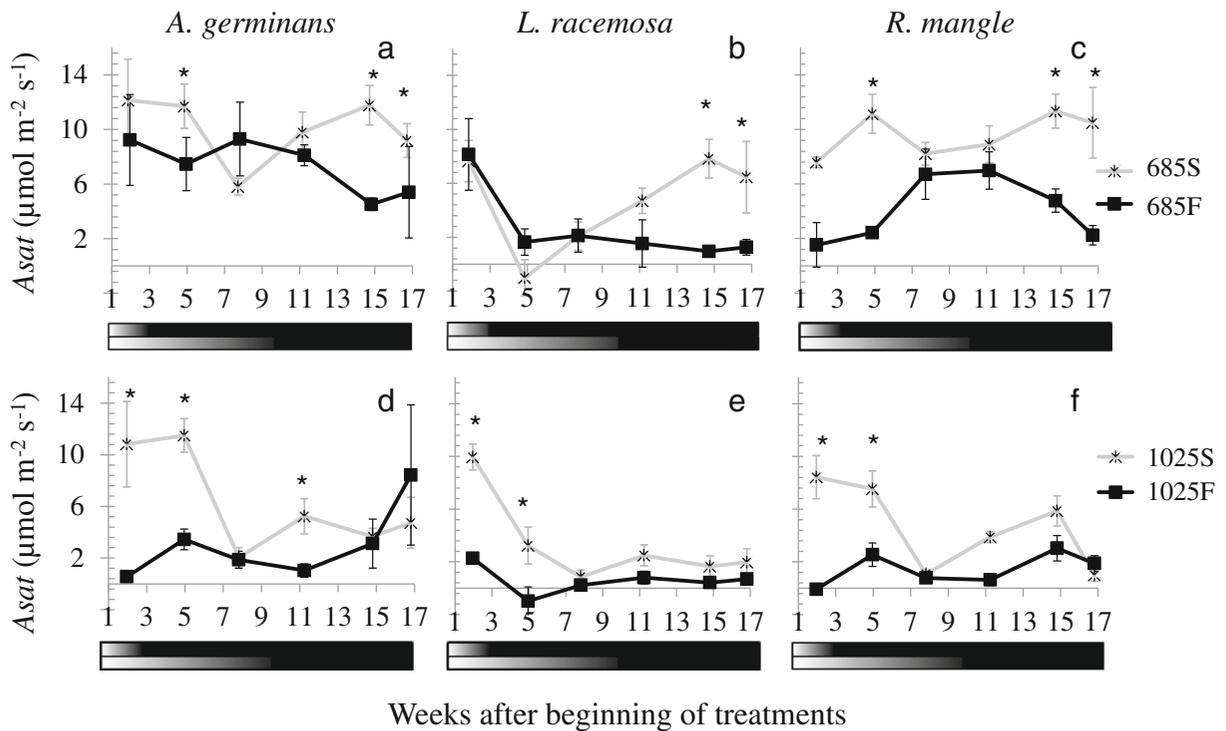


Fig. 4 Variations in carbon assimilation rate (A_{sat} , mean values with standard error bars) throughout the duration of the increasing salinity treatments for *A. germinans* (a, d), *L. racemosa* (b, e), and *R. mangle* (c, f). The white-to-black gradients below the horizontal

axes reflect the increase in salinity levels during the treatments, from 0 (white) to 685 mM (upper graphs) or 1,025 mM (lower graphs). Stars highlight significant differences in carbon assimilation rates between treatments

of salinity constraints could be: *L. racemosa* > *A. germinans* > *R. mangle*.

Effects of salinity levels

Our fast salinity increase treatment is the most similar to other experimental designs involving the application of constant salinity levels (Sobrado 1999a, 2005; Suarez and Sobrado 2000; Krauss and Allen 2003; Ye et al. 2005; Cardona-Olarte et al. 2006; Lopez-Hoffman et al. 2006; Suarez and Medina 2006). By and large, this treatment showed that the growth of the three studied species decreased when salinity was close to seawater or greater (Table 2).

For *A. germinans*, growth decreased at a slower rate than for the two other species, when the treatment salinity increased up to 1025 mM. This is a good illustration of the Avicenniaceae specialization for salt tolerance (Tomlinson 1986). This result is consistent with field observations of adult *A. germinans* monospecific stands occurring in areas where salinity exceeds 1025 mM (Imbert et al. 2000). Conversely, in agreement with the

findings of Cardona-Olarte et al. (2006), *L. racemosa* appears as the Neotropical mangrove species the most sensitive to salinity, exhibiting high mortality rates (55 %) and the lower growth traits, when salt concentration reaches 685 mM. This sensitivity to salt could be linked to the fact that LGE is strongly affected by salinity levels, and also to the low biomass allocation to roots—a trait that may reduce not only NaCl uptake but also water and nutrient uptake by the roots (Cardona-Olarte et al. 2006). The reduction of the SLA between 0 and 685 mM of salinity (144 versus 95 cm² g⁻¹) reflects leaf blade thickening (succulence) when plants are exposed to the salt treatment. Leaf succulence could also reduce water absorption by roots, as suggested by Sobrado (2007), since mesophyll thickness with longer extracellular and transcellular pathways may increase the resistance of the leaf blade to the water flux. The least salt-tolerant species *L. racemosa* was thus characterized by a greater plasticity regarding leaf traits (i.e., a wider range of variations in response to the treatments), and in particular a greater capacity to reduce leaf trait values, than both *R. mangle* and *A. germinans*.

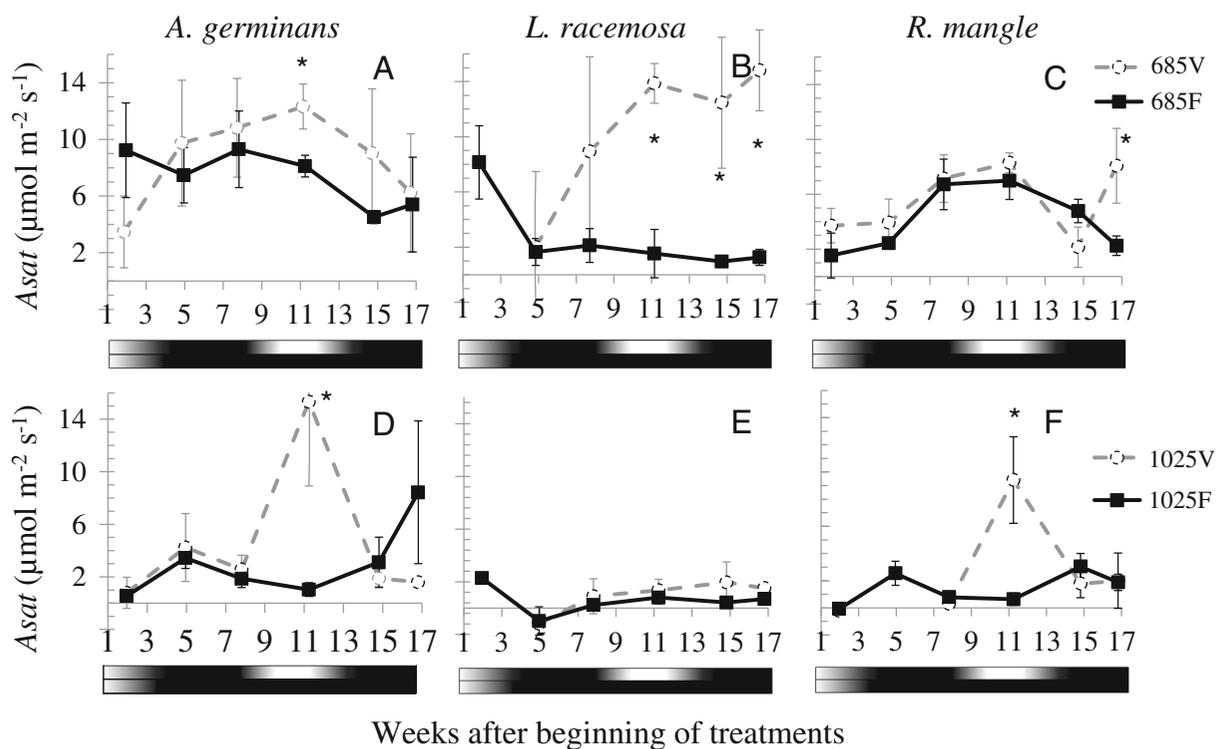


Fig. 5 Variations in carbon assimilation rate (A_{sat} , mean values with standard error bars) throughout the duration of the variable salinity treatments (*V*) and fast rate salinity increase treatments (*F*) for *A. germinans* (a, d), *L. racemosa* (b, e), and *R. mangle* (c, f). The white-to-black gradients below the horizontal axes reflect the

variations in salinity levels during the treatments, between 0 (white) and 685 mM (upper graphs) or 1,025 mM (lower graphs). Stars highlight significant differences in carbon assimilation rates between treatments

Concerning *R. mangle*, 685 mM salinity level had little effect on total biomass, LGR and WUE, confirming the findings of Cardona-Olarte et al. (2006) and Krauss and Allen (2003). In fact, the salinity range of 0–685 mM fits with the salinity levels measured in areas where healthy populations of *R. mangle* are observed (Imbert et al. 2000). Our results also show that this species' morphological and physiological traits were affected by hypersalinity (1025 mM), complying in this respect with the findings of Lopez-Hoffman et al. (2006). No mortality was recorded in *R. mangle*, even at salinity levels exceeding seawater. This result is interesting in that resistance (*sensu* Levitt 1972) to salinity greater than seawater is sparsely documented (Lopez-Hoffman et al. 2006; Lugo et al. 2007).

Effects of slow versus fast rates of salinity increase

Working on glycophytes, Amzallag et al. (1990) found that the mechanisms involved in salt tolerance in plants are highly sensitive to salinity increase rates, and that the

plants' capacity to survive high salinity concentrations is enhanced when there is an extended prior exposure to non-lethal NaCl concentrations. Applying two rates of salinity increase in an experiment allows us to discuss their impact on mangrove seedlings and the mechanisms involved in acclimation. A slower increase in salinity was less detrimental to the growth, leaf morphology and physiology of the seedlings of the three mangrove species than a faster increase.

At a salinity of 685 mM the slower salinity increase seems to induce a durably stimulating effect on the physiology of *A. germinans* because throughout the treatments A_{sat} remained generally higher in the slow compared to the fast treatment (Fig. 4a). Biomass production in *L. racemosa* was significantly higher in the slow than in the fast treatment, thanks to a greater total leaf area and a greater A_{sat} from week 11 onwards until the end of the experiment. The acclimation process of *L. racemosa* seedlings differed from that of *A. germinans* because *L. racemosa* needed a long period of time to develop an effective salt adaptation. Thus,

L. racemosa were very salt sensitive at the time of their first contact with salt, after which salt tolerance appeared as A_{sat} increased progressively from week 11 until the end of the experiment. In *R. mangle*, fast salinity increase did not affect total biomass, as in McKee (1995), and no morphological plasticity was found. This may be due to a possible role of storage of ions in excess by propagules, as it was described in *Avicennia marina* (Yan et al. 2007) and on a Rhizophoraceae species, *Kandelia candel*, by Wang et al. (2002). It seems however that this possible role of the hypocotyl failed to prevent A_{sat} from decreasing in conditions of fast-increasing salinity throughout the experiment (Fig. 4c).

At 1025 mM the salinity level in the soil was in itself more limiting than the rate of salinity increase, since in all species most of the functional traits measured and the mortality rates were equally affected at the end of the experiment, regardless of the F or S nature of the treatment. The rise of salinity from 0 to 1370 mM in 3 weeks applied to the *A. germinans* seedlings in the fast salinity increase treatment certainly induced a salt shock. Indeed, a 100 % mortality rate was observed in the 1370F treatment, against only 40 % in the 1370S treatment (Table 3). It thus appears that the more progressive increase in salinity over 10 weeks rather than 3 weeks enabled some individuals of *A. germinans* to acclimate to these hypersaline conditions. We suppose that genome expression in the salt tolerance of *A. germinans* needs some time to become efficient and to ensure the seedling's survival (Banzai et al. 2002).

Effects of salinity fluctuations

Despite the fact that in mangrove forests large spatial, seasonal, and temporal variations in groundwater salinity can be found, ranging from freshwater to hypersaline conditions (Ewe et al. 2007; Lambs et al. 2008; Wang et al. 2011; Bazihizina et al. 2012), only a small number of studies have investigated the effects of salinity fluctuations on mangrove species (Ball and Farquhar 1984; Lin and Sternberg 1993). According to Orcutt and Nielsen's (2000) hypothesis, plants may make use of windows of low salinity to survive in saline or hypersaline environments. Such opportunities may occur frequently during the dry season, especially in Caribbean mangroves, when periods of heavy showers may decrease for a while the process of salt concentration in the topsoil. Our results show that the ability of plants to take advantage of such events can differ from one

species to the next. The variable salinity treatments tested in this study (V treatments) affected mangrove seedling mortality, morphology, biomass, and physiology (Table 4) differently in each species.

A. germinans and *R. mangle* were unable to benefit from the freshwater window (equivalent mortality rates, biomass, LGR, and total leaf areas in 685V and 685F, Fig. 2). The 2 weeks' duration of the low salinity window thus appears to have been too short to allow these two species to take advantage of it and adjust their own plant production and morphological traits. *L. racemosa* produced significantly more leaves during the 0 mM salinity period in 685V than in the constant salinity treatment ($p < 0.001$, data not shown). This explains the greater total leaf area measured at the end of the experiment in the 685V treatment. The freshwater window also gave rise to leaves with the same characteristics than in the control group (i.e., same SLA $p = 0.09$, data not shown). The higher total leaf area and carbon assimilation rate achieved thanks to the freshwater window are thus probably responsible for the greater biomass and LGR recorded at the end of the experiment. *L. racemosa* thus displayed an opportunistic behaviour in fluctuating salinity conditions. We inferred that this less salt tolerant species could be the most resistant to salt fluctuations, due to the greater plasticity of its leaves regarding both their metabolism and their morphology. However, the 1025 mM salinity level seems too severe to allow *L. racemosa* to take advantage of the low salinity episode. Both salt resistant species *A. germinans* and *R. mangle* did not show enhanced growth performances in conditions of fluctuating salinity of moderate amplitude (0–685 mM). They only displayed a punctual increase in A_{sat} , when exposed to high amplitude fluctuations (0–1025 mM), that was linked to a punctual increase in the stomatal conductance, as Sobrado (1999b) concluded in a similar experiment. Lugo et al. (2007) also observed a massive shedding of leaves in *A. germinans* in Puerto Rico in response to new saline conditions. The shedding and production of new leaves could represent a very expensive strategy (Suarez 2003) that may explain the disrupted or delayed growth at the plant level of *A. germinans* in the 1025 V treatment. We confirm that the more salt sensitive species is also the more resistant to moderate salt fluctuations and that, in this respect, *L. racemosa* > *R. mangle* > *A. germinans*.

Conclusion

This study shows that young plants of two mangrove species (*A. germinans* and *L. racemosa*) benefit from having salinity delivered to their root zone gradually rather than in sharp rises. This result is important for further experiments dealing with salinity as it shows that mangrove species respond not only to different salinity concentrations but also to differences in how those salinity concentrations are administered. Thus, the way in which salinity concentration is reached has to be carefully designed and then discussed in the results.

This study also points out the fact that fluctuating salinities affect mangrove species differently than constant salinities. Taking into account the consequences of salinity fluctuations in the field is probably important for the better understanding of ecosystem productivity and biodiversity in the long term. Further investigations on these issues should be developed and taken into account in mangrove population models.

Acknowledgments We would like to thank Vanessa Virapin for the maintenance of the greenhouse and assistance during measurements and Jean Vaillant (UAG, statistics department) for his relevant comments on the statistical analyses. The experiments were financially supported by the Total Foundation. All the opinions, findings, and conclusions expressed are those of the authors and do not necessarily reflect the views of the Total foundation. We gratefully thank Anya Cockle for improving the English.

References

- Amzallag GN, Lerner HR, Poljakoff-Mauber A (1990) Induction of increased salt tolerance in *Sorghum bicolor* by NaCl pretreatment. *J Exp Bot* 41:29–34
- Ball MC (2002) Interactive effects of salinity and irradiance on growth: implications for mangrove forest structure along salinity gradients. *Trees Struct Funct* 16:126–139
- Ball MC, Farquhar GD (1984) Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*, to long term salinity and humidity conditions. *Plant Physiol* 74:1–6
- Banzai T, Hershkovits G, Katcoff DJ, Hanagata N, Dubinsky Z, Karube I (2002) Identification and characterization of mRNA transcripts differentially expressed in response to high salinity by means of differential display in the mangrove, *Bruguiera gymnorrhiza*. *Plant Sci* 162:499–505
- Bazihizina N, Barrett-Lennard EG, Colmer TD (2012) Plant growth and physiology under heterogeneous salinity. *Plant Soil* 354:1–19
- Biasutti M, Sobel AH, Camargo SJ, Creyts TT (2012) Projected changes in the physical climate of the Gulf Coast and Caribbean. *Clim Chang* 112:819–845
- Cai ZQ, Chen YJ, Bongers F (2007) Seasonal changes in photosynthesis and growth of *Zizyphus attopensis* seedlings in three contrasting microhabitats in a tropical seasonal rain forest. *Tree Physiol* 27:827–836
- Campbell JD, Taylor MA, Stephenson TS, Watson RA, Whyte FS (2011) Future climate of the Caribbean from a regional climate model. *Int J Climatol* 31:1866–1878
- Cardona-Olarte P, Twilley RR, Krauss KW, Rivera-Monroy V (2006) Responses of neotropical mangrove seedlings grown in monoculture and mixed culture under treatments of hydroperiod and salinity. *Hydrobiologia* 569:325–341
- Cheeseman JM (1988) Mechanisms of salinity tolerance. *Plant Physiol* 87:547–550
- Duke NC, Ball MC, Ellison JC (1998) Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Glob Ecol Biogeogr Lett* 7:27–47
- Dulorme M, Musseau O, Muller F, Toribio A, Ba A (2010) Effects of NaCl on growth, water status, N₂ fixation, and ion distribution in *Pterocarpus officinalis* seedlings. *Plant Soil* 327:23–34
- Elster C (2000) Reasons for reforestation success and failure with three mangrove species in Colombia. *For Ecol Manag* 131: 201–214
- Ewe SML, Sternberg LDSL, Childers DL (2007) Seasonal plant water uptake patterns in the saline southeast Everglades ecotone. *Oecologia* 152:607–616
- Feng YL, Auge H, Ebeling SK (2007) Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species. *Oecologia* 153:501–510
- Feng YL, Fu GL, Zheng YL (2008) Specific leaf area relates to the differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation, and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. *Planta* 228:383–390
- Flower JM (2004) Dérèglements durables de la dynamique de la végétation dans les mangroves des Petites Antilles : problèmes de régénération forestière après mortalité massive liée à des perturbations naturelles. Université des Antilles et de la Guyane, Pointe à Pitre, p 238
- Flower JM, Imbert D (2006) Recovery deficiency following tree mortality in mangroves of two Caribbean islands: field survey and statistical classification. *Wetl Ecol Manag* 14:185–199
- Hutchings P, Saenger P (1987) Ecology of mangroves. University of Queensland Press, St Lucia, Australia
- 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. *Restor Ecol* 8:230–236
- Krauss KW, Allen JA (2003) Influences of salinity and shade on seedling photosynthesis and growth of two mangrove species, *Rhizophora mangle* and *Bruguiera sexangula*, introduced to Hawaii. *Aquat Bot* 77:311–324
- Krauss KW, Ball MC (2013) On the halophytic nature of mangroves. *Trees Struct Funct* 27(1):7–11
- Krauss KW, Lovelock CE, McKee KL, Lopez-Hoffman L, Ewe SML, Sousa WPG (2008) Environmental drivers in mangrove establishment and early development: a review. *Aquat Bot* 89:105–127
- Lambs L, Muller E, Fromard F (2008) Mangrove trees growing in a very saline condition but not using seawater. *Rapid Commun Mass Spectrom* 22:2835–2843

- Levitt J (1972) Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York
- Lin G, Sternberg LD (1993) Effects of salinity fluctuation on photosynthetic gas exchange and plant growth of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *J Exp Bot* 44:9–16
- Lopez-Hoffman L, DeNoyer JL, Monroe IE, Shaftel R, Anten NPR, Martinez-Ramos M, Ackerly DD (2006) Mangrove seedling net photosynthesis, growth, and survivorship are interactively affected by salinity and light. *Biotropica* 38:606–616
- Lugo AE, Medina E, Cuevas E, Cintrón G, Laboy Nieves EN, Novelli YS (2007) Ecophysiology of a mangrove forest in Jobos Bay, Puerto Rico. *Caribb J Sci* 43:200–219
- McKee KL (1995) Interspecific variation in growth, biomass partitioning, and defensive characteristics of Neotropical mangrove seedlings—response to light and nutrient availability. *Am J Bot* 82:299–307
- Medina E, Cuevas E, Lugo A (2007) Nutrient and salt relations of *Pterocarpus officinalis* L. in coastal wetlands of the Caribbean: assessment through leaf and soil analyses. *Trees* 21:321–327
- Orcutt DM, Nielsen ET (2000) Physiology of plants under stress. John Wiley & Sons Inc., New York, NY, USA
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecol Monogr* 62:365–392
- Smith SM, Snedaker SC (2000) Hypocotyl function in seedling development of the red mangrove, *Rhizophora mangle* L. *Biotropica* 32:677–685
- Sobrado MA (1999a) Drought effects on photosynthesis of the mangrove, *Avicennia germinans*, under contrasting salinities. *Trees Struct Funct* 13:125–130
- Sobrado MA (1999b) Leaf photosynthesis of the mangrove *Avicennia germinans* as affected by NaCl. *Photosynthetica* 36:547–555
- Sobrado MA (2005) Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as affected by salinity. *Photosynthetica* 43:217–221
- Sobrado MA (2007) Relationship of water transport to anatomical features in the mangrove *Laguncularia racemosa* grown under contrasting salinities. *New Phytol* 173:584–591
- Spalding M, Kainuma M, Collins L (2010) World Atlas of Mangrove. ISME, ITTO
- Stahl C, Burban B, Wagner F, Goret JY, Bompoy F, Bonal D (2013) Influence of seasonal variations in soil water availability on gas exchange of tropical canopy trees. *Biotropica* 45:155–164
- Suarez N (2003) Leaf longevity, construction, and maintenance costs of three mangrove species under field conditions. *Photosynthetica* 41:373–381
- Suarez N (2005) Leaf construction cost in *Avicennia germinans* as affected by salinity under field conditions. *Biol Plant* 49:111–116
- Suarez N, Medina E (2006) Influence of salinity on Na⁺ and K⁺ accumulation, and gas exchange in *Avicennia germinans*. *Photosynthetica* 44:268–274
- Suarez N, Sobrado MA (2000) Adjustments in leaf water relations of mangrove (*Avicennia germinans*) seedlings grown in a salinity gradient. *Tree Physiol* 20:277–282
- Tomlinson PB (1986) The botany of mangroves. Cambridge University Press, Cambridge, 413
- Wang WQ, Ke L, Tam NFY, Wong YS (2002) Changes in the main osmotica during the development of *Kandelia candel* hypocotyls and after mature hypocotyls were transplanted in solutions with different salinities. *Mar Biol* 141:1029–1034
- Wang WQ, Yan Z, You S, Zhang Y, Chen L, Lin G (2011) Mangroves: obligate or facultative halophytes? A review. *Trees Struct Funct* 25:953–963
- Werner A, Stelzer R (1990) Physiological responses of the mangrove *Rhizophora mangle* grown in the absence and presence of NaCl. *Plant Cell Environ* 13:243–255
- Wright IJ, Westoby M (2001) Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* 127:21–29
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827
- Yan Z, Wang W, Tang D (2007) Effect of different time of salt stress on growth and some physiological processes of *Avicennia marina* seedlings. *Mar Biol* 152:581–587
- Ye Y, Tam NFY, Lu CY, Wong YS (2005) Effects of salinity on germination, seedling growth and physiology of three salt-secreting mangrove species. *Aquat Bot* 83:193–205

1 **Impact patterns of soil salinity variations on the survival rate, growth**
2 **performances and physiology of *Pterocarpus officinalis* seedlings**

3

4 Short running title: Impact of salinity variations on *Pterocarpus officinalis* seedlings

5

6 Felix Bompy¹, Daniel Imbert¹, and Maguy M. Dulormne^{1*}

7

8 ¹UMR ECOFOG - DYNECAR, Université des Antilles et de la Guyane, UFR des Sciences Exactes et
9 Naturelles, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe (F.W.I.), France

10 *Corresponding author TEL No: +690-563886; FAX No: +0590-483065, e-mail: mdulormn@univ-
11 ag.fr

12

13 Key words: Acclimation, leaf gas exchange, vegetative growth, NaCl salinity, chemical composition,
14 tropical swamp forest

15

16 Number of text pages: 20 including references

17 Number of tables: 5 and one supplemental table

18 Number of figures: 4

19 **Abstract**

20 **Key message** *Pterocarpus officinalis* is an opportunistic species able to 1) improve its acclimation
21 capacity if soil salinity increases slowly and 2) benefit to a freshwater episode.

22 *Abstract* One likely effect of global change is an increase of the amplitude of salt variations in the soil of
23 brackish coastal wetland forests. In the Antilles, such forests are dominated by the species *Pterocarpus*
24 *officinalis*. The study aimed to determine the effect of 3 salinity levels (freshwater, moderate and
25 hypersalinity – i.e. 0, 10 and 30 ‰, respectively) and 3 patterns of salinity variation (fast or slow salinity
26 increase, fluctuating salinity) on the growth and ecophysiology of *P. officinalis* seedlings. *P. officinalis*
27 proved tolerant to 10 ‰ salinity, even if at this salt concentration the water constraint altered the plant's
28 water status and reduced stomatal conductance. No impact of the pattern of salinity variation was
29 observed at 10 ‰. Seedlings were strongly affected by hypersalinity, but were able to acclimatize
30 efficiently and to improve their performances (higher survival, total biomass and photosynthesis) when
31 salinity increased slowly. In contrast to several halophytic species, young *P. officinalis* were also able to
32 take advantage of a freshwater episode on the longer term, certainly through leaf desalination associated
33 with enhanced photosynthesis and water use efficiency. Higher soil salinity and more intense dry seasons
34 in the context of climate change could affect the stand-level regeneration potential of *P. officinalis*
35 seedlings.

36

37 **Introduction**

38 Flooded forests occupy 1.5 million square km², i.e. 60 % of tropical wetlands (Lugo et al. 1990). These
39 forests perform key functions in the carbon and nitrogen biogeochemical cycles through peat formation,
40 contribute to the water quality downstream through sediment trapping (Ewel et al. 1998), and also harbour
41 high biodiversity. In the Caribbean, inundated forests include two types of ecosystems: mangroves in the
42 coastal intertidal areas, and swamp forests further inland and along rivers. Swamp forests occupy
43 approximately 3,000 ha in the Antilles, with 86 % of this in Guadeloupe. The Antillean swamp forest is
44 characterized by the dominance of a particularly flood-resistant tree species, *Pterocarpus officinalis* Jacq.
45 (Fabaceae), which contributes to 70 % to 95 % of the stem density and to 50 % to 90 % of the basal area
46 in these stands. *P. officinalis* grows in freshwater and brackish areas where salinity is comprised between
47 0 ‰ and 27 ‰. Basal areas and seedling densities are highest in freshwater areas. In contrast, in the
48 swamp forest-mangrove ecotone, where mean annual salinity exceeds 20 ‰, *P. officinalis* is found with
49 *Laguncularia racemosa* in mixed stands where its diameter, stem density and regeneration are
50 considerably poorer. In line with these field observations, seedlings grown *ex situ* at 20 ‰ of soil salinity
51 exhibited a 85-90 % decrease in total biomass as well as a high mortality rate (~ 70 % at 20 ‰, 20 % at 10
52 ‰, and 7 % at 0 ‰) according to data presented in Dulormne et al. (2010).

53 Extreme levels of salinity such as may be induced in the top-soil during exceptionally dry seasons or
54 after cyclic events such as storm surges (Malaizé et al. 2011) have yet undocumented effects on this
55 species' growth, leaf gas exchange and water status. Moreover, in the Caribbean, global circulation models
56 anticipate a reduction of annual rainfall and more extreme climatic events such as droughts (Campbell et
57 al. 2011; Biasutti et al. 2012), a situation that could lead to a faster rise of soil salinity during the dry
58 season. Seasonal precipitation patterns are moreover expected to change in amplitude, with drier dry
59 seasons and more frequent storm surge events, which decreased soil salinity. This change gives rise to
60 higher annual salinity levels and stronger seasonal fluctuations in soil salinity, which could affect the

61 species' physiology (Munns 2002; Cai et al. 2007; Cheeseman 2013; Bompy et al. 2014). In this context,
62 the salt stress acclimation capacity and ability to exploit short periods of low salinity may be keys to the
63 survival of *P. officinalis* (Orcutt and Nielsen 2000; Murata et al. 2012; Bompy et al. 2014).

64 The aim of this study is to analyse the effects of various patterns of salinity variations (fast or slow
65 increase in soil salinity, and salinity fluctuation) at both moderate (10 ‰) and high (30 ‰) salt
66 concentrations on *P. officinalis* seedlings. Mortality rate, plant morphology, leaf gas exchange (LGE), and
67 chemical composition of leaf blades are compared between the treatments at the end of the experiment,
68 and at different stages of the salinity variations experiment for LGE. Our findings highlight (i) the
69 ecophysiological mechanisms involved in the tolerance and hyper-sensitivity to salt stress in *P. officinalis*
70 during the fast or slow increases of salinity, and (ii) the capacity of the seedlings to opportunistically take
71 advantage of a short period of freshwater.

72 **Materials and methods**

73 Seedling production and experimental set-up

74 Recently fallen seeds of *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) were collected in the freshwater wetland forest of
75 the Golconde coastal plain (16°17' N, 61°31' W), in Guadeloupe, in October 2010. The seeds were placed
76 on damp peat during 1 week to germinate. The seedlings were then transferred to 4 L plastic pots with
77 drainage holes at the bottom (21 cm of diameter, 27 cm height) and filled with commercial peat (pH
78 (H₂O): 6; N: 120 mg l⁻¹; P₂O₅: 140 mg l⁻¹; K₂O: 160 mg l⁻¹ of peat). In greenhouse conditions, plants
79 received approximately 15 % of the incident sunlight, maximum photosynthetically active radiation of 350
80 μmol m⁻² s⁻¹ at midday and 12 h natural photoperiod. The relative air humidity and air temperature
81 variations between night and midday were ranged respectively between 50 and 99% (daily mean: 79%)
82 and 21.8 and 32.6 °C (daily mean: 27.5 °C). The seedlings were fertilized twice (at weeks 4 and 16 after
83 transplanting) with 300 ml of N, P, K, Cu, Fe, Mn, Mo, Zn nutrient solution (4, 6, 6, 0.002, 0.03, 0.01,
84 0.01, 0.002, respective percentages).

85 After 20 weeks, *P. officinalis* seedlings were selected and attributed to the 7 different treatments
86 according to a randomized design, using 10 individual replicates with similar heights and diameters per
87 group. One control treatment was kept irrigated with tap water (0 ‰), to comply with the optimal growing
88 conditions reported for *P. officinalis* (Dulormne et al. 2010; Rivera-Ocasio et al. 2007). The six remaining
89 treatments made up a factorial design (3x2) that included 3 dynamic variation patterns and 2 maximum
90 salinity levels (10 and 30 ‰, equivalent to 170 and 510 mM of NaCl, respectively) as presented in Fig. 1.
91 Dynamic salinity patterns involved differences in salinity increase speed or salinity variations over time.
92 In the first dynamic variation pattern, salinity increased slowly from zero to a maximum salinity level (10
93 or 30 ‰) over 10 weeks (S treatments). In the second, salinity increased at a faster rate, over 3 weeks only
94 (F treatments, Fig. 1 A). In the third, salinity levels fluctuated over the growing period with successively 3
95 weeks of salinity increase from 0 to 10 or 30 ‰, 5 weeks at the maximum salinity level, 2 weeks of
96 salinity decrease to 0 ‰, 2 weeks at 0 ‰, 3 weeks of salinity rise back to the maximum salinity level, and
97 finally 3 weeks at the maximum salinity level, i.e. until the end of the experiment (V treatments, see Fig. 1
98 B for details). This fluctuating salinity pattern simulates the occurrence of a marked rainy episode during
99 the dry season (Flower 2004). The slow salinity increase over two months is close to what can be
100 commonly observed in the field, whereas the fast salinity increase treatments re-create extremely harsh
101 dry conditions such as observed by Migeot and Imbert (2000) in a *P. officinalis* swamp forest, or similar
102 to what may be expected in the scope of climate change. For example, at 30 ‰, the tested salinity increase
103 rates equated to 0.4 and 1.4 g l⁻¹ d⁻¹ for the S and F treatments respectively. During the dry season in
104 natural swamp forests, salinity increase rates may reach 0.4 to 1.2 g l⁻¹ d⁻¹ (Rivera-Ocasio et al. 2007;
105 Bompoy 2013). Various rates of salinity increase have been tested in other controlled conditions
106 experiments. Rivera-Ocasio et al. (2007), for example, tested an instantaneous salinity increase on *P.*
107 *officinalis*, Dulormne et al. (2010) applied a progressive increase from 0.2 to 0.5 g l⁻¹ d⁻¹ to the same
108 species, and Suarez and Medina (2005, 2006) applied a 1.0 g l⁻¹ d⁻¹ increase in their experiment on
109 *Avicennia germinans*.

110 Each salinity treatment was identified by a code made up of a number indicating the maximum salinity
111 level reached during the treatment (10 versus 30) followed by a letter indicating the variation pattern
112 applied (*e.g.* 10F for fast salinity increase to 10 ‰). The total duration of the salinity treatments was 18
113 weeks. At the end of the experiment, the average salinity level to which the *P. officinalis* seedlings had
114 been exposed was 0 ‰ for the control group, 7, 9, 6 ‰ respectively for the 10S, 10F, 10V treatments, and
115 22, 28 and 19 ‰ respectively for the 30S, 30F and 30V treatments.

116 As in Dulormne et al. (2010) and Bompy et al. 2014, salinity was finely monitored on the basis of
117 preliminary tests that had indicated how much solution at a given salt concentration was necessary to
118 obtain the patterns of soil concentration shown in Fig 1. Salt solutions were prepared using tap water and
119 commercial raw marine salt without additives (Marsel, Zoutman Industries) containing 99% of NaCl. The
120 plants were watered three times a week with 250 ml of salt solution in each pot, and leacheates were
121 checked with a salinity (0-100 ± 1 ‰) hand-held refractometer (S/Mill-E Atago CO.,Ltd, Tokyo, Japan)
122 twice a week in 5 randomly chosen pots per salt treatment.

123 Plant measurements

124 At the beginning and at the end of the experiment, the total number of leaves and internodes was counted
125 on each seedling. At the end of the experiment, leaf production rate and leaf loss rate were calculated on
126 unbranched individuals by dividing the number of leaf scars and live leaves, on one hand, and leaves shed,
127 on the other hand, by the duration of the experiment, and then expressed on an annual basis.

128 Stem height was recorded at the beginning (H_i) and at the end of the experiment (H_f), and longitudinal
129 growth rate (*LGR* in %) was calculated for each individual by dividing the length gained by the stem over
130 the 18 week experiment by its initial height (%):

$$131 \quad LGR = (H_f - H_i) / H_i \times 100$$

132 At the end of the experiment, total leaf area for each individual was measured with a leaf area meter
133 (Li-3000C with Li-3050C transparent belt conveyor accessory, Li-Cor, NE, USA). The specific leaf area
134 (*SLA*) is the ratio between the surface area and the dry mass ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) of the youngest fully expanded
135 (YFE) leaf.

136 At the end of the experiment, each plant was separated into roots, stems and leaves. Dry matter (oven-
137 dried at 75°C during 72 h) was measured for 10 plants per treatment. Relative growth rate (*RGR*) was
138 based on shoot biomass, as measured at the end of the experiment (Sb_f) and as assessed at the beginning of
139 the treatment (Sb_i) (Hoffmann and Poorter 2002)). Initial biomass of the shoot (Sb_i) was estimated using
140 allometry between shoot length (H_i) and biomass, as calculated from 25 seedlings harvested before the
141 beginning of the salt treatments:

$$142 \quad Sb_i = 0.0452 H_i^{2.795} \quad R^2 = 0.93, n = 25$$

$$143 \quad RGR = (\ln Sb_f - \ln Sb_i) / \text{week}$$

144 The mortality rate (%) was calculated by considering as dead all individuals without leaves by the end
145 of the experiment.

146
147 During the experiment, leaf gas exchange (LGE) measurements were carried out on the YFE leaf 3, 5,
148 8, 11, 15 and 17 weeks after the beginning of the salt treatments (Fig. 1) using a portable photosynthesis
149 system (Ciras 2, PP System, MA, USA). We experimented that all measurements must be made between 9
150 a.m. and 13 p.m. to avoid the midday depression. The YFE leaf of 4 or 5 individuals per treatment were
151 selected. Each selected leaf was placed in a 1.7 cm^2 cuvette at ambient temperature ($29\text{-}31^\circ\text{C}$), 370 ppm
152 CO_2 concentration, $1,600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photosynthetic photon flux, and 23-27 mbar air humidity. Results
153 were expressed as net CO_2 assimilation rate (A_{sat}), stomatal conductance (g_s) at saturating light, and

154 intrinsic water use efficiency (*WUE*). *WUE* was calculated by dividing A_{sat} by g_s , with the result expressed
155 in μmol of CO_2 fixed by mol of H_2O lost. In the case of leaf-less individuals, the LGE was considered as
156 equal to zero.

157
158 Leaf blades were crushed to 200 μm for chemical analysis. Total C and total N were measured in dry
159 leaves using a CHN analyzer (NC 2100 Soil, CE Instruments, Italy). Total Na, P, Ca, Mg and K were
160 determined after mineralization and digestion by HCl. Total P was measured colorimetrically according to
161 the method proposed by Novozamsky et al. (1983) using a spectrophotometer (Cary 100, Varian, France).
162 Total Na, Ca, Mg and K were measured by atomic absorption spectrophotometry (AAFS 240, Varian,
163 France) as in Bandou et al. (2006). All chemical analyses were conducted on three plants per treatment.

164 Data analysis

165 Non-parametric statistics (Mann-Whitney and Kruskal-Wallis tests) were used to test responses to salinity
166 levels and salinity variations patterns. Mortality rates were compared between treatments with Fisher's
167 exact tests (Fig. 2). The effects of the various treatments on each trait (morphological traits, physiological
168 traits and leaf elemental contents) of Table 1 and Table 4 were compared using Mann-Whitney tests. The
169 effects of salinity levels or salinity variation patterns were tested with Kruskal-Wallis tests, respectively
170 pooling all variation patterns at a given salinity level or all salinity levels for a given variation pattern. All
171 statistical tests were performed with the R 2.12 statistical software (R Core Team 2012). Means and
172 standard errors are presented in the figures and tables.

173 **Results**

174 Mortality rate and seedling growth

175 Regarding seedling survival, no seedling mortality was recorded at 0 ‰ and 10 ‰ salinity levels. In
176 contrast, mortality rate was significant at 30 ‰ (Fig. 2). The various salinity variation patterns (F, S and
177 V) had different effects on seedling mortality at 30 ‰. The 30F treatment's brutal rise of soil salinity
178 caused the death of all plants in 8 weeks, i.e. well before the end of the experiment. The slower 30S
179 treatment resulted in the death of almost half the seedlings (44 ‰), whereas the fluctuating salinity
180 treatment (30V) was the one that produced the lowest mortality rate (10 ‰).

181 In line with the seedling mortality figures, the 30 ‰ salinity level was the only one that had a
182 significant detrimental impact on *P. officinalis* seedling development. At 0 ‰ and 10 ‰, total biomass,
183 *LGR*, total leaf area, *RGR*, internode number, leaf loss rate and *SLA* (Fig. 3, Table 1) remained equivalent,
184 whatever the salinity variation pattern applied (F, S or V). In contrast, the 30 ‰ salinity level resulted in a
185 mean reduction in biomass, *RGR* and total leaf area of 60 ‰, 100 ‰ and 85 ‰ respectively, in comparison
186 with the controls (Table 1). The salinity variation patterns to 30 ‰ significantly affected the biomass and
187 morphological development of the seedlings since the negative effects of the more brutal soil salinity
188 increase (30F) were more marked than those of the slower increase (30S). No significant differences were
189 observed between the 30S and 30V treatments regarding seedling growth, with the exception of *LGR*,
190 which, in the 30V treatment, reached twice the value obtained in the 30S treatment. *LGR* is a particularly
191 salt-sensitive growth trait in *P. officinalis* since it was the only variable affected and reacting to the
192 various salinity variation patterns at 10 ‰ salinity. On the other hand, *SLA* proved the most stable trait,
193 which remained the same overall whatever the salinity level and the salinity variation pattern applied.

194 Seedling ecophysiology

195 In agreement with the results concerning the seedlings' mortality and growth, A_{sat} was similar at 0 ‰ and
196 10 ‰ and the dynamic salinity variation patterns at 10 ‰ had no effect (Fig. 3 and Table 3). There was a
197 specific stomatal regulation response at 10 ‰, characterized by a significant 33 ‰ reduction of the

198 stomatal conductance associated with a 60 % increase of *WUE*. At 30 ‰, all ecophysiological traits were
199 significantly reduced. The fast salinity increase (30F) was the most impacting treatment when compared
200 with treatments S and V.

201 Acclimation to different patterns of salinity: LGE monitoring throughout the experiment

202 Leaf gas exchanges were measured at weeks 3, 5, 8, 11, 15 and 17. In the control and 10 ‰ salinity
203 groups, carbon assimilation increased steadily throughout the experiment in all three salinity variation
204 patterns, and A_{sat} rose from 3-6 to 12-13 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ over the 18 weeks (Fig. 4. A). *WUE* remained
205 unchanged throughout the F and S treatments (Fig. 4. C). However, a transitory and significant surge in
206 *WUE* was recorded during the non-saline period, between weeks 10 and 12, associated with a *g*s dip.

207 In the 30 ‰ experiments, A_{sat} values started by decreasing during 2 weeks in the case of 30F, and
208 during 4 weeks in the case of 30S. They remained low thereafter and kept under 4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig 4. B).
209 *WUE* also decreased, for the S and F treatments. When salinity abated in the 30V treatment, both A_{sat} and
210 *WUE* values increased briefly and significantly in comparison with the constant 30F treatment.

211 Chemical characteristics of leaf blades

212 The results of the elemental assay of total nitrogen, phosphorus, potassium, calcium, sodium and
213 magnesium are shown in Table 4. Leaf blade Na concentration displays the most marked response to the
214 increasing salinity of the substrate as it increases 100-fold between 10 ‰ and 30 ‰, reaching 1 % in the
215 blades of the hypersaline treatment plants, while it remained below 0.04 % at 0 ‰ and 10 ‰ salinity.
216 Whereas the Na content of leaf blades from the 0 ‰ and 10 ‰ treatment plants were equivalent, some
217 differences were recorded regarding the K/Na and Na/Ca ratios. The K/Na ratio was highest in the control
218 group, intermediate in the 10 ‰ group and lowest in the 30 ‰ group. The Na/Ca ratio was significantly
219 higher in the 10 ‰ treatment seedlings than in the controls. The 10V treatment seedlings displayed K
220 content and K/Na ratios respectively 2 and 4 times higher than the 10F treatment seedlings, while their Ca

221 content was 60 % lower. The 10V group also displayed higher P content (+ 45 %) and K/Na ratio (+100
222 %), and lower Ca content (-38%), than the 10S group. At 30 ‰, no significant difference in leaf blade
223 composition was found between the various salinity variation patterns.

224

225 **Discussion**

226 *P. officinalis* tolerance to salinity: chemical and water regulation

227 In nature, *P. officinalis* grows in freshwater wetlands and in brackish swamps (Saur et al. 1998; Imbert et
228 al. 2000; Medina et al. 2007; Migeot and Imbert, 2011). In our experiment, *P. officinalis* seedlings proved
229 tolerant to a moderate salt concentration of 10 ‰ since no significant effect was observed on survival rate,
230 total biomass production, carbon assimilation rate and most plant morphology traits (Table 2 and 5). This
231 10 ‰ salt tolerance confirm the findings of Medina et al. (2007) and Dulormne et al. (2010). Moreover,
232 comparisons of *P. officinalis*' relative growth rate (*RGR*) with that of other species (Table 5) show that in
233 this respect this species is similar to a native upland glycophyte species (*Randia aculeate*) and to native
234 mangrove species (*Laguncularia racemosa*, *Rhizophora mangle*) between 0 and 10 ‰ of soil salt
235 concentration. In this study, *P. officinalis* tolerance at 10 ‰ was explain by a low Na content (equal to the
236 control) in the leaf blades and to a capacity to maintain high K/Na ratios (> 1; Table 4), as documented in
237 non-halophytic species. Sodium concentration in leaf blades remains sufficiently low to allow optimum
238 metabolism, in term of carbon assimilation and growth, due to Na⁺ filtration upstream in the root, stem or
239 leaf rachis (Munns 2002; Medina et al. 2007; Dulormne et al. 2010). Moreover, a soil salinity of 10 ‰ did
240 not induce reductions in N, Ca, Mg and P, as is generally observed during salt stress (Parida and Jha
241 2010). Although in *P. officinalis* a 10 ‰ salinity does not affect morphology nor ion contents, it does
242 seem that it has an impact on the water status. Indeed, a salinity of 10 ‰ corresponds to a decrease of the
243 soil's osmotic potential (-1.1 MPa), which reduces soil water availability and may cause water stress. We

244 observed a decrease in stomatal conductance, which could be linked to this soil water deficit. Dulormne et
245 al. (2010) showed that a salinity of 10 ‰ affects the plant water status and leads to a diminution of the leaf
246 water potential. It thus appears that efficient mechanisms of regulation are used by the seedlings at 10 ‰
247 to avoid sodium ionic stress and water stress.

248 *P. officinalis* sensitivity to hypersalinity and to the rate of salinity increase

249 At 30 ‰, i.e. in hypersaline conditions for *P. officinalis*, *RGR* reduced to zero, and survival rate, total
250 biomass production and most of the morphological traits of the seedlings were strongly impacted. It thus
251 seems that *P. officinalis* is not tolerant to salinity levels at which seedling mangrove species such as *L.*
252 *racemosa* and *R. mangle* are still able to maintain high growth rates (Table 5). This agrees with field
253 observations, according to which the lowest basal areas and lowest stem densities of *P. officinalis* are
254 found in the most saline stations of the swamp forests, where it grows alongside *L. racemosa* (Imbert et al.
255 2000; Medina et al. 2007; Rivera-Ocasio et al. 2007; Migeot and Imbert, 2011).

256 The ecophysiological responses and the leaf abscission rate in *ex situ P. officinalis* seedlings enabled us
257 to better understand the effects of a 30 ‰ hypersaline environment on mortality and growth. Higher
258 mortality rate is linked to an acceleration in leaf abscissions. The loss of the entire foliage in the 30F
259 group seedlings resulted in the disruption of carbon fixation in the leaves and in the death of the seedlings
260 8 weeks after they were exposed to the hypersaline environment. The rate of leaf loss was on average six
261 times greater at 30 ‰ (30F: 32 leaves yr⁻¹) than at 0 ‰ and 10 ‰ (3 à 5 leaves yr⁻¹) and was not
262 compensated by a higher rate of leaf production (10 leaves yr⁻¹; Table 2). When salinity rose at a slow
263 pace, more than half the 30S seedlings were still alive after 8 weeks of exposition to 30 ‰ salinity, at the
264 end of the experiment. According to our estimations, these plants would probably have shed all their
265 leaves if the experiment had been prolonged 200 days, since the rate of leaf production was inferior to the
266 rate of leaf loss. The plant's survival thus depends on its capacity to keep its leaf production rate greater
267 than its rate of leaf loss. Some authors (Cheeseman, 1988; Munns 2002; Parida and Das 2005) have shown

268 that several glycophytes partition sodium in older leaves, which could serve as storage compartments until
269 the salt concentration eventually becomes so high it kills the cells and induces early abscission. As shown
270 by increase of sodium leaf contents in hypersaline treatments, *P. officinalis* seems adopted this strategy of
271 salt elimination, when the excess of sodium reaches the leaf blades during hypersaline periods.

272 Growth reduction is likely to be due to the lower A_{sat} (-88 %) and total leaf area (-85 %) observed at 30
273 ‰ as compared to the controls. The limitation of leaf gas exchange at 30 ‰ was linked to the toxic Na
274 accumulation in the leaf blade and to a perturbation in the ions uptake. The sodium concentration in the
275 seedling leaves of the hypersaline treatment reaches 100 times the levels found in the control group and in
276 the 10 ‰ salinity group (Table 4). *P. officinalis* does not have the capacity to maintain an active
277 photosynthetic machinery when the Na content of its leaf blades exceeds 1 %. These findings are in line
278 with those of Medina et al. (2007) and Dulormne et al. (2010), who documented an increase of the Na
279 content of leaf blades when salinity exceeded 10 ‰ in the environment. *P. officinalis*' sensitivity stands
280 out amidst mangrove species such as *A. germinans* and *L. racemosa*, which can maintain efficient
281 photosynthesis even when the Na content of their leaf blades reaches 1 % and 2 % respectively (Sobrado,
282 2005; Suarez and Medina, 2006). Hypersalinity also significantly affects nitrogen assimilation, as the
283 nitrogen content of leaf blades is 18 % lower in the hypersalinity group than in the control group. The
284 nitrogen-fixing bacteria of the genus *Bradyrhizobium* that are associated with *P. officinalis* roots are
285 relatively salt-sensitive (growth of strains, N₂ fixation and nodule formation all disrupted above 20 ‰,
286 Dulormne et al. 2010). In *P. officinalis*, the Ca content of leaf blades remains constant at all tested salt
287 concentrations. This contrasts with what is generally reported in many other species of brackish
288 environments, which display a drop in Ca content when salinity becomes too high (Tester and Davenport,
289 2003; Parida et al. 2004). More research on Ca absorption mechanisms could help to understand the
290 specific metabolism of *P. officinalis* regarding this element. The K/Na ratio remained above 1 at all times
291 (180 at 0 ‰, 39-160 at 10 ‰ and 4-5 at 30 ‰), regardless of the salt treatment applied, as in most
292 glycophytes. These results comply with those of Medina et al. (2007), who found that the leaf blades of *P.*

293 *officinalis* growing alongside *L. racemosa* in mixed stands displayed ratios above 20 for a mean annual
294 salinity of 15 ‰ to 20 ‰.

295 In our study, a slower rate of saline stress build-up allowed the seedlings to improve their resistance to
296 salt. This is in agreement with the results of Murata et al. (2012), they showed that seedlings that had been
297 submitted to osmotic stress (using polyethylene glycol) proved subsequently more resistant to saline
298 stress. The *P. officinalis* seedlings not only had higher survival rates, but also had functional leaves with
299 some carbon assimilation after 8 weeks at 30 ‰, whereas the CO₂ fixation of seedlings that had undergone
300 the more brutal salinity increase was down to zero after only 5 weeks at 30 ‰ salinity. This acclimation
301 period proved beneficial for their metabolism.

302

303 Acclimation, recovery and opportunism of seedlings during a freshwater episode

304 Only a few studies have investigated the effect of salinity fluctuations in swamp forests (Ball and
305 Farquhar 1984; Lin and Sternberg 1993; Bompuy et al. 2014). Several authors formulated the hypothesis
306 that some plants may take advantage of low salinity periods to survive in hypersaline habitats (Orcutt and
307 Nielsen 2000; Hogarth 2007; Lambs et al. 2008; Wang et al. 2011; Munns 2002). Our results obtained on
308 *P. officinalis* seedlings confirm this hypothesis. When soil salt concentration varies between 0 ‰ and
309 hypersalinity (30 ‰), the differences observed between the constant (30F) and variable (30V) treatments
310 are significant (Table 3). The temporary drop in salinity resulted in a significant increase in *P. officinalis*
311 growth performances. The positive effects of this low salinity period were also felt on the longer term, at
312 the end of the experiment, after the seedlings were again exposed to high salinity levels. The increase of
313 the carbon assimilation rate in *P. officinalis* was due to the improvement of the seedlings' water status, as
314 evidenced by the brief surge in stomatal conductance. Given that salt accumulation in the leaf blades
315 seems to affect A_{sat} directly, it is likely that the temporary drop in environmental salinity in the V
316 treatments led to a reduction of the salt content in the leaf blades. One of the mechanisms involved may be

317 the export of Na⁺ and Cl⁻ ions out of the leaves through the phloem, as described by Jeschke and Wolf
318 (1993), Munns (2002) and Lohaus (2007).

319 *P. officinalis* appears therefore as an opportunistic species, capable of taking advantage of a period of
320 low salinity, unlike *Rhizophora mangle* in Lin and Sternberg's (1993) study, which was adversely affected
321 by fluctuations of salinity. Fluctuating salinity could be more difficult to cope with than constant high
322 salinity levels for some species, in particular in the case of halophytes, due to the additional energy costs
323 of acclimation (Hogarth, 2007), as it is the case for *Avicennia germinans* (Bompy et al. 2014). Moreover,
324 saline stress resistance depends not only on the rate at which salinity increases (F versus S treatments), but
325 also, strongly, on the duration of the exposition.

326 **Conclusion**

327 This study shows that *P. officinalis* is more resistant to hypersaline conditions than may be gathered from
328 the existing literature. In the absence of a saline shock (a fast and brutal increase of salinity), *P. officinalis*
329 seedlings can survive some time and increase their chances of reaching a period of decreasing salinity
330 brought by the rain. As is generally the case in glycophytes, *P. officinalis* seedlings adopt an opportunistic
331 strategy as regards soil salinity, and they are quickly capable of maximizing their carbon assimilation rate
332 and their water use efficiency during low-salinity periods. The fact that *P. officinalis* is sometimes found
333 growing alongside mangrove species in mixed stands supports the hypothesis of an opportunistic
334 behaviour of this species at the seedling stage and its capacity to survive temporary hypersaline
335 conditions. Moreover, *P. officinalis* has the particularity of dealing with salinity in a way that recalls that
336 of glycophytes while including typical halophytic traits, i.e., incapacity to accumulate Na in leaf blade
337 cells (glycophytes), constant K concentration regardless of soil salinity (halophytes), K/Na ratio always
338 above 1 (glycophytes).

339 Taking into account the climatic forecast for the coming century, it appears justified to fear for the
340 persistence of the *P. officinalis* swamp forests flanking the mangroves. Higher mean salinity levels and
341 longer high-salinity periods will certainly hamper adequate regeneration in areas currently at the margin of
342 the species' ecological distribution. Development in areas upstream from these ecosystems should
343 anticipate this recoil and allow for the dissemination and distributional adjustment of *P. officinalis* stands.

344

345 **Acknowledgments**

346 This study was financially supported by the Total Foundation. We wish to thank Vanessa Virapin for her
347 technical assistance in carrying out measurements and Lucienne Desfontaine for the cation analyses at the
348 Institut National de la Recherche Agronomique of Guadeloupe (UR ASTRO). We are also grateful to
349 Anya Cockle for improving the English.

350

351 **References**

352 Alvarez-Lopez M (1990) Ecology of *Pterocarpus officinalis* forested wetlands in Puerto Rico. Forested
353 wetlands Pages 251-265 In: A. E. Lugo, M. M. Brinson, & S. Brown, (eds.), Ecosystems of the
354 World 15: Forested Wetlands. Elsevier Science Publishers B. V., Amsterdam.

355 Cheeseman JM (1988) Mechanisms of Salinity Tolerance. *Plant Physiol* 87:547-550

356 Cheeseman JM (2013) The integration of activity in saline environments: problems and perspectives.
357 *Functional Plant Biology* 40:759-774

358 Ball MC, Farquhar GD (1984) Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras*
359 *corniculatum* and *Avicennia marina*, to long-term salinity and humidity conditions. *Plant*
360 *Physiology* 74:1-6

361 Bandou E, Lebailly F, Muller F, Dulormne M, Toribio A, Chabrol J, Courtecuisse R, Plenchette C, Prin Y,
362 Duponnois R, Thiao M, Sylla S, Dreyfus B, Ba AM (2006) The ectomycorrhizal fungus
363 *Scleroderma bermudense* alleviates salt stress in seagrape (*Coccoloba uvifera* L.) seedlings.

- 364 Mycorrhiza 16 (8):559-565
- 365 Biasutti M, Sobel AH, Camargo SJ, Creyts TT (2012) Projected changes in the physical climate of the
366 Gulf Coast and Caribbean. *Climatic Change* 112 (3-4):819-845
- 367 Bischoff JM, Bukaveckas P, Mitchell MJ, Hurd T (2001) N storage and cycling in vegetation of a forested
368 wetland: Implications for watershed N processing. *Water, Air, and Soil Pollution* 128 (1-2):97-
369 114
- 370 Bompuy F, Lequeue G, Imbert D, Dulormne M (2014) Increasing fluctuations of soil salinity affect
371 seedling growth performances and physiology in three Neotropical mangrove species. *Plant and*
372 *soil* (in press).
- 373 Bompuy (2013) Approche écologique et écophysiological de l'effet des variations saisonnières sur la
374 croissance des arbres dans les forêts côtières inondables des Antilles. Université des Antilles et de
375 la Guyane, Pointe à Pitre p 322
- 376 Dulormne M, Musseau O, Muller F, Toribio A, Ba A (2010) Effects of NaCl on growth, water status, N-2
377 fixation, and ion distribution in *Pterocarpus officinalis* seedlings. *Plant and Soil* 327 (1-2):23-34
- 378 Cai ZQ, Chen YJ, Bongers F (2007) Seasonal changes in photosynthesis and growth of *Zizyphus*
379 *attopensis* seedlings in three contrasting microhabitats in a tropical seasonal rain forest. *Tree*
380 *Physiology* 27 (6):827-836
- 381 Campbell JD, Taylor MA, Stephenson TS, Watson RA, Whyte FS (2011) Future climate of the Caribbean
382 from a regional climate model. *International Journal of Climatology* 31 (12):1866-1878
- 383 Cardona Olarte P, Twilley RR, Krauss KW and Rivera-Monroy V (2006) Responses of neotropical
384 mangrove seedlings grown in monoculture and mixed culture under treatments of hydroperiod and
385 salinity. *Hydrobiologia* 569:325-341
- 386 English JP and Colmer TD (2011) Salinity and waterlogging tolerances in three stem-succulent halophytes
387 (*Tecticornia species*) from the margins of ephemeral salt lakes. *Plant and soil* 348:379-396
- 388 Ewe SML, Sternberg LDSL (2005) Growth and gas exchange responses of Brazilian pepper (*Schinus*
389 *terebinthifolius*) and native South Florida species to salinity. *Trees Structure and Function* 19
390 (2):119-128
- 391 Ewel KC, Twilley RR, Ong JE (1998) Different kinds of mangrove forests provide different goods and
392 services. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7 (1):83-94
- 393 Flower JM (2004) Dérèglements durables de la dynamique de la végétation dans les mangroves des Petites
394 Antilles : problèmes de régénération forestière après mortalité massive liée à des perturbations
395 naturelles. Université des Antilles et de la Guyane, Pointe à Pitre
- 396 Grattan SR, Grieve CM (1992) Mineral element acquisition and growth response of plants grown in saline
397 environments. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 38 (4):275-300

- 398 Hoffmann WA, Poorter H (2002) Avoiding bias in calculations of relative growth rate. *Annals of Botany*
399 90 (1):37-42. doi:10.1093/aob/mcf140
- 400 Hogarth PJ (2007) *The biology of mangroves and seagrasses*. Oxford University Press, New York
- 401 Imbert D, Bonheme I, Saur E, Bouchon C (2000) Floristics and structure of the *Pterocarpus officinalis*
402 swamp forest in Guadeloupe, Lesser Antilles. *Journal of Tropical Ecology* 16:55-68
- 403 Jeschke and Wolf (1993) Importance of mineral nutrient cycling for salinity tolerance of plants. *In*
404 *Towards the rational use of high salinity tolerant plants: Vol 1*, edited by H. Leith and A Al
405 Masoom, pp. 265 - 277.
- 406 Jonathan Migeot, Daniel Imbert (2011) Structural and floristic patterns in tropical swamp forests: A case
407 study from the *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) forest in Guadeloupe, French West Indies *Aquatic*
408 *Botany* 94 1-52
- 409 Krauss KW and Allen JA (2003) Influences of salinity and shade on seedling photosynthesis and growth
410 of two mangrove species, *Rhizophora mangle* and *Bruguiera sexangula*, introduced to Hawaii.
411 *Aquatic Botany* 77 (2003) 311–324
- 412 Krauss KW, Doyle TW, Howard RJ (2009) Is there evidence of adaptation to tidal flooding in saplings of
413 baldcypress subjected to different salinity regimes? *Environmental and Experimental Botany* 67
414 (1):118-126
- 415 Lambs L, Muller E, Fromard F (2008) Mangrove trees growing in a very saline condition but not using
416 seawater. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 22 (18):2835-2843
- 417 Lin G, Sternberg LdSL (1993) Effects of salinity fluctuation on photosynthetic gas exchange and plant
418 growth of the red mangrove (*Rhizophora mangle* L.). *Journal of Experimental Botany* 44 (1):9-16
- 419 Lohaus (2007) Interaction between phloem transport and apoplastic solute concentrations. *In*: Springerler
420 (ed) *The Apoplast of Higher Plants: Compartment of Storage, Transport and Reactions* pp 323-
421 336
- 422 Lugo AE, Brown S, Brinson MM (1990) Concepts in wetland ecology. *In*: Elsevier (ed) *Ecosystems of the*
423 *world*, vol 15. Elsevier, Amsterdam, p 33
- 424 Malaizé B, Bertran P, Carbonel P, Bonnissent D, Charlier K, Galop D, Imbert D, Serrand N, Stouvenot C,
425 Pujol C (2011) Hurricanes and climate in the caribbean during the past 3700 years BP. *Holocene*
426 21 (6):911-924
- 427 Medina E, Cuevas E, Lugo A (2007) Nutrient and salt relations of *Pterocarpus officinalis* L. in coastal
428 wetlands of the Caribbean: Assessment through leaf and soil analyses. *Trees - Structure and*
429 *Function* 21 (3):321-327
- 430 Migeot J (2010) Phénologie et variations spatiales de la croissance des peuplements à *Pterocarpus*
431 *officinalis* Jacq. dans la forêt marécageuse de Guadeloupe (Antilles Françaises). Université des

- 432 Antilles et de la Guyane, Pointe à Pitre
- 433 Migeot J, Imbert D (2010) Structural and floristic patterns in tropical swamp forests: A case study from
434 the *Pterocarpus officinalis* (Jacq.) forest in Guadeloupe, French West Indies. Aquatic Botany
435 94:1-8
- 436 Munns R (2002) Comparative physiology of salt and water stress. Plant, Cell and Environment 25 (2):239-
437 250
- 438 Murata N, Iwanaga F, Maimaiti A, Imada S, Mori N, Tanaka K, Yamanaka N (2012) Significant
439 improvement of salt tolerance with 2-day acclimatization treatment in *Elaeagnus oxycarpa*
440 seedlings. Environmental and Experimental Botany 77 (0):170-174
- 441 Nagelkerken I, Blaber SJM, Bouillon S, Green P, Haywood M, Kirton LG, Meynecke JO, Pawlik J,
442 Penrose HM, Sasekumar A, Somerfield PJ (2008) The habitat function of mangroves for
443 terrestrial and marine fauna: A review. Aquatic Botany 89 (2):155-185
- 444 Orcutt DM, Nielsen ET (2000) Physiology of plants under stress. Wiley, New York
- 445 Parida AK, Das AB (2005) Salt tolerance and salinity effects on plants: A review. Ecotoxicology and
446 Environmental Safety 60 (3):324-349
- 447 Parida AK, Das AB, Mitra B (2004) Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf
448 anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora*. Trees - Structure and Function 18 (2):167-174
- 449 Parida AK, Jha B (2010) Salt tolerance mechanisms in mangroves: A review. Trees - Structure and
450 Function 24 (2):199-217
- 451 Pearlstein SL, Felgera RS, Glenna EP, Harrington J, Al-Ghaneme KA and Nelsona SG (2012) Nipa
452 (*Distichlis palmeri*): A perennial grain crop for saltwater irrigation. Journal of Arid Environments
453 82:60–70
- 454 R Core Team (2012) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical
455 computing, Vienna, Austria
- 456 Redondo-Gómez S, Mateos-Naranjo E, Figueroa ME and Davy AJ (2010) Salt stimulation of growth and
457 photosynthesis in an extreme halophyte, *Arthrocnemum macrostachyum*. Plant biology 12(1):79-
458 87
- 459 Rivera-Ocasio E, Aide TM, Rios-Lopez N (2007) The effects of salinity on the dynamics of a *Pterocarpus*
460 *officinalis* forest stand in Puerto Rico. Journal of Tropical Ecology 23:559-568
- 461 Saint-Etienne L, Paul S, Imbert D, Dulormne M, Muller F, Toribio A, Plenchette C, Ba AM (2006)
462 Arbuscular mycorrhizal soil infectivity in a stand of the wetland tree *Pterocarpus officinalis* along
463 a salinity gradient. Forest Ecology and Management 232 (1-3):86-89
- 464 Saur E, Bonheme I, Nygren P, Imbert D (1998) Nodulation of *Pterocarpus officinalis* in the swamp forest

- 465 of Guadeloupe (Lesser antilles). *Journal of Tropical Ecology* 14 (6):761-770
- 466 Sobrado MA (2005) Leaf characteristics and gas exchange of the mangrove *Laguncularia racemosa* as
467 affected by salinity. *Photosynthetica* 43 (2):217-221
- 468 Stahl C, Burban B, Goret JY, Bonal D (2011) Seasonal variations in stem CO₂ efflux in the Neotropical
469 rainforest of French Guiana. *Annals of Forest Science* 68 (4):771-782
- 470 Suarez N (2005) Leaf construction cost in *Avicennia germinans* as affected by salinity under field
471 conditions. *Biologia Plantarum*, 49, 111-116.
- 472 Suarez N, Medina E (2005) Salinity effect on plant growth and leaf demography of the mangrove,
473 *Avicennia germinans* L. *Trees-Struct Funct* 19 (6):721-727
- 474 Suarez N, Medina E (2006) Influence of salinity on Na⁺ and K⁺ accumulation, and gas exchange in
475 *Avicennia germinans*. *Photosynthetica* 44 (2):268-274
- 476 Tester M, Davenport R (2003) Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany* 91
477 (5):503-527
- 478 Van Noordwijk M, Cerri C, Woomer PL, Nugroho K, Bernoux M (1997) Soil carbon dynamics in the
479 humid tropical forest zone. *Geoderma* 79 (1-4):187-225
- 480 Wang W, Yan Z, You S, Zhang Y, Chen L, Lin G (2011) Mangroves: Obligate or facultative halophytes?
481 A review. *Trees - Structure and Function* 25 (6):953-963

482 **Supporting information**

483 Additional supporting information may be found in the online version of this article.

1 **Figure captions**

2

3 **Fig. 1** Salinity variations over time in the case of fast and slow salinity increase (a) and fluctuating
4 salinity (b). The treatments are designated by a code made up of the maximum salinity level reached (10
5 or 30 ‰) and a letter indicating the type of salinity variation pattern applied: fast increase (F), slow
6 increase (S), or fluctuating (V). The arrows indicate when the leaf gas measurements were carried out.

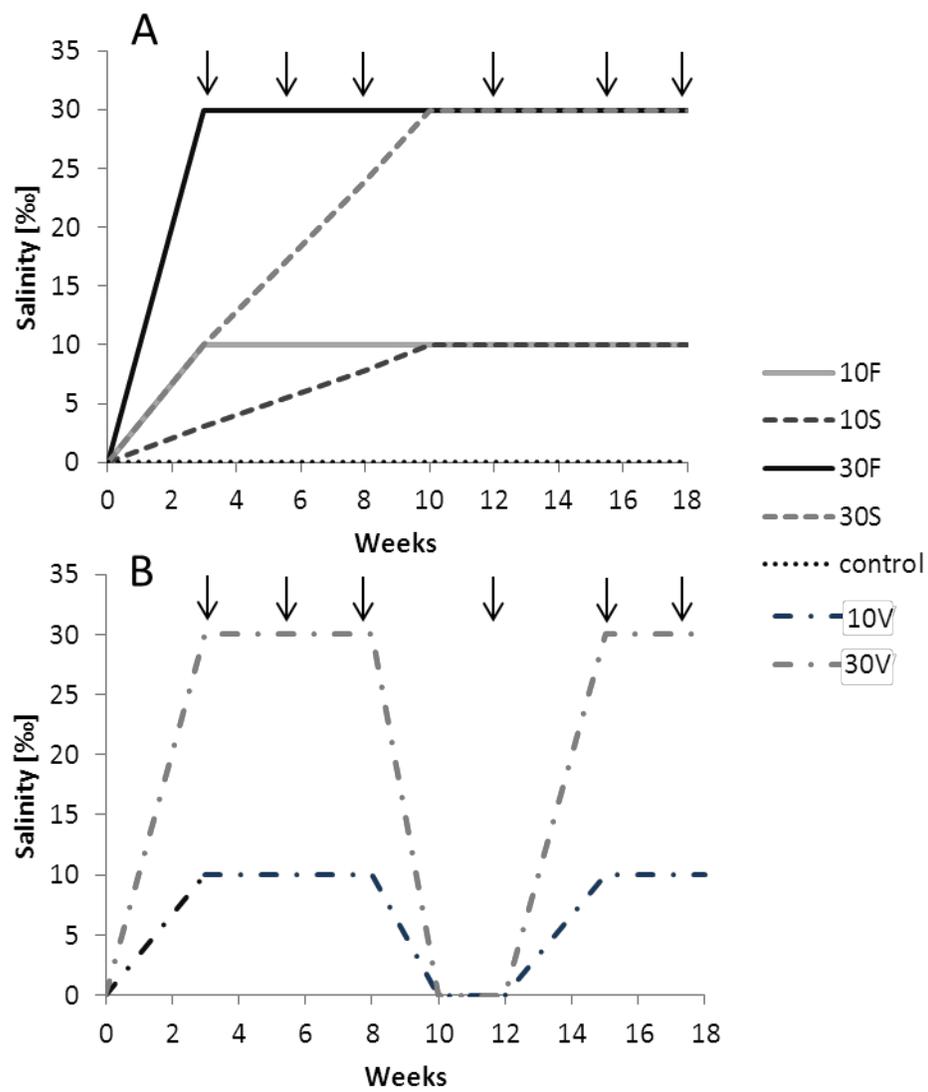
7 **Fig. 2** Effects of three salinity levels (0, 10 and 30 ‰) and three dynamic patterns of salinity variation
8 (fast F, slow S, or fluctuating V) on the mortality rate (in %). Significantly different ($p < 0.05$) treatment
9 results bear different letters.

10 **Fig. 3** Total biomass (A), longitudinal growth rate (B), total leaf area (C), carbon assimilation rate
11 (A_{sat} , D), stomatal conductance (g_s , E) and water use efficiency (WUE , F) in relation to the maximal
12 salinity used in the treatments. Error bars represent standard errors.

13 **Fig. 4** Kinetics of leaf gas exchange measurements for the carbon assimilation rate A_{sat} (A and B at 10
14 and 30 ‰ respectively), stomatal conductance (C and D at 10 and 30 ‰ respectively), and water use
15 efficiency (E and F at 10 and 30 ‰ respectively) throughout the fluctuating salinity treatments. The black
16 and white horizontal bars underneath the graphs represent the concurrent salinity variations from zero
17 (white) to maximum level (black). Statistical comparisons between treatments are presented in the
18 additional supporting information.

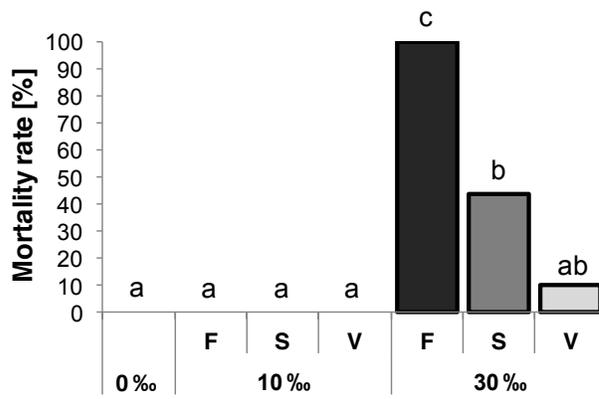
1

Fig. 1



2

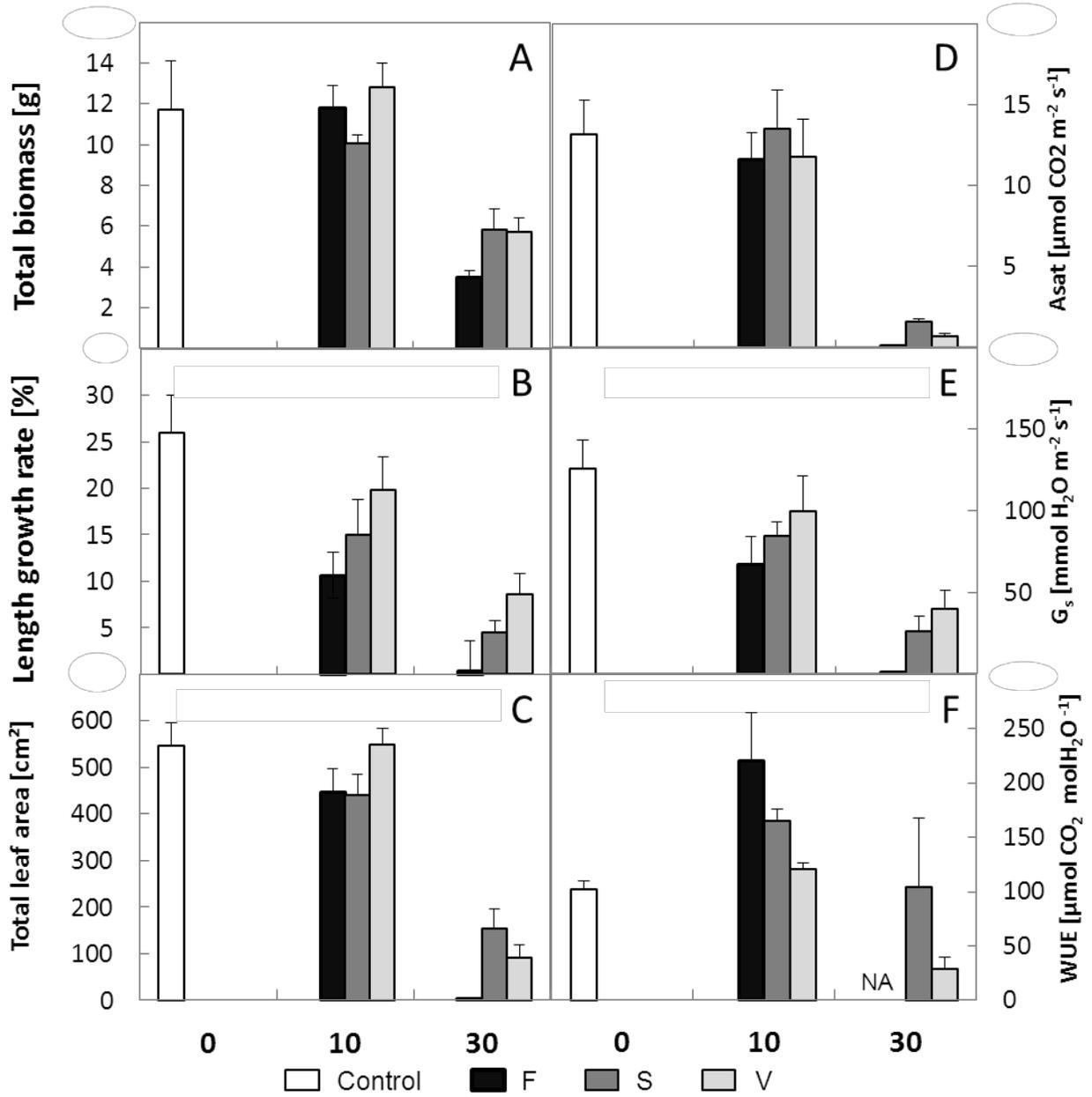
1 Fig. 2



2

3

1 Fig. 3

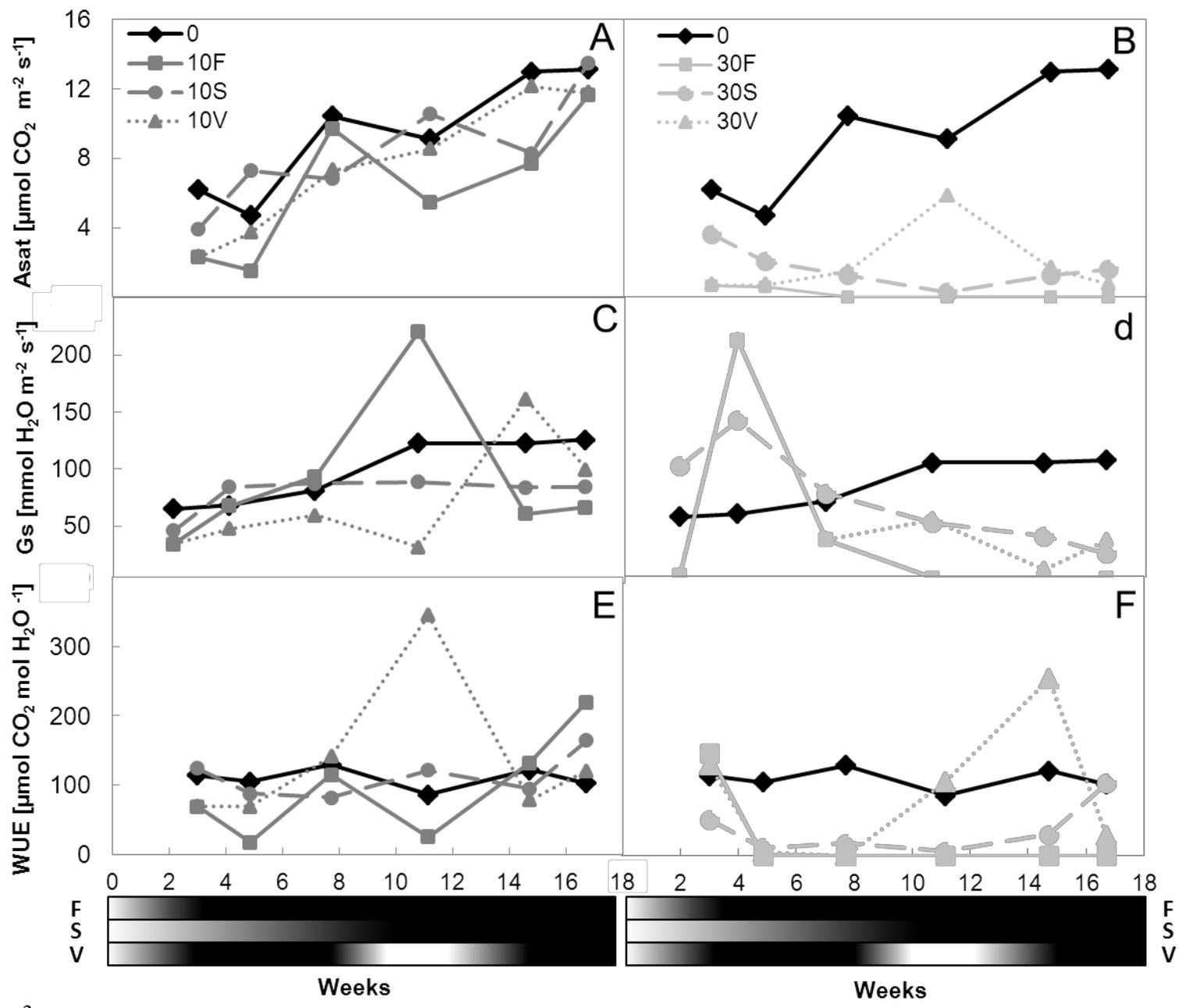


2

3

1 *Fig. 4*

2



3

1

2 **Table captions**

3 **Table 1** Effects of three salinity levels (0, 10 and 30 ‰) and three dynamic patterns of salinity
4 variation - fast increase (F), slow increase (S) or fluctuating (V) - on the growth performances of *P.*
5 *officinalis* seedlings measured at the end of the experiment. Values are expressed as mean \pm standard
6 error.

7

8 **Table 2** Effect of salinity on growth and ecophysiological traits at the end of the experiment (all
9 variation patterns pooled). Effects were tested with Kruskal-Wallis (0-10-30) and Mann-Whitney tests (0-
10 10, 0-30, 10-30).

11

12 **Table 3** Statistical results from Mann-Whitney tests to compare the effects of fast versus slow salinity
13 increase (F/S), fast increase versus fluctuating (F/V) and slow increase versus fluctuating (S/V) on plant
14 morphology and physiology at the end of the experiment.

15

16 **Table 4** Elemental composition of the youngest leaf blades (mean \pm standard error) of three *P.*
17 *officinalis* seedlings per treatment. No leaves were available for analysis in the case of the 30F treatment.

18

19 **Table 5** Relative growth rate of *P. officinalis* at three salinity levels, i.e. 0, 10 and 30 ‰ (RGR0,
20 RGR10, RGR30, respectively), compared to the rates observed in the literature for salt tolerant or
21 halophytic plants such as some mangrove species.

22

23 Additional Table: **Table 6** Effects of salinity levels and salinity variation patterns on carbon
24 assimilation rates (A_{sat}) and water use efficiency (WUE) of *P. officinalis* throughout the experiment.

1

2 *Table 1*

3

Traits	Control	10 ‰			30 ‰		
		F	S	V	F	S	V
Relative growth rate 10 ⁻²	2.4 ± 0.5 a	3.6 ± 0.3 a	2.3 ± 0.4 a	3.7 ± 0.4 a	-2.1 ± 0.5 b	0 ± 0.6 c	0.3 ± 0.5 c
Internodes count (number)	20.4 ± 0.4 a	23.3 ± 1.1 b	21.2 ± 1.2 ac	17.9 ± 0.9 bc	17.5 ± 0.9 b	19.1 ± 0.7 ab	19.8 ± 0.8 ab
Leaves production rate (number year ⁻¹)	17.8 ± 6.4 a	14.1 ± 7.4 ab	10.9 ± 2.4 a	7.8 ± 1.5 b	10.2 ± 5.7 ab	2.3 ± 0.6 c	4.2 ± 1.2 c
Leaves loss rate (number year ⁻¹)	4.8 ± 2.7 a	6.2 ± 4.7 a	3.7 ± 2.0 a	2.4 ± 2.5 a	32.2 ± 3.2 b	14.9 ± 4.6 c	22.6 ± 3.8 c
Specific leaf area (cm g ⁻¹)	204 ± 10 ab	184 ± 4 b	191 ± 9 ab	230 ± 16 a	0 ± 0 c	204 ± 12 ab	214 ± 16 ab

4 Values are expressed as mean ± standard error. Significant differences ($p < 0.05$) between species are indicated by different letters.

1 Table 2

2

Traits	0-10-30		0-10		0-30		10-30		
	χ	p	W	p	W	p	W	p	
Growth	Total biomass	43.1	***	161	ns.	282	***	838	***
	Length growth rate	23.1	***	186	*	228	***	600	***
	Internodes count	5.5	ns	143	ns.	200	ns	571	*
	Total leaf area	47.6	***	182	ns.	289	***	852	***
	Leaves production rate	19.8	***	132	ns.	173	***	422	***
	Leaves loss rate	27.7	***	105	ns.	24	**	54	***
	Specific leaf area	1.3	ns.	49	ns.	27	ns.	53	ns.
Ecophysiology	Carbon assimilation rate	19.7	***	56	ns.	60	***	149	***
	Stomatal conductance	15.9	***	72	*	57	**	135	**
	Water use efficiency	17.5	***	5	**	54	*	136	**

3 Symbols denote level of significance of the *p* value ($p > 0.05$: ns ; $0.05 > p > 0.01$: * ; $0.01 > p > 0.001$: ** ;

4 $0.001 > p$: ***).

5

6

1

2 *Table 3*

3

Traits	n	F/S		F/V		S/V		
		10	30	10	30	10	30	
Morphology	Total biomass	10	ns.	~	ns.	**	~	ns.
	Length growth rate	10	ns.	ns.	ns.	*	ns.	ns.
	Internodes count	10	ns.	ns.	**	~	*	ns.
	Total leaf area	10	ns.	**	ns.	**	~	ns.
	Leaves production rate	10	ns.	ns.	ns.	*	*	ns.
	Leaves loss rate	10	ns.	*	ns.	*	ns.	ns.
	Specific leaf area	5	ns.	*	*	*	~	ns.
Physiology	Carbon assimilation rate	5	ns.	*	ns.	*	ns.	ns.
	Stomatal conductance	5	ns.	*	ns.	*	ns.	ns.
	Intrinsic water use efficiency	5	ns.	NA	ns.	NA	**	ns.

4

5 Comparisons are made at 10 % and at 30 %. Symbols represent levels of significance ($p > 0.05$: ns ;

6 $0.05 > p > 0.01$:* ; $0.01 > p > 0.001$:** ; $0.001 > p$:***).

1 *Table 4*

2

Element	Control	10			30		
		F	S	V	F	S	V
C (%)	45.3 ± 0.4 a	43.7 ± 1 ab	46.1 ± 0.3 a	46.6 ± 0.2 a	NA	42.0 ± 0.8 b	44.1 ± 2.1 ab
N (%)	3.0 ± 0.1 a	2.8 ± 0.1 a	3.0 ± 0.1 a	2.9 ± 0.2 ab	NA	2.4 ± 0.1 b	2.5 ± 0.3 ab
C/N	15.2 ± 0.6 a	15.4 ± 0.6 a	15.6 ± 0.6 a	16.4 ± 1.3 a	NA	17.3 ± 1.1 a	18.0 ± 1.5 a
P (%)	0.2 ± 0 a	0.3 ± 0.1 abc	0.2 ± 0.0 ab	0.3 ± 0.0 c	NA	0.2 ± 0.0 abc	0.2 ± 0.0 abc
K (%)	2.0 ± 0.1 a	1.2 ± 0.2 b	1.7 ± 0.1 ab	2.2 ± 0.1 a	NA	2.3 ± 0.4 ab	2.2 ± 0.2 a
Ca (%)	2.9 ± 0.1 a	4.6 ± 0.7 b	2.8 ± 0.3 a	1.7 ± 0.1 c	NA	2.8 ± 0.3 a	2.1 ± 0.9 abc
Na (%)	0.01 ± 0.00 a	0.04 ± 0.01 a	0.02 ± 0.01 a	0.02 ± 0.00 a	NA	1.14 ± 0.44 b	1.04 ± 0.64 b
Mg (%)	0.4 ± 0.0 ab	0.4 ± 0.1 ab	0.3 ± 0.0 a	0.3 ± 0.0 a	NA	0.4 ± 0.0 b	0.3 ± 0.1 ab
K/Na	180 ± 56 a	39 ± 10 b	77 ± 17 b	160 ± 47 a	NA	3 ± 1 c	5 ± 3 c
Na/Ca	0.00 ± 0.00 a	0.01 ± 0.00 ab	0.01 ± 0.00 b	0.01 ± 0.00 b	NA	0.45 ± 0.2 c	0.53 ± 0.22 c

3 Letters figure statistical groups of treatments for an element.

4

1

2 *Table 5*

3

Species	RGR0	RGR10	RGR30	Reference
<i>Pterocarpus officinalis</i>	0.024	0.033	0.000	Present study
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	0.25	0.315		Redondo-Gomez et al (2010)
<i>Avicennia germinans</i>	0.056	0.042		Suarez (2005)
<i>Avicennia germinans</i>	0.096		0.105	Personal data
<i>Bruguiera sexangula</i>	0.011	0.014	0.010	Krauss and Allen (2003)
<i>Distichlis palmeri</i>	0.49	0.49	0.28	Pearlstein et al (2012)
<i>Laguncularia racemosa</i>	0.042	0.039		Ewe and Sternberg (2005)
<i>Laguncularia racemosa</i>		0.037	0.035	Cardona Olarte et al (2006)
<i>Laguncularia racemosa</i>	0.052		0.047	Personal data
<i>Randia aculeata</i>	0.023	0.046		Ewe and Sternberg (2005)
<i>Rapanea punctata</i>	0.074	0.067		Ewe and Sternberg (2005)
<i>Rhizophora mangle</i>	0.022	0.023	0.010	Krauss and Allen (2003)
<i>Rhizophora mangle</i>		0.018	0.016	Cardona Olarte et al (2006)
<i>Rhizophora mangle</i>	0.056	0.079		Personal data
<i>Schinus terebinthifolius</i>	0.023	0.017		Ewe and Sternberg (2005)
<i>Tecticornia pergranulata</i>	0.21	0.175		English and Colmer (2011)

4

5

1 *Table 6*

2

		Weeks after treatments beginning													
		3		5		8		11		15		17			
		<i>A_{sat}</i>	<i>WUE</i>	<i>A_{sat}</i>	<i>WUE</i>	<i>A_{sat}</i>	<i>WUE</i>	<i>A_{sat}</i>	<i>WUE</i>	<i>A_{sat}</i>	<i>WUE</i>	<i>A_{sat}</i>	<i>WUE</i>		
Salinity effect	0-10-30	ns	ns.	**	***	***	**	**	ns.	***	ns.	***	***		
	0 - 10	ns.	ns.	ns.	ns.	ns	ns.	ns.	ns.	ns	ns.	ns.	***		
	0 - 30	*	ns.	*	***	**	**	*	ns.	**	ns.	***	*		
	10-30	ns.	ns.	**	***	***	***	**	*	***	ns.	***	**		
Variation pattern effect	F-S-V	*	ns.	*	ns	ns.	ns	ns.	ns	ns.	*	ns.	*		
	F - S	10	ns.	ns.	**	**	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	
		30	*	ns.	ns.	ns.	*	ns.	**	NA	**	NA	**	NA	
	F - V	10	ns.	ns.	ns.	*	ns.	ns.	ns	**	**	ns.	ns.	*	
		30	ns.	ns.	ns.	ns.	ns	ns.	*	NA	*	NA	*	NA	
	S - V	10	ns.	ns.	ns	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	**	
30		*	ns.	ns.	ns.	ns.	ns.	*	*	ns.	*	ns.	ns.		

3

4 Symbols represent levels of significance ($p > 0.05$: ns; $0.05 > p > 0.01$:*; $0.01 > p > 0.001$:**; $0.001 > p$:***)

5

