

**INRA**



## **STOCKAGE DE CARBONE DANS LA BIOMASSE AERIENNE EN FORET TROPICALE HUMIDE GUYANAISE**



**Stage du 25 Janvier au 12 Juin 2006**  
**2<sup>ème</sup> ANNEE MASTER RECHERCHE FORET, AGRONOMIE, GENIE DE**  
**L'ENVIRONNEMENT, mention Agriculture, Forêt, Ecosystèmes, Environnement,**  
**option Ecosystèmes forestiers**  
**Année 2005-2006**

Stagiaire :  
Gaëlle ROLLAND

Maître de stage :  
Dr. Damien BONAL  
Ecophysiologie forestière  
INRA Kourou- UMR Ecofog  
Guyane Française

Tuteur :  
Pr. Pierre DIZENGREMEL  
Université Henry Poincaré  
Nancy

## REMERCIEMENTS

Je tiens tout particulièrement à remercier :

**Damien Bonal** pour m'avoir confié un travail valorisant, pour sa disponibilité et son envie de transmettre.

**Jean –Yves Goret, Réginaldo De Jesus, Jean Payet, Anne-Sophie Sergent** qui ont été de très bons compagnons de terrain avec qui les journées de travail étaient un plaisir.

**Pascal Petrolini** pour son aide précieuse à la détermination botanique.

**Marion Echard** pour m'avoir consacré du temps et pour son aide précieuse. Les routines sous R qu'elle a mises en place avec ses collègues de l'ONF et du CIRAD sont d'excellents outils de travail qu'elle m'a permis d'utiliser.

**Mériem Fournier** pour l'accueil que j'ai eu au sein de l'UMR Ecofog.

**Pr Dizengremel** pour sa disponibilité et ses conseils ainsi que toutes les personnes de l'Université de Nancy qui m'ont aidée à mener à bien ce projet.

**Carole Legrand** qui m'a aiguillée dans mes recherches documentaires et pour sa générosité.

**Louise Bolore, Noëlle Morieux** pour leur gentillesse et leur serviabilité.

**Lilian Blanc et Jérôme Chave** pour avoir partagé avec moi leurs résultats.

Mes colocatrices **Sophie, Morgane, Maïlin, Laetitia** qui m'ont beaucoup appris sur moi-même et avec qui j'ai passé de très bons moments.

**Ma famille et mes amis** qui croient en moi, me soutiennent à chaque instant et que j'aime profondément.

Toutes les personnes avec qui j'ai partagé des moments aussi simples qu'agréables.

Je dédie ce travail à **Loïc**. Tu es ma plus grande force mais aussi ma plus grande faiblesse. Chaque moment passé avec toi est une promesse de bonheur à deux et j'espère bientôt à trois, quatre, cinq...

*« Fais de ta vie un rêve et d'un rêve une réalité. »  
Saint- Exupéry*

## **Résumé :**

Les forêts tropicales humides sont actuellement considérées comme des puits de carbone. Notre étude porte sur la forêt tropicale humide non perturbée du dispositif « Guyaflux » en Guyane Française. Les résultats de production nette de l'écosystème obtenus grâce à la méthode des corrélations turbulentes suggèrent que la forêt a stocké 1,14 Tc/ha/an entre 2004 et 2006. Nous avons cherché à mettre en évidence si une partie de ce carbone pouvait être accumulé dans la biomasse aérienne. Des mesures de circonférence des arbres (>10 cm de diamètre) sur dix carrés (10×0,49ha) dans la zone de mesure de la tour ont permis d'estimer la biomasse aérienne à l'aide d'une relation allométrique en 2004 et 2006. Les résultats indiquent qu'au cours de cette période, la forêt a stocké 0,42 Tc/ha/an dans sa biomasse aérienne. Nous avons observé une très grande variabilité entre les carrés au niveau de la structure forestière et du bilan de biomasse. Cette variabilité n'a pas encore pu être mise en relation avec des types de sol différents puisque notre étude ne porte que sur deux ans de mesures et deux ou trois carrés par type de sol. Par contre, elle est probablement liée à des phases sylvigénétiques différentes. La variabilité dans le bilan de biomasse s'explique en grande partie par une grande variabilité de la perte de biomasse par mortalité à priori très liée au hasard des chablis. Les gains de biomasse par croissance et recrutement sont peu différents entre les carrés. La croissance seule contribue à 95% des gains de biomasse. Le stockage de carbone dans la biomasse peut être dû soit à l'augmentation de la concentration atmosphérique de CO<sub>2</sub>, soit à des perturbations anciennes de cette forêt comme des paléoincendies.

Mots-clé : Bilan de carbone, Forêt tropicale humide, Guyane française, Biomasse aérienne, Variabilité spatiale, Sylvigénèse

## **Abstract :**

Moist tropical forests are considered as carbon sinks. Our study occurs in the undisturbed old-growth tropical forest of Guyaflux in French Guiana. Results of net ecosystem production given by Eddy covariance method, suggest that the forest has stocked 1,14Tc/ha/yr. One part has gone in soil, the other in aboveground biomass. Measurements of trees (>10 cm in diameter) on ten plots (10×0,49ha) in the footprint of the flux-tower give us an estimation of aboveground biomass with allometric relations in 2004 and 2006. Results show that forest has stocked 0,42 Tc/ha/yr in its aboveground biomass during this period. We observed a variability between stands in forest structure and biomass balance. We need complementary studies to state if there is a soil effect. On the other hand, this variability is probably linked with different levels of sylvigenetic processes. Variability in biomass balance between stands is mainly correlated with a variability in the loss of biomass by mortality due to hazards. Gains of biomass by growth and recruitment are not very different between stands. Growth explains 95% of gains of biomass. Storage of carbone in biomass can be either due to increase of CO<sub>2</sub> atmospheric concentration or due to old disturbs like old forest fires.

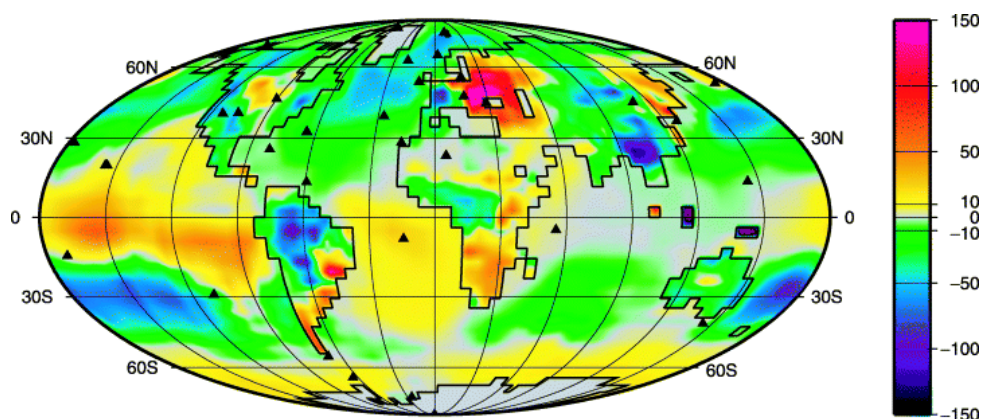
Key words: Carbon balance, Tropical rain forest, Aboveground biomass, Spatial variability, Sylvigenetic processes.

<b>1</b>	<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>MATERIEL ET METHODES.....</b>	<b>4</b>
2.1	LIEUX D'ETUDE ET DISPOSITIF.....	4
2.1.1	<i>La Guyane Française (Barret 2001).....</i>	4
2.1.2	<i>Paracou et Guyaflux.....</i>	5
2.2	METHODES.....	6
2.2.1	<i>Approche biométrique.....</i>	6
2.2.2	<i>Approche micro météorologique : Rappel du principe de la méthode des corrélations turbulentes pour mesurer les flux de carbone en l'écosystème et l'atmosphère (Aubinet et al. 2000).....</i>	8
2.3	CONFRONTATION DES RESULTATS OBTENUS AVEC LES DEUX METHODES.....	9
<b>3</b>	<b>RESULTATS.....</b>	<b>10</b>
3.1	STRUCTURE DES PEUPELEMENTS DES CARRÉS GUYAFLUX EN 2004.....	10
3.1.1	<i>Densité des arbres par carrés en 2004.....</i>	10
3.1.2	<i>Surface terrière par carrés en 2004.....</i>	10
3.1.3	<i>Biomasse par carrés en 2004.....</i>	11
3.1.4	<i>Structure diamétrique par carrés en 2004 et 2006.....</i>	11
3.1.5	<i>Densité moyenne du bois sec en 2004 et 2006.....</i>	12
3.1.6	<i>Etude botanique.....</i>	13
3.2	BILAN DE BIOMASSE.....	13
3.2.1	<i>Bilan de biomasse aérienne entre 2004 et 2006 par carrés.....</i>	13
3.2.2	<i>Composantes du bilan de biomasse entre 2004 et 2006 par carrés.....</i>	14
3.2.3	<i>Bilan de biomasse par type de sol entre 2004 et 2006.....</i>	16
3.2.4	<i>Composantes du bilan de biomasse par type de sol entre 2004 et 2006.....</i>	16
3.3	RELATION ENTRE VARIABLES DECRIVANT LA STRUCTURE DE LA COMMUNAUTE ET LE BILAN DE BIOMASSE (ANALYSE EN COMPOSANTE PRINCIPALE).....	17
3.4	CONFRONTATION DES RESULTATS DES DEUX METHODES.....	18
<b>4</b>	<b>DISCUSSION.....</b>	<b>19</b>
<b>5</b>	<b>CONCLUSION.....</b>	<b>22</b>
<b>6</b>	<b>BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>22</b>
<b>7</b>	<b>ANNEXES.....</b>	<b>24</b>
7.1	ANNEXE 1.....	1
7.2	ANNEXE 2.....	2

# 1 Introduction

Le dioxyde de carbone présent dans l'atmosphère est un gaz à effet de serre. L'augmentation de sa concentration d'origine anthropique est en partie responsable du réchauffement actuel de la planète. Selon le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (2000), l'utilisation des combustibles fossiles et la production de ciment émettent  $6,3 \pm 0,6$  Gt/an de carbone et les changements d'utilisation des terres (déforestation au profit de l'agriculture) principalement au niveau des Tropiques  $1,6 \pm 0,8$  Gt C/an pour la période de 1989 à 1998. Pourtant on observe une augmentation du carbone atmosphérique de seulement  $3,3 \pm 0,2$  Gt C/an. Une partie du carbone émis aurait donc disparu. Ceci a engendré le concept de « puits de carbone ». Les estimations obtenues à partir de mesures du carbone atmosphérique à haute altitude (1000 à 4000m) semblent indiquer que les océans seraient des puits de carbone de  $2,3 \pm 0,8$  Gt/ an et que les continents séquestreeraient  $2,3 \pm 1,3$  Gt C/an de plus en réponse aux changements de concentration en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère.

Cette étude suggère que les végétaux stockent du carbone ce qui atténuerait les changements climatiques globaux prévus pour le siècle prochain. Les végétaux, autotrophes, fabriquent leur matière organique à partir du CO<sub>2</sub> atmosphérique. La présence de la végétation sur Terre tamponnerait donc l'augmentation de l'effet de serre en ralentissant l'augmentation de la concentration atmosphérique de CO<sub>2</sub> qui est malgré cela passée de 280 ppm pour la période entre 1000 et 1750 à 368 ppm en 2000 (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat 2001).



**Figure 1: Echanges nets mondiaux de carbone estimés à partir de 20 ans de mesures de concentration de CO<sub>2</sub> atmosphérique (triangle=zone de mesure). L'unité est le gC/m<sup>2</sup>/an et les flux négatifs dénotent la présence d'un puit de carbone (Grace 2004).**

La carte (Figure 1) montre d'une part les grandes sources de carbone au niveau des USA, de l'Europe et de l'Extrême-Orient (pollution), et au niveau des zones tropicales (déforestation en Amazonie et Indonésie, eau sursaturée dans le Pacifique Equatorial) et d'autre part les puits de carbone au niveau des moyennes et hautes latitudes océaniques, ainsi que des forêts boréales ou équatoriales.

Les forêts tropicales couvrent une superficie de 1,76 milliards d'hectares soit 11.6 % de la totalité des forêts (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat 2000). Cependant, les forêts tropicales renferment plus de la moitié de la biomasse aérienne terrestre, et 37% du stock de carbone terrestre (Dixon et al. 1994 cités par Malhi *et al.* 1999). De plus, dans leur article de synthèse, Malhi et al. (2000) ont estimé que les forêts tropicales seraient des puits de carbone de 2Gt par an, sans tenir compte de l'émission de carbone due à la déforestation. Elles seraient donc responsables de plus de 80% du puit de carbone terrestre.

Pourtant, le rôle des forêts tropicales comme puits de carbone est actuellement très controversé (Clark 2002) et certaines études les considèrent même comme des sources de carbone (Miller *et al.* 2004), notamment les forêts d'Afrique et d'Asie tropicales (Phillips *et al.* 1998, Hoshizaki *et al.* 2004). Une meilleure compréhension des bilans de carbone en forêts tropicales passe en premier lieu par leur quantification.

Pour ce faire, il existe notamment la méthode biométrique qui permet d'estimer la biomasse des arbres (ou aboveground biomass (AGB)) à partir de leur circonférence ou diamètre à 1,30m de hauteur. Il existe en effet des relations allométriques qui relient la circonférence des arbres à leur biomasse aérienne ou totale (Puig *et al.* 1990, Araùjo *et al.* 1999, Chave *et al.* 2001, Chave *et al.* 2005). En forêt tropicale humide (FTH), la moitié du stock de carbone de l'écosystème se trouve dans le sol (Dixon *et al.* 1994 cités par Malhi *et al.* 1999) et 98% de la biomasse aérienne dans les arbres de plus de 10 cm de diamètre (Lescure *et al.* 1983 cités par Chave *et al.* 2001). Malgré l'absence de relations allométriques par espèce en forêt tropicale, il est possible de faire des estimations de la biomasse contenue dans l'écosystème. Le tableau suivant (Tableau 1) donne quelques valeurs de celles-ci trouvées dans la littérature.

LOCALITES	REFERENCES	ECHANTILLONS	VALEURS DE BIOMASSE (T/HA)
Ouest du Brésil	( <i>Cummings et al.</i> 2002)	20 sites de 0,79 ha chacun en forêts intactes	Biomasse aérienne= 288 à 533; Moyenne= 313
Guyane française	( <i>Puig et al.</i> 1990)	25 placettes de 0,01 ha (1412 individus de plus de 1cm de diamètre)	Biomasse aérienne= 318
Para, Brésil	( <i>Keller et al.</i> 2001)	392 ha	Biomasse totale= 372

**Tableau 1: Quelques valeurs de biomasse en forêts tropicales humides**

Le tableau suivant (Tableau 2) donne des valeurs de variation annuelle de stock de biomasse aérienne en forêt tropicale humide.

LOCALITES	REFERENCES	ECHANTILLONS	$\Delta$ SAGB TC/HA/AN
Para (non perturbée), Brésil	( <i>Miller et al.</i> 2004)	Inventaires 1984-2000. 48 ha	+ 0,8 +/-2
Forêts secondaires, Brésil	( <i>Fearnside et al.</i> 1996)		- 0,7 sans prise en compte de l'émission de carbone issue de leur exploitation
Amérique du sud, forêts non perturbées	( <i>Malhi et al.</i> 2004)	104 forêts tropicales humides	- 3,1
Malaisie, forêt non perturbée	( <i>Hoshizaki et al.</i> 2004)	3 inventaires entre 1994 et 1998. 6 ha	+ 3,5
Tropiques	( <i>Phillips et al.</i> 1998)	Néotropiques= 50 sites Paléotropiques= 18 sites Taille moyenne d'un site= 1,87 ha	- 0,38 +/- 0,22 au total + 0,09 +/- 0,29 pour Paléotropiques

**Tableau 2:  $\Delta$ Sagb en forêts tropicales humides. Les valeurs positives mettent en évidence une source de carbone et les valeurs négatives un puit.**

Pour quantifier les flux de carbone entre un écosystème et l'atmosphère, il existe l'approche micro météorologique dite méthode des corrélations turbulentes ou « eddy covariance ». Elle permet d'estimer l'échange net de carbone (NEE) à partir du flux de dioxyde de carbone (FCO<sub>2</sub>) mesuré toutes les demi-heures. Grâce à cette méthode, Grace *et al.* (1996) ont estimé



une séquestration de -1Tc/ha/an dans une forêt brésilienne de l'état de Rondônia, Miller et al.(2004) eux ont trouvé une source de carbone de +0,4Tc/ha/an après correction pour les nuits calmes (Kruijt *et al.* 2004) en forêt brésilienne non perturbée dans l'état de Para.

A plus petite échelle que celle de la compréhension du bilan de carbone terrestre, la variation de biomasse est un paramètre très important pour caractériser un écosystème. Il existe un couplage entre le bilan carboné et hydrique chez les plantes. L'entrée de 1 mole de CO<sub>2</sub> dans les stomates est couplée à la sortie de 500 moles d'eau (H. Cochard, France Inter). L'efficacité du stockage de carbone dans la matière organique est un bon indicateur de la santé d'un écosystème, de la qualité des conditions environnementales comme le climat, la disponibilité en éléments nutritifs et en eau du sol. Pourtant actuellement, les causes de la variabilité spatiale et temporelle des flux de carbone en forêt tropicale sont encore peu connues comparativement aux forêts tempérées. Pour Ichii et al.(2005), la production primaire brute (GPP) est fonction du rayonnement et la production primaire nette (NPP) dépend majoritairement de la température. Par contre, pour Vourlitis et al.(2004), la GPP dépend du rayonnement, du déficit en vapeur d'eau et de la température, et l'échange net de l'écosystème (NEE) est fonction de la disponibilité en eau du sol, de l'indice de surface foliaire (LAI) et de la production de litière. Depuis l'utilisation de la méthode des corrélations turbulentes, de grands progrès ont été effectués pour comprendre les causes de la variabilité des bilans de carbone. Des modèles existent déjà comme le modèle « Biome- BCG prognostic carbon cycle » (Ichii *et al.* 2005), mais il reste encore beaucoup à faire dans ce domaine.

La Guyane présente un intérêt pour mieux appréhender les variables climatiques qui expliquent les variations dans le bilan de carbone et donc pour perfectionner les modèles déjà établis. En effet, on trouve en Guyane une forêt tropicale humide soumise à un climat très contrasté au cours de l'année lié à l'interaction entre les mouvements de masses d'air de la zone de convergence inter- tropicale et la position de la Guyane (Barret 2001). Cette saisonnalité forte induit des variations de la disponibilité en eau qui peuvent être à l'origine de modifications du fonctionnement de l'écosystème.

J'ai effectué mon stage au sein de l'Unité Mixte de Recherche Ecofog, dans le laboratoire d'Ecophysiologie forestière de l'Institut National de Recherche Agronomique de Kourou avec Damien Bonal du 25 Janvier au 12 Juin 2006. Les estimations de production nette de l'écosystème (NEP) effectuées au niveau de la tour à flux de Gyaflux indiquent que la forêt a stocké 1,14 Tc/ha/an entre 2004 et 2006 sur la zone de mesure de la tour. Pendant mon stage, nous avons cherché à savoir quelle part du carbone stocké par l'écosystème l'a été dans la biomasse aérienne. Pour cela, nous avons estimé la biomasse aérienne des arbres sur pied en 2004 et en 2006 au niveau de 10 carrés situés sur la zone de mesure de la tour et nous en avons déduit le bilan de biomasse entre 2004 et 2006 dans chacun de ces carrés. Nous avons cherché à savoir s'il existe une variabilité du bilan de biomasse entre les carrés et à comprendre à quoi cela est dû. Nous nous sommes donc demandé quelle(s) composante(s) du bilan (recrutement, croissance, mortalité) explique(nt) le mieux la variabilité du bilan de biomasse. Les carrés ont des structures forestières différentes (densité en arbres, biomasse sur pied, composition floristique...) probablement liées à des phases sylvigénétiques différentes et ils ont été positionnés sur des types de sol différents. Il est très probable que cela influe sur le bilan de biomasse aérienne.

## 2 Matériel et méthodes

### 2.1 Lieux d'étude et dispositif

#### 2.1.1 La Guyane Française (Barret 2001)

La Guyane est un département d'outremer français qui se situe entre 52° et 54° de longitude Ouest et entre 2° et 6° de latitude Nord. Située au nord de l'Amérique du Sud entre le Brésil et le Surinam, la Guyane est le seul département d'outremer non insulaire et celui couvrant la plus grande superficie avec 84000 km<sup>2</sup>. Située dans la zone équatoriale de l'hémisphère Nord, elle se trouve dans une zone de circulation atmosphérique Est/Ouest, induite par les deux ceintures anticycloniques subtropicales, nommée « Zone Intertropicale de Convergence » (ZIC), et qui constitue l'élément déterminant de son climat. Les précipitations annuelles sont comprises entre 1650 et 4000 mm, avec un gradient décroissant de la côte à la partie sud du département. Une saison sèche prononcée a lieu entre Septembre et Novembre suivie d'une petite saison des pluies, puis une petite saison sèche sévit en Mars et enfin la saison des pluies débute après cet épisode d'accalmie. La température moyenne est de 26,5°C avec une amplitude annuelle de 2°C en moyenne et une amplitude journalière de 8,5°C en moyenne mais qui peut atteindre 17°C en saison sèche. La Guyane dispose, malgré la saison des pluies, d'un bon ensoleillement avec 2200h d'insolation annuelle en moyenne. Toutes ces conditions sont globalement très favorables à la végétation ; ainsi avec près de 8 063 000 ha, la forêt occupe plus de 95% du territoire guyanais. Elle fait partie d'un vaste ensemble forestier couvrant le plateau des trois Guyanes et le bassin amazonien. Elle constitue l'unique massif forestier tropical de l'union européenne (Bordères 2001). Le réseau hydrographique en Guyane est dense et chevelu, il draine tout le territoire jusqu'à l'Atlantique. Le relief est très faible avec une altitude moyenne comprise entre 100 et 200 mètres. Les hauteurs supérieures à 500 mètres font figure de montagnes surplombant un relief collinaire. Globalement, la Région se présente comme une partie du vieux bouclier pénéplané du Plateau des Guyanes englobant le Guyana et le Surinam. La bande côtière a un substrat géologique de type sédiments du quaternaire tandis que le reste de la Guyane est directement sur le socle précambrien.

#### Paracou

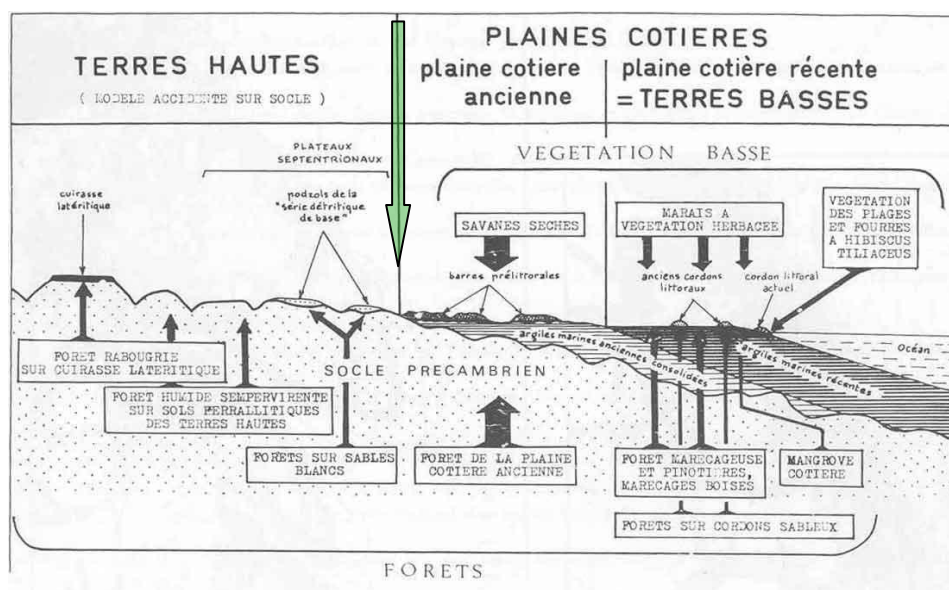


Figure 2: Géologie et formations végétales associées en Guyane- localisation de Paracou (De Grandville 1996).



### 2.1.2 Paracou et Guyaflux

Le dispositif de Paracou a une superficie d'environ 15 km<sup>2</sup>. Il se trouve au Nord de la Guyane française, à 15 kilomètres de la côte au sud de Sinnamary à la limite entre la plaine côtière et les terres hautes (Figure 2 et Figure 3).

Paracou est un site de recherche géré par le CIRAD. L'INRA, l'ENGREF, l'IRD et l'ONF y travaillent également. Il est délimité au Nord par la crique Verlot, à l'Ouest par la savane Viguié, à l'Est par la route nationale 1 et au Sud par la crique Alexandre Jacques. La parcelle sur laquelle se trouve le dispositif Guyaflux est la parcelle 18 de Paracou.

Guyaflux a été mis en place en 2003, il se trouve en forêt mature pas ou peu perturbée. La densité sur le dispositif est de 550 arbres (de plus de 10 cm de diamètre) par hectare avec un LAI (leaf area index) de 7 en moyenne. La hauteur moyenne de la canopée est de 35 m, certains



Figure 3: Localisation de Paracou

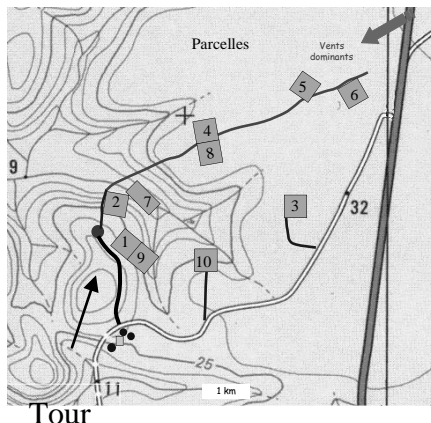


Figure 4: Dispositif Guyaflux

émergents culminent à 45 m. On aurait environ 180 espèces d'arbres différentes par hectare. La parcelle 18 est faite de petites collines et l'altitude moyenne est de 30 m.

Elle contient 10 carrés de 0,49 ha chacun (Figure 4) répartis sur 4 types de sol différents. Dans ces carrés, 2999 arbres sont numérotés, identifiés et leurs circonférences sont mesurées tous les 2 ans.

L'humidité volumique du sol est caractérisée tous les 15 jours dans 20 tubes de 2,60 m (TRIME FM3) répartis selon un transect de 1 km.

La tour Guyaflux qui se trouve sur la parcelle fait 55 m de haut, elle est alimentée par une centrale solaire de 220V. Une station météorologique la surplombe à

57 m. Elle mesure la vitesse du vent, le rayonnement global incident et réfléchi, le rayonnement PAR incident et réfléchi, la température, l'hygrométrie, les précipitations. Le système des corrélations turbulentes se trouve également à 57 m. Des capteurs de CO<sub>2</sub> placés le long de la tour à 6 niveaux différents permettent d'obtenir un profil vertical de CO<sub>2</sub>.



Figure 6: Capteur de flux de sève



Figure 7: Chambre de mesure automatique de respiration du sol



Figure 5: Bac à litière

Pour caractériser la production de litière, 40 bacs à litière ont été répartis sur la parcelle (Figure 5). 66 embases et 8 chambres automatiques (Figure 7) permettent de mesurer la respiration du sol. Des capteurs de flux de sève (Figure 6) ont également été installés pour mesurer la vitesse de déplacement de la sève dans les arbres et donc pour estimer l'évapotranspiration.

La pluviométrie moyenne annuelle mesurée au niveau de la tour est de 2900 mm. Le dispositif s'étale sur deux substrats géologiques. Une partie est formée de schistes dont la dégradation conduit à la formation d'un oxysol à dominante argileuse à drainage vertical libre appelés C comme colline (carrés 1 et 9). L'autre partie au Nord-Est est formée de migmatite, qui conduit à certains endroits à la formation d'un oxysol sableux à drainage vertical libre appelés S (carrés 5, 6 et 3). Certains carrés (7 et 2) se trouvent dans une zone de bas-fond BF où la nappe phréatique affleure surtout en saison des pluies. On a donc une hydromorphie temporaire sur ces carrés et un enracinement superficiel des arbres. Les carrés 10, 4 et 8 se trouvent dans une zone de transition sablo argileuse nommée T entre les sols argileux à l'Ouest et les sables à l'Est.

Les familles botaniques dominantes sur les carrés du dispositif Guyaflux sont les Lecythidaceae (genres *Eschweilera*, *Lecythis*), Chrysobalanaceae (*Licania*), Sapotaceae (*Pouteria*, *Pradosia*, *Chrysophyllum*), Caesalpinaceae (*Eperua*, *Swartzia*, *Dicorynia*, *Vouacapoua*, *Tachigali*).

## 2.2 Méthodes

### 2.2.1 Approche biométrique

#### 2.2.1.1 Les mesures :

Il s'agit ici d'estimer la biomasse aérienne à partir de mesures de circonférence à 1,30 m. Lescure *et al.* (1983) (cités par Chave *et al.* 2001) considèrent que 98% de la biomasse aérienne se trouverait dans les arbres de plus de 10 cm de diamètre. Ainsi dans chaque carré, toutes les tiges de plus de 31,5 cm de circonférence sont numérotées et identifiées jusqu'à l'espèce quand cela est possible. Ceci représente actuellement 2999 arbres au total. Ils ont été mesurés en 2004, puis nous les avons mesurés à nouveau en 2006. Les arbres qui ont atteint la circonférence de 31,5 cm entre les deux campagnes de mesures (recrutement) sont également numérotés, mesurés et identifiés. Les arbres morts entre 2004 et 2006 sont notés et leur surface terrière n'est pas prise en compte pour les calculs de biomasse sur pied en 2006 et de croissance entre 2004 et 2006.

Les arbres à contreforts sont mesurés au-dessus des contreforts. L'erreur d'estimation de la circonférence qui découle de ce décalage peut être considérée comme négligeable du fait de la forme très cylindrique des arbres de la forêt tropicale humide.



Figure 10: Mesure de la circonférence d'un arbre



Figure 9: Mesure de la circonférence d'un arbre à contreforts avec une échelle



Figure 8: Arbre numéroté et marqué à la peinture au niveau des mesures

En ce qui concerne les palmiers, abondants dans ce type de forêt. Leur circonférence (de ceux qui dépassent 31,5 cm de circonférence à 1,30 m) a été mesurée ou estimée. La hauteur de leur stipe a été également estimée pour pouvoir calculer leur biomasse.

#### 2.2.1.2 Corrections

Des corrections sur la circonférence ont été effectuées pour les arbres qui ont une mesure manquante ou erronée en 2004 et/ou en 2006. Les différents cas de figure sont illustrés dans le Tableau 3. Les circonférences de ces arbres ont été recalculées à partir de l'accroissement moyen en circonférence par espèces et par carrés des arbres qui ont été mesurés en 2004 et 2006. Pour les arbres dont l'espèce est indéterminée ou absente du carré, nous avons utilisé l'accroissement moyen par carrés toutes espèces confondues. Les palmiers eux n'ont subi aucune correction.

<i>Situation nécessitant une correction</i>	<i>Circonférences recalculée C</i>
Circonférence de l'arbre estimée en 2004 et 2006	C 2006
Circonférence estimée en 2004 et mesurée en 2006	C 2004
Mesure de circonférence rehaussée en 2006	C 2006
Mesure non fiable en 2004 et 2006	C 2006

**Tableau 3: Corrections sur la circonférence**

#### 2.2.1.3 Estimation de la biomasse totale des arbres

De récents modèles (Chave *et al.* 2005) permettent d'estimer la biomasse aérienne sèche des arbres (aboveground biomass, AGB,  $T_{ms}$ ) en fonction du diamètre à 1,30 m (D, cm), de la masse volumique du bois sec ( $\rho$ ,  $T_{ms}/m^3$ ) et du type forestier ici « moist forests ». Nous avons appliqué la relation allométrique suivante pour estimer la biomasse aérienne des arbres mesurés :

$$(AGB)_{est} = \rho \times \exp[-1,499 + 2,1481 \ln(D) + 0,207 (\ln(D))^2 - 0,0281 (\ln(D))^3] \times 1000$$

Les valeurs de masse volumique du bois sont issues des travaux du CIRAD de Kourou et de l'ONF de Cayenne, tirés de la base de données Mariwenn disponible sur le site web de l'UMR Ecofog (UMR Ecofog 2006).

#### 2.2.1.4 Estimation de la biomasse des palmiers

Les relations allométriques publiées ne sont pas adaptées aux palmiers (stipe à la place d'un tronc). On considère ici le palmier comme un cylindre dont on mesure le volume à partir de la circonférence à 1,30 m (C, cm) et de la hauteur du stipe (H, m). La masse volumique de la matière sèche ( $\rho$ ,  $T/m^3$ ) nous permet donc de calculer la biomasse aérienne (AGB, T).

La formule utilisée est la suivante :

$$(AGB)_{palmiers} = C^2 \times 4 \pi \times H \times \rho \times 10^{-4}$$

#### 2.2.1.5 Calcul de la surface terrière

La surface terrière (ST,  $m^2$ ) est calculée à partir de la circonférence (C, cm).

$$ST = C^2 \times 4 \pi \times 10^{-4}$$

#### 2.2.1.6 Calcul de l'indice de diversité de Shannon et Weaver

Il s'agit d'un indice qui tient compte de la richesse spécifique et de l'abondance de chaque espèce.

$$H' = - \sum ((N_i/N) \times \log(N_i/N))$$

Le log est un log de base 2.  $N_i/N$  représente la proportion d'individus de l'espèce  $i$  par rapport au nombre total d'arbres toutes espèces confondues. La somme va de 1 à  $n$  où  $n$  est la richesse



spécifique (nombre d'espèces présentes). Pour ce calcul, les espèces indéterminées n'ont pas été prises en compte.

#### 2.2.1.7 Bilan de biomasse

Le bilan de biomasse (Tms/ha/an) de 2004 à 2006 est calculé suivant la formule suivante :

**AGB2006- AGB2004= (AGBrecrues – AGBmorts + AGBcroissance)** où

AGB2006 : biomasse aérienne en 2006.

AGB2004 : biomasse aérienne en 2004.

AGBrecrues : biomasse des arbres qui ont atteint la circonférence de 31,5 cm entre 2004 et 2006.

AGBmorts : biomasse des arbres morts entre 2004 et 2006.

AGBcroissance : croissance en biomasse des arbres sur pied entre 2004 et 2006.

Le bilan de biomasse est exprimé en Tms/ha/an dans les résultats.

#### 2.2.1.8 Analyses statistiques

Pour comparer la densité en nombre d'arbres, la surface terrière, la biomasse, la répartition diamétrique en 2004, puis le bilan de biomasse, les composantes du bilan de biomasse de 2004 à 2006 entre les carrés, nous avons comparé les intervalles de confiance et les moyennes obtenus avec la méthode du bootstrap<sup>a</sup>. Si la valeur moyenne obtenue pour un carré entre dans l'intervalle de confiance d'un autre carré, et inversement, cela signifie que les deux valeurs moyennes ne sont pas significativement différentes. Sinon, les valeurs moyennes sont considérées comme significativement différentes. Pour savoir quelle composante du bilan (mortalité, recrutement, croissance) a le plus d'effet sur le bilan, nous avons réalisé pour chaque carré une régression linéaire tour à tour entre chaque composante du bilan et le bilan. Ces régressions ont été effectuées à partir des 1000 valeurs des carrés simulés obtenues avec le bootstrap. Pour comparer le bilan et ses composantes entre chaque type de sol, nous avons calculé la moyenne et l'intervalle de confiance à partir des 2000 (BF, C) ou 3000 (S, T) carrés simulés du bootstrap. Une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée à partir des valeurs moyennes par carré des variables de biomasse initiale, structure diamétrique, composition floristique et du bilan de C sur 2 ans ainsi que les composantes de ce bilan afin de mettre en évidence des corrélations entre ces variables et d'éventuels regroupements de carrés selon variables.



**Figure 11:**  
**Tour Guyaflux**

### 2.2.2 Approche micro météorologique : rappel du principe de la méthode des corrélations turbulentes pour mesurer les flux de carbone dans l'écosystème et l'atmosphère (Aubinet *et al.* 2000)

On l'appelle aussi méthode « eddy covariance ». Il s'agit ici d'une approche micrométéorologique. Elle permet d'estimer la production nette annuelle de l'écosystème (NEP) à partir de la somme annuelle des échanges nets de carbone (NEE : différence entre la photosynthèse et la respiration de l'écosystème) calculés toutes les demi-heure. On peut donc

---

<sup>a</sup> Cette méthode consiste à diviser chaque carré (ici 0,49 ha) en sous-carrés (36 en général, 40 pour le carré 7) de tailles égales. Nous avons fait 1000 tirages aléatoires avec remise de ces (36 ou 40) sous-carrés pour obtenir 1000 carrés simulés de 0,49 ha chacun. Elle nous a permis d'obtenir des valeurs moyennes et des intervalles de confiance à partir des 1000 répétitions par carrés pour les variables étudiées par carrés. Elle simule 1000 échantillons indépendants à partir de notre échantillon réel.

observer des variations de flux de carbone à une échelle de temps très fine de l'ordre de la demi-heure. Le dispositif se trouve au sommet d'une tour de 55 mètres de haut qui domine la forêt. Il s'agit d'un anémomètre sonique 3D Gill R3-50 qui mesure la vitesse des vents en trois dimensions et en particulier la composante verticale. Celui-ci est associé à deux analyseurs de CO<sub>2</sub> et d'H<sub>2</sub>O, le Licor 7500 qui fonctionne en système ouvert ("open path") et le Licor 7000 qui fonctionne en système fermé ("closed path"). Un ordinateur HP200LX également situé en haut de la tour récupère les données de CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, T°C, Vitesse du vent grâce au logiciel Eddylogp mis au point par Jan Elbers du laboratoire Alterra en Hollande. Ce dispositif enregistre les données à la fréquence de 20 Hz. Le flux moyen de CO<sub>2</sub> toutes les demi-heures est calculé comme la covariance entre la vitesse du vent  $w$  et la concentration de CO<sub>2</sub>, soit :

$$\overline{F_{CO_2}} = \text{cov}(C_{CO_2}, w)$$

Par convention, le flux est positif quand la forêt est source de carbone et négatif quand elle est puit de carbone. Le flux mesuré la nuit correspond à la respiration totale de l'écosystème, celui mesuré le jour correspond à la somme de la photosynthèse et de la respiration totale. La zone d'intégration des flux couverte par le dispositif s'appelle « zone de footprint » ou « empreinte des flux » et elle dépend de la hauteur de mise en place des capteurs et de la direction et de la vitesse des vents dominants.

Cette approche nécessite des corrections pour les nuits calmes (*Kruijt et al. 2004, Miller et al. 2004*) pendant lesquelles les mesures sont faussées. Lorsque les turbulences sont trop faibles, le carbone risque d'être stocké dans le couvert et d'être ensuite destocké voire même de quitter la forêt par advection c'est-à-dire par flux horizontal et non vertical. Ces stockages éventuels de CO<sub>2</sub> dans le couvert peuvent être mis en évidence par prélèvement d'air à différents niveaux et mesure des variations de concentration en CO<sub>2</sub> sur un pas de temps donné (ici une demi-heure).

L'échange net de l'écosystème (NEE, Tc/ha) toutes les demi-heure est donc calculé ainsi :

$$NEE = \overline{F_{CO_2}} + h * \frac{d([CO_2])}{dt}$$

Les corrections apportées par le deuxième terme de l'équation sont effectuées à partir de la variation de la concentration en CO<sub>2</sub> le long de la tour.

De la NEE, découle la production nette de l'écosystème (NEP) qui est le cumul annuel de toutes les NEE mesurées par demi-heure.

Cette méthode mesure des flux très grands pour obtenir un bilan proche de zéro. Une petite erreur dans les flux peut donc être responsable d'une grande erreur au niveau du bilan. Par exemple, Malhi, Baldocchi et al. (1999) ont estimé des flux de carbone de 2450 gC/m<sup>2</sup>/an pour la respiration totale, de 3040 gC/m<sup>2</sup>/an pour la photosynthèse, ce qui correspond à une NEP de seulement 590 gC/m<sup>2</sup>/an sur un site proche de Manaus en forêt amazonienne brésilienne.

## 2.3 Confrontation des résultats obtenus avec les deux méthodes

Les équations suivantes nous permettent de confronter le bilan annuel de NEE ou NEP obtenu avec l'approche micrométéorologique et nos valeurs de variation de stock de biomasse obtenues avec l'approche biométrique.

**NEP ≈ ΔSsol(gx) + ΔSagb(gx) + AGBmort(gx) - Dmort(gx)** exprimée en Tc/ha/an  
 avec ΔSsol(gx) : variation du stock de carbone dans le sol sur la zone de mesure de la tour incluant la biomasse racinaire et la matière organique du sol  
 ΔSagb(gx) : variation du stock de carbone dans la biomasse aérienne sur la zone de mesure de la tour

AGBmorts(gx) : biomasse des arbres morts entre 2004 et 2006.

Dmort(gx) : carbone relargué par le début de décomposition des arbres morts entre 2004 et 2006

Les valeurs de  $\Delta S_{agb}$  sont calculées grâce aux résultats obtenus par l'approche biométrique.

$\Delta S_{agb} = (AGB_{croissance} + A_{recrue} - AGB_{mort}) * 0.5$  en Tc/ha/an

avec AGBcroissance : accroissement des arbres vivants entre 2004 et 2006 en Tms/ha/an

Arecrue : accroissement des recrues 2006 recalculé entre 2004 et 2006 en Tms/ha/an

AGBmorts : biomasse des arbres morts entre 2004 et 2006.

0.5, la proportion moyenne de carbone dans la matière sèche des arbres en FTH

### 3 Résultats

#### 3.1 Structure des peuplements des carrés guyaflux en 2004

##### 3.1.1 Densité des arbres par carrés en 2004

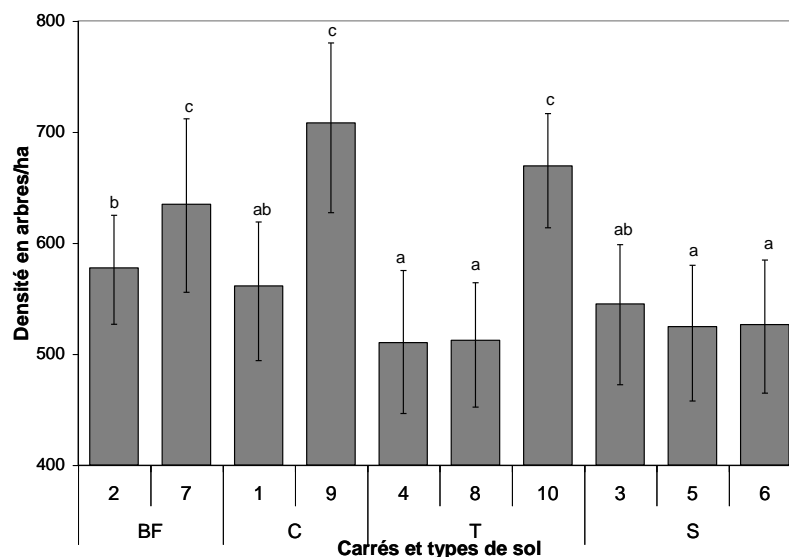


Figure 12: Densité des arbres en 2004 par carrés. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre les valeurs.

La densité moyenne en arbres en 2004 était **576,9** avec une différence entre les valeurs extrêmes de **159,2** arbres/ha. La densité en arbres dans les carrés 1, 2, 3, 4, 5, 6 et 8 (**510,20 à 577,55 arbres/ha**) est significativement inférieure à celle que l'on trouve dans les carrés 7, 9 et 10 (**624,5 à 720,4**). Elle varie beaucoup selon les carrés, mais elle ne dépend pas du type de sol.

##### 3.1.2 Surface terrière par carrés en 2004

La surface terrière moyenne des carrés en 2004 était **31 m<sup>2</sup>/ha** et l'amplitude élevée (**10,4**) entre les valeurs extrêmes. Les carrés 3, 4 et 8 (**25,2 à 27,6**) avaient une surface terrière significativement plus faible que les carrés 1, 2, 9, 10 (**32,8 à 35,6**) en 2004. Les variations de surface terrière ne sont pas dues à des types de sol différents.



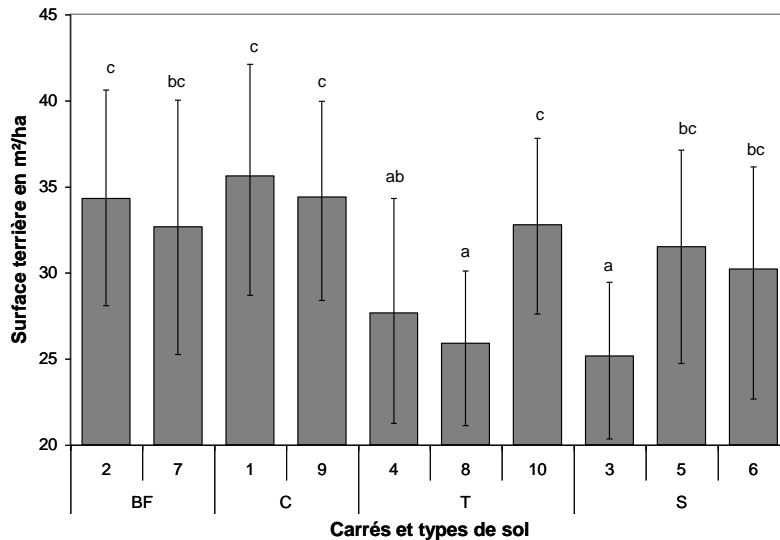


Figure 13: Surface terrière en 2004 par carrés. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs.

### 3.1.3 Biomasse par carrés en 2004

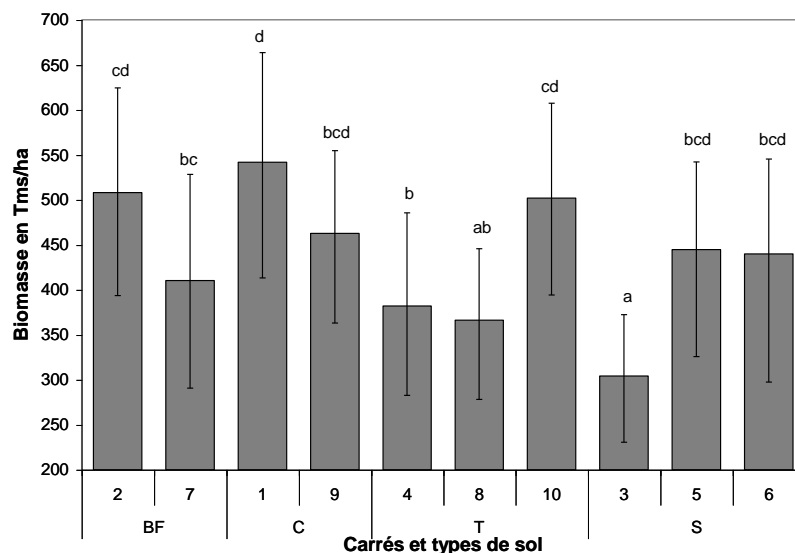
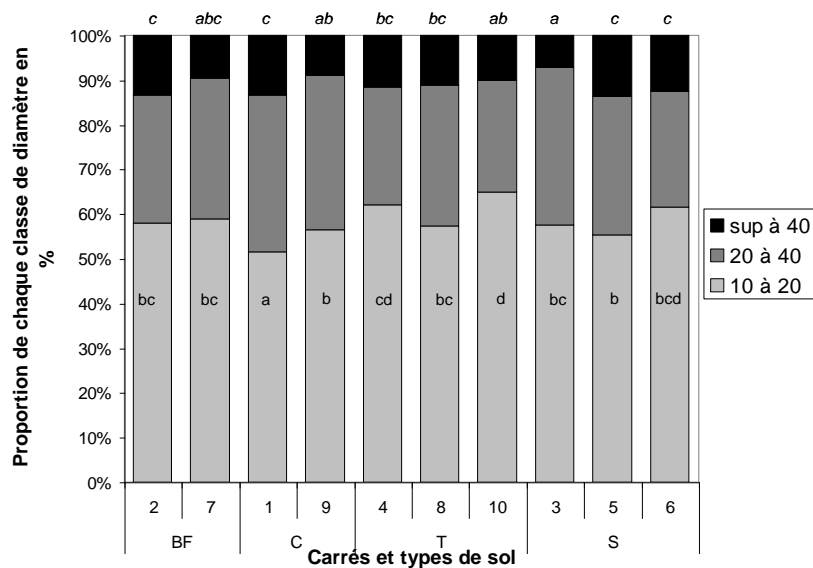


Figure 14: Biomasse en 2004 par carrés. Les lettres différentes indiquent des valeurs significativement différentes.

La biomasse est très variable selon le carré considéré, avec **238 T/ha** de différence entre les valeurs extrêmes. La biomasse moyenne en 2004 était de **436,1**. Les carrés 3, 4 et 8 (**304 à 382**) ont une biomasse significativement plus faible que les carrés 1, 2 et 10 (**502 à 542**). La variabilité de biomasse n'est pas expliquée par des types de sol différents.

### 3.1.4 Structure diamétrique par carrés en 2004 et 2006

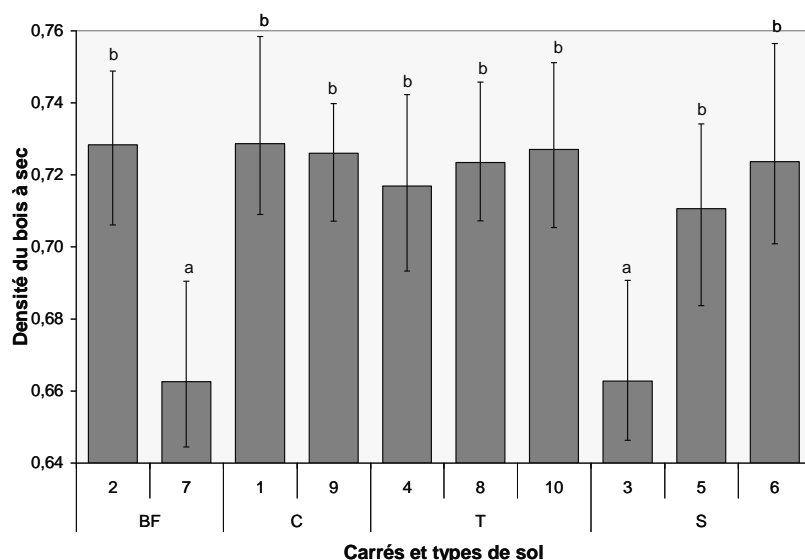
En moyenne, les gros arbres représentaient **11,2 %** des tiges, et les petits **58,4%**. L'amplitude des valeurs obtenues pour le pourcentage de petites tiges est de **13,3%** et de **6,13%** pour les gros arbres.



**Figure 15: Structure diamétrique en 2004 par carrés et types de sol. La proportion est calculée par rapport au nombre d'individus. Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs.**

Même si la structure diamétrique paraît proche entre les carrés, il y a tout de même des différences significatives. Les carrés 3, 9, 10 avaient proportionnellement moins de gros arbres (plus de 40 cm de diamètre) que les carrés 1, 2, 5 et 6. Pour ce qui concerne les petites tiges (10 à 20 cm de diamètre), nous avons également une différence significative entre les carrés. Le carré 1 avait une proportion de petites tiges (**51,64 %**) bien inférieure aux autres. Les carrés 4, 6 et 10 eux en avaient plus avec des valeurs comprises entre **61,63** et **64,94 %**. La proportion moyenne d'arbres entre 20 et 40 cm de diamètre sur les carrés était de **30,4%**. Il ne semble pas y avoir d'effet du type de sol sur la répartition diamétrique en 2004.

### 3.1.5 Densité moyenne du bois sec en 2004 et 2006



**Figure 16: Densité moyenne des bois en 2004 par carrés. Les lettres différentes indiquent des différences significatives des valeurs.**

Ici on distingue très nettement deux groupes significativement différents l'un de l'autre. Le premier comprend les carrés 3 et 7 avec une valeur de densité de **0,66**. Les autres carrés ont plutôt des valeurs allant de **0,71** à **0,73**.

### 3.1.6 Etude botanique

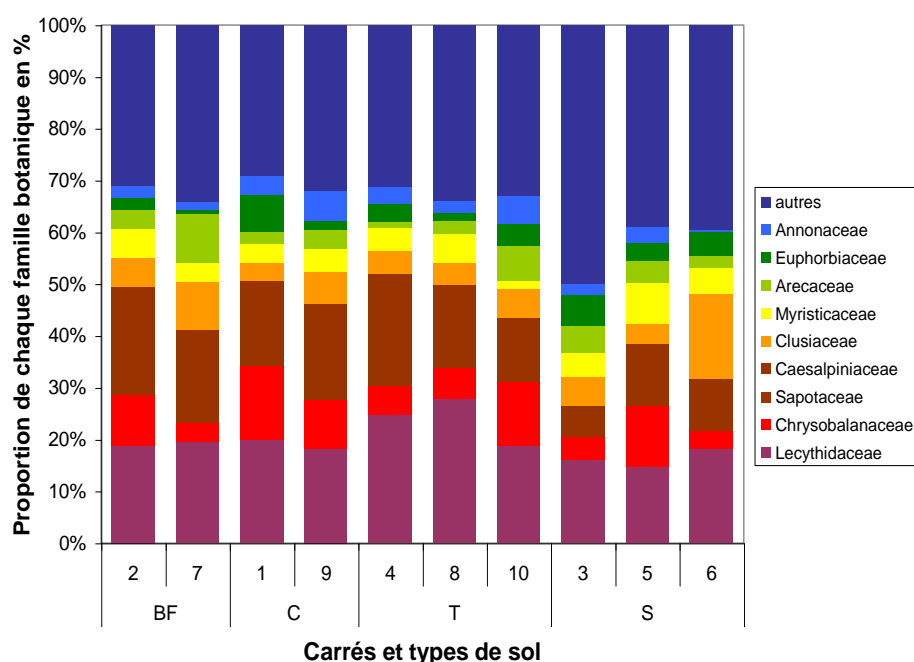


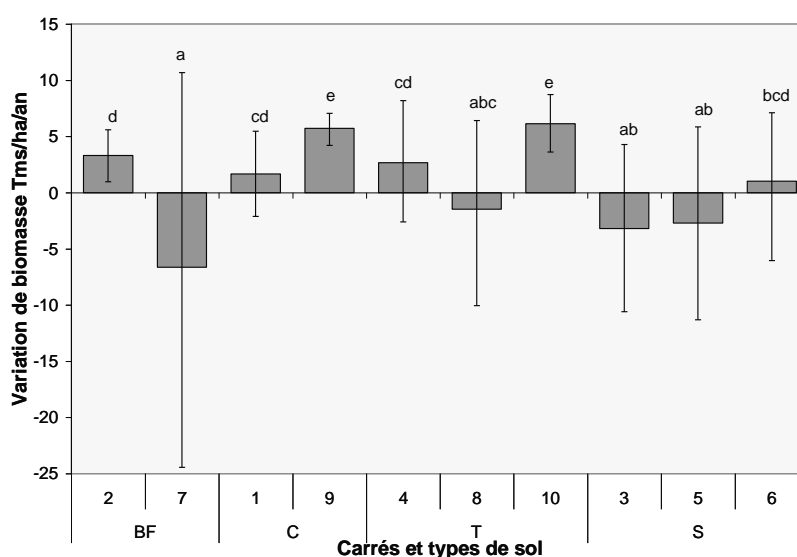
Figure 17: Familles botaniques dominantes en nombre d'individus en 2004 par carrés

Nous n'avons ni une espèce, ni une famille qui dominent les autres, nous avons ici une forêt mixte avec une grande diversité spécifique. En effet, l'indice de Shannon et Weaver est très élevé (Tableau 6). Le carré 7 a la moins grande diversité spécifique avec un indice de Shannon et Weaver de 5,01. Les autres ont une valeur d'indice comprise entre 5,56 et 6,07. La richesse spécifique est très élevée avec des valeurs comprises entre 91 et 118 espèces par carrés pour tous les carrés sauf le 7 qui a une valeur plus faible de 73 espèces. Les familles dominantes en nombre d'individus sont représentées sur la Figure 17. Les Lecythidaceae, les Chrysobalanaceae et les Sapotaceae sont globalement les trois familles les plus représentées. Seul le carré 7 n'a pas de Sapotaceae. La proportion de Caesalpiniaceae est très variable d'un carré à l'autre. Les Arecaceae (palmiers) sont bien représentées en nombre ce qui justifie leur prise en compte dans nos calculs de biomasse. On observe une variabilité dans la proportion des différentes familles botaniques mais celle-ci ne semble pas liée à des différences de type de sol. Cette variabilité est également visible lorsque l'on regarde les espèces les plus abondantes pour chaque carré (Tableau 7 dans l'annexe 2).

### 3.2 Bilan de biomasse

Tous les résultats de bilan que nous allons présenter sont positifs quand il y a accumulation de carbone et négatifs quand il y a perte de carbone dans la biomasse aérienne sur pied.

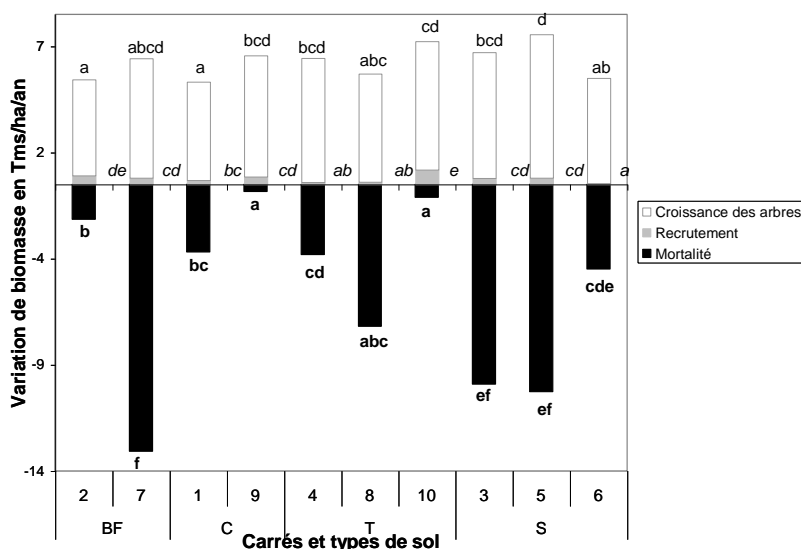
### 3.2.1 Bilan de biomasse aérienne entre 2004 et 2006 par carrés



**Figure 18: Bilan de biomasse aérienne entre 2004 et 2006 par carrés. Les lettres différentes indiquent une différence significative entre les valeurs.**

Nous observons que le bilan annuel de biomasse aérienne est positif pour 6 carrés et négatif pour 4. Il varie de **-6,63 à 6,14 Tms/ha/an**. Les intervalles de confiance (IC) des carrés 2, 9 et 10 sont strictement positifs, suggérant un changement de biomasse significativement positif pour ces 3 carrés avec des valeurs entre **3,31 et 6,14 Tms/ha/an**. Les IC des autres carrés comprennent 0, l'augmentation de biomasse pour les carrés 1, 4 et 6 comprise entre **1,03 et 2,66** n'est donc pas significative. Par ailleurs, la perte de biomasse pour les carrés 3, 5, 7 et 8 allant de **-6,63 à -1,46** n'est pas significativement différente de 0. Les carrés 2, 9 et 10 ont les valeurs les plus élevées de bilan de biomasse. Les carrés 3, 5 et 7 ont eux des valeurs très faibles.

### 3.2.2 Composantes du bilan de biomasse entre 2004 et 2006 par carrés



**Figure 19: Composantes du bilan de biomasse entre 2004 et 2006 par carrés**

La croissance et le recrutement entraînent un gain de biomasse aérienne, la mortalité une perte. On observe des différences significatives mais peu élevées de croissance en biomasse

entre les carrés (AGBgrowth). La croissance représente en moyenne **5,52 Tms/ha/an**. Elle a une amplitude de **2,23 Tms/ha/an** selon les carrés. La biomasse annuelle des recrues est faible puisqu'elle ne dépasse pas **0,7 Tms/ha/an** et sa moyenne est de **0,29**. Des différences significatives existent entre les carrés. Le recrutement dans le carré 10 (**0,70 Tms/ha/an**) est nettement plus élevé que celui dans les carrés 4, 6 et 8 (compris entre **0,05 et 0,12**). Le gain de biomasse dû au recrutement est très faible comparativement à celui dû à la croissance. La perte de biomasse par mortalité est très variable d'un carré à l'autre (de **0,34 à 12,57 Tms/ha/an**). La moyenne est de **5,15**. Les carrés 1, 2, 9 et 10 (**0,34 à 3,18**) ont une faible mortalité contrairement aux carrés 3, 5 et 7 (**9,42 à 12,57**). L'ordre de grandeur des pertes de biomasse est identique à celui des gains de biomasse. L'effet de chaque composante sur le bilan a été mis en évidence par des régressions linéaires entre chaque composante prise indépendamment et le bilan par carrés. Les résultats de  $R^2$  sont dans le Tableau 4.

<i>Carrés</i>	<i>Accroissement</i>	<i>Recrutement</i>	<i>Mortalité</i>
1	0,268	0,010	0,967
2	0,387	0,061	0,696
3	NS	0,046	0,954
4	0,101	0,007	0,926
5	0,121	NS	0,920
6	0,125	NS	0,962
7	NS	0,012	0,992
8	0,081	0,004	0,977
9	0,745	NS	0,222
10	0,820	0,007	0,146

**Tableau 4: Valeurs des  $R^2$  au seuil de 5% de la régression entre le bilan de biomasse entre 2004 et 2006 et les valeurs d'accroissement des arbres, OU du recrutement, OU de la mortalité en biomasse par carrés.**

Les valeurs utilisées pour obtenir ces résultats (Tableau 4) étaient celles des répétitions des bootstraps. On a donc 1000 points par carré. Pour tous les carrés, la variabilité de perte de biomasse par mortalité est corrélée significativement avec le bilan annuel de biomasse. Pour 8 carrés, elle explique seule très fortement ( $R^2 > 0.65$ ) la variabilité du bilan des carrés simulés par Bootstraps. Les différences de recrutement n'expliquent que très faiblement les différences de variations de biomasse ; parfois même la régression n'était pas significative. Les différences d'accroissement expliquent peu ou pas ces différences. Pour les carrés 9 et 10, les différences de bilan des carrés simulés sont cependant expliquées principalement par les variations d'accroissement des arbres ( $R^2 > 0,70$ ). Ceci s'explique probablement par la faible mortalité dans ces 2 carrés. On a calculé les intervalles de confiance des pentes de la régression entre bilan et mortalité pour chaque carré (données non présentées). Ces pentes sont significativement différentes entre elles, suggérant que la relation entre bilan et mortalité n'est pas unique pour les différents carrés.

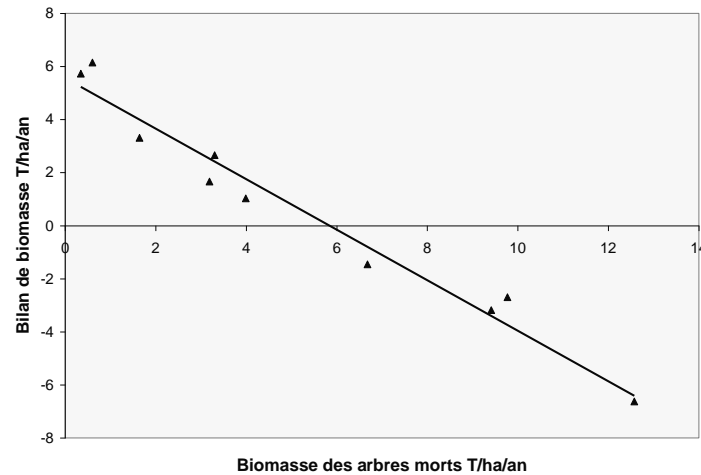


Figure 20: Relation entre le bilan de biomasse et la perte de biomasse par mortalité. On a choisi de représenter un point par carrés pour des raisons de clarté graphique. Avec les 10000 points du bootstrap, l'équation de la droite est :  $AGB_{bilan} = -0,98 AGB_{morts} + 5,63$  avec un  $R^2$  de 0,96.

### 3.2.3 Bilan de biomasse par type de sol entre 2004 et 2006

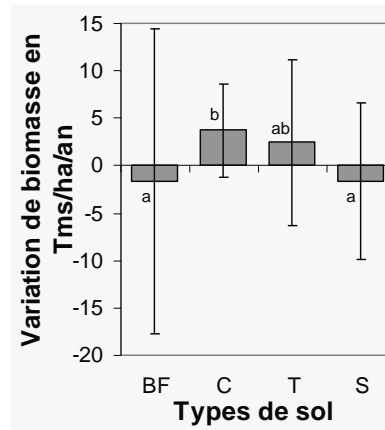


Figure 21: Bilan de biomasse entre 2004 et 2006 par types de sol. Les lettres différentes indiquent une différence significative entre les valeurs.

Le bilan est positif pour les types de sol sur colline (C) et transition (T) et négatif en bas-fond (BF) et sur sables (S). Toutefois, aucun de ces bilans n'est significativement différent de 0. Le bilan en bas-fond est similaire à celui sur sables, avec une valeur proche de **-1,66 T/ha/an**. Les bilans sur colline et transition sont respectivement égaux à **3,74** et **2,41**. Le bilan sur les zones de transition n'est pas significativement différent du bilan sur les trois autres types de sol.

### 3.2.4 Composantes du bilan de biomasse par type de sol entre 2004 et 2006

Les composantes recrutement et croissance ne sont pas significativement différentes entre les types de sol. La croissance des arbres en biomasse est comprise entre **5,08** et **5,91 T/ha/an** et la biomasse des recrues entre **0,23** et **0,37 T/ha/an**. La perte de biomasse par mortalité, quant à elle est variable entre les types de sol. Elle est très élevée en bas-fond et sur sables avec des valeurs de **-7,11** et **-7,79**, respectivement. Elle est moindre sur colline et transition, avec des valeurs de **-1,72** et **-3,57** respectivement. Sur les zones de transition la perte de biomasse par mortalité n'est pas significativement différente de celle des trois autres types de sol.



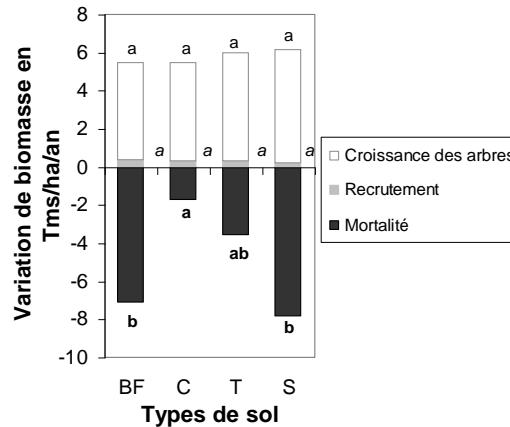


Figure 22: Composantes du bilan de biomasse entre 2004 et 2006 par type de sol. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre les valeurs.

### 3.3 Relation entre variables décrivant la structure de la communauté et le bilan de biomasse (Analyse en Composantes Principales)

Le 1<sup>er</sup> axe principal de l'ACP a une valeur de Eigen de 0,39. Les variables qui contribuent principalement à cet axe sont la surface terrière et la biomasse sur pied en 2004, ainsi que le bilan de biomasse (AGB) et la biomasse associée à la mortalité (AGBmorts). Le 2<sup>ème</sup> axe a une valeur de Eigen de 0,23. Les variables qui contribuent principalement à cet axe sont la proportion en nombre des petits et gros arbres en 2004, ainsi que la biomasse des recrues et l'accroissement en biomasse des arbres. Les axes suivants de l'ACP contribuent chacun faiblement à ces corrélations et n'ont pas été considérés ici.

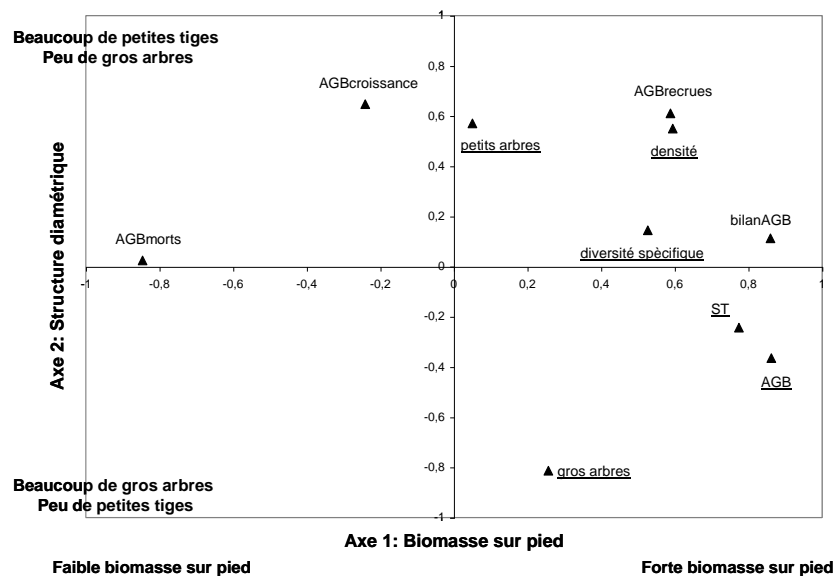


Figure 23: Positionnement des variables étudiées sur les deux axes principaux de l'ACP.

Il apparaît donc que le bilan de biomasse et la perte de biomasse par mortalité sont fortement corrélés (positivement et négativement, respectivement) à la surface terrière et la biomasse sur pied initiale (2004), voire à la diversité spécifique (Axe 1). Sur l'axe 2, la croissance en biomasse des arbres est positivement corrélée avec la proportion de petites tiges, et négativement corrélée avec la proportion de grosses tiges. Le gain de biomasse par recrutement est lié à une proportion élevée de petites tiges et à une biomasse et une densité en

arbres élevées. Trois groupes de carrés peuvent être mis en évidence sur le plan factoriel associé à ces 2 axes. Le premier groupe (9+10) est caractérisé par une forte biomasse sur pied en 2004, un fort bilan de biomasse entre 2004 et 2006, des pertes de biomasse par mortalité faibles, une proportion de petites tiges élevée et une proportion faible de gros arbres. Le deuxième groupe (1+2) est caractérisé par une biomasse en 2004 forte, un bilan moins élevé que dans le premier groupe, une perte de biomasse par mortalité faible, une proportion de gros arbres élevée et de petites tiges faible. Le troisième groupe est caractérisé par des parcelles avec une faible biomasse sur pied initiale, et un bilan de biomasse faible voire négatif, associé à une forte perte de biomasse par mortalité de 2004-2006.

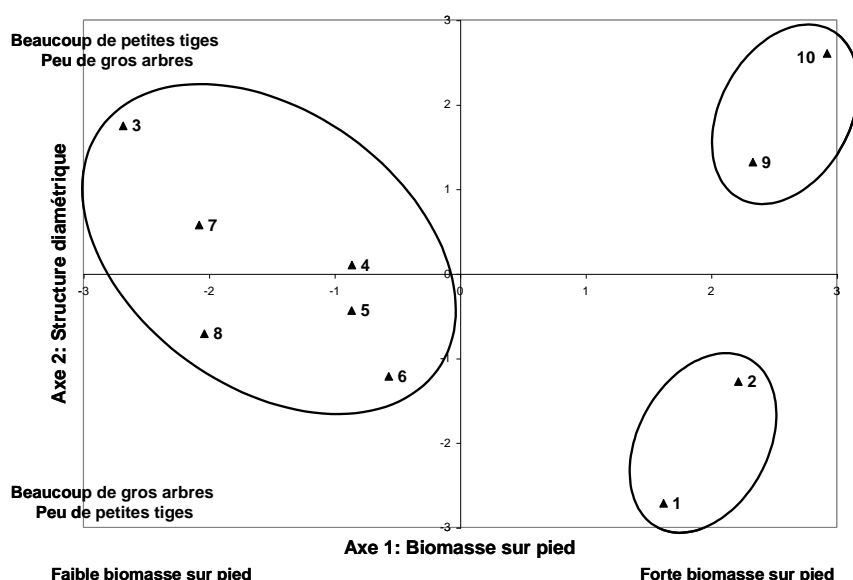


Figure 24: Position des carrés sur les deux axes principaux de l'ACP.

### 3.4 Confrontation des résultats des deux méthodes

L'analyse des données de flux obtenues au niveau de la tour a permis de mettre en évidence une séquestration de 0,73 Tc/ha/an pour 2004 et de 1,55 Tc/ha/an pour 2005, ce qui fait une valeur moyenne de NEP de 1,14 Tc/ha/an pour ces deux années.

Nous avons estimé le  $\Delta\text{Sagb}(\text{gx})$  en Tc/ha/an sur la zone de mesure de la tour (à régime de vent moyen) grâce au  $\Delta\text{Sagb}$  moyen par type de sol ( $\Delta\text{Sagb}$ ) et à la proportion de chaque type de sol dans cette zone. Nous avons utilisé la même méthode pour calculer  $\text{AGBmorts}(\text{gx})$  sur la zone de la tour.

<i>Sol</i>	<i>Arecrue</i>	<i>AGBcroissance</i>	<i>AGBmorts</i>	<i><math>\Delta\text{Sagb}</math></i>	<i>Proportion</i>	<i><math>\Delta\text{sagb} \times \text{Proportion}</math></i>	<i><math>\text{AGBmorts} \times \text{Proportion}</math></i>
C	0,01	5,17	1,72	3,45	0,25	0,86	0,43
T	0,02	5,67	3,57	2,11	0,35	0,74	1,25
S	0,02	5,89	7,79	-1,88	0,27	-0,51	2,10
BF	0,01	5,08	7,11	-2,02	0,13	-0,26	0,92
Total					1,00	<b>0,83</b>	<b>4,71</b>

Tableau 5: Calcul du  $\Delta\text{Sagb}(\text{gx})$  et de  $\text{AGBmorts}(\text{gx})$  sur la zone de mesure de la tour Guyaflux quand le régime de vent est moyen. Arecrue=accroissement de recrues entre 2004 et 2006 recalculée en Tms/ha/an ; AGBcroissance= accroissement de biomasse entre 2004 et 2006 des arbres en Tms/ha/an ; AGBmorts=biomasse des morts entre 2004 et 2006 en Tms/ha/an ;  $\Delta\text{Sagb}$ =variation du stock de carbone contenu dans la biomasse aérienne entre 2004 et 2006 par type de sol en Tms/ha/an.

Proportion=proportion de surface occupée par chaque type de sol sur la zone de mesure de la tour. Les valeurs positives correspondent à un stockage de biomasse et les valeurs négatives à un destockage.

Le stock de carbone dans la biomasse aérienne a augmenté de 0,42 Tc/ha/an (0,83 Tms/ha/an) en moyenne sur la zone de mesure de la tour entre 2004 et 2006. Cette valeur est faible car les pertes de biomasse par mortalité ont été très élevées avec une valeur qui atteint 2,35 Tc/ha/an (4,71 Tms/ha/an) durant les années étudiées. Si l'on remplace NEP (=1,14 Tc/ha/an),  $\Delta\text{Sagb}(\text{gx})$  (=0,42 Tc/ha/an),  $\text{AGBmorts}(\text{gx})$  (=2,35 Tc/ha/an) dans l'égalité du paragraphe 2.3, on peut en déduire que la décomposition des arbres morts entre 2004 et 2006 et la variation de stock de carbone dans le sol ont entraîné une émission de 1,63 Tc/ha/an sur la zone de mesure de la tour entre 2004 et 2006.

## **4 Discussion**

### **4.1 Structure forestière en 2004**

Les valeurs moyennes de biomasse sur pied, de surface terrière ou de densité en arbres obtenues en 2004 sur les carrés du dispositif de Guyaflux (Figure 14, Figure 13, Figure 12) sont dans la fourchette des valeurs obtenues sur les parcelles témoins (non exploitées) du dispositif de Paracou (7 parcelles de 6.25 ha chacune) ou dans les forêts naturelles du réseau de placettes permanentes de Guyane qui font 6 ha chacune (Blanc *et al.* 2006). Par contre, les valeurs moyennes de biomasse sur pied sont très supérieures à celles obtenues dans certaines forêts du Brésil (Keller *et al.* 2001, Cummings *et al.* 2002). L'amplitude des valeurs de biomasse, surface terrière et densité en arbres est très élevée, supérieure à celle observée entre les autres parcelles du dispositif de Paracou; la variabilité est donc très grande au niveau de la structure de la forêt entre les différents carrés de Guyaflux. De plus, entre les carrés, nous avons des différences de structure diamétrique et de composition floristique (Figure 15, Figure 17). Cette grande variabilité est probablement à associer avec la taille réduite des carrés étudiés ici (0,49 ha contre 6,25 ha pour les autres carrés de Paracou) et la complexité de l'organisation spatiale de cet écosystème à différentes échelles. Une autre hypothèse pour expliquer cette variabilité pourrait être l'état sylvigénétique actuel de ces différents carrés. Le dispositif de Paracou est localisé dans la bande côtière où l'on peut considérer qu'aucune exploitation forestière n'a eu lieu au cours des derniers siècles. Cependant, cette forêt peut être considérée comme une mosaïque de petites forêts dans des conditions de maturité par régénérations distinctes, du fait de la présence régulière de chablis ou volis (1% de la surface de cet écosystème est perturbé chaque année naturellement).

### **4.2 Composantes du bilan de biomasse entre 2004 et 2006**

Des variations de biomasse aérienne ont pu être mesurées entre 2004 et 2006 sur les carrés étudiés (Figure 18). Ces variations sont faibles, proportionnellement à la biomasse sur pied (en moyenne environ 0,8 % par an), et de l'ordre de grandeur des variations observées dans d'autres forêts tropicales humides non perturbées (Phillips *et al.* 1998, Malhi *et al.* 2004, Miller *et al.* 2004). Ces variations sont la résultante de 3 processus avec des amplitudes distinctes entre les carrés : l'accroissement des arbres sur pied et le recrutement de nouveaux arbres dans les classes de diamètre considérées, qui entraînent un gain de biomasse, et la chute d'arbres par sénescence ou chablis naturel, qui constitue une perte de biomasse aérienne. L'accroissement des arbres est responsable d'un gain de biomasse moyen de 5,52 Tms/ha/an (Figure 19) ce qui correspond à environ 95% du gain de biomasse annuel et environ 1 % de la biomasse sur pied. La variabilité de l'accroissement des arbres entre les carrés est faible même si nous observons des différences significatives entre les carrés. L'accroissement moyen en circonférence des arbres est de l'ordre de 0,5 cm par an sur les carrés de Guyaflux, avec toutefois des différences d'accroissement entre les classes de diamètre puisque les gros arbres poussent plus en circonférence que les petites tiges (données non montrées). Ceci est

probablement lié au fait que les gros arbres ont plus accès à la lumière et une plus grande surface foliaire que les petits ; leur GPP est donc plus forte. Il est intéressant de noter ici que si on considère que les gros arbres, qui mesurent environ trois mètres de circonférence, croissent en moyenne de 0,5 cm par an, leur âge est supérieur à 500 ans. Le recrutement contribue à une part très infime du gain annuel de biomasse aérienne (5 % en moyenne). Il représente en effet un gain moyen de seulement 0,29 Tms/ha/an (Figure 19), ce qui correspond, en nombre de tiges, à une moyenne proche de 6 arbres par ha et à un taux de recrutement moyen d'environ 1% (entre 0,2 et 2%). Nos résultats ne nous ont pas permis de mettre en évidence si des espèces particulières sur cette zone forestière avaient un plus fort recrutement que les autres. On a une grande variabilité de recrutement entre les carrés ; les carrés qui avaient une forte biomasse et une proportion élevée de petites tiges en 2004 ont plus gagné de biomasse par recrutement que les autres (Figure 23). Ceci suggère que les carrés qui avaient déjà un fort recrutement en 2004 (beaucoup de petites tiges et forte densité en arbres) ont continué à avoir un fort recrutement entre 2004 et 2006. Les pertes de biomasse aérienne annuelles par mortalité sont de l'ordre de grandeur des gains de biomasse par croissance et recrutement, avec une moyenne de 5,15 Tms/ha/an (Figure 19). Ceci correspond à un peu plus de 1% de la biomasse sur pied. Le taux de mortalité moyen est de 1,7%, ce qui représente en moyenne 9 arbres morts par carrés et par an. Cependant, la mortalité observée entre 2004 et 2006 est très variable d'un carré à l'autre. L'amplitude des valeurs de pertes de biomasse est en effet de 12 Tms/ha/an. Les arbres qui sont morts entre 2004 et 2006 ne faisaient pas partie d'une espèce ou d'une famille en particulier. Leur répartition diamétrique était proche de celle des arbres sur pied. De plus, aucune relation n'a pu être mise en évidence entre des différences de perte de biomasse par mortalité et de structure diamétrique (Figure 23). Il est à noter cependant que les arbres morts sont agrégés. La mortalité observée ne semble donc pas aléatoire. Elle est probablement associée à la présence, à un instant donné, de chablis dans un carré, qui peuvent entraîner, suite à de forts coups de vent, la chute d'arbres (chablis) ou de grosses branches (volis) par paquets. Le carré 7, par exemple, présente deux grosses zones de chablis qui ont entraîné une perte de biomasse de plus de 12 Tms/ha/an entre 2004 et 2006 (Figure 19). La plus forte mortalité a eu lieu dans les carrés qui avaient déjà une biomasse sur pied faible en 2004. Soit cette liaison est due au hasard, soit ces carrés sont actuellement et depuis une vingtaine d'années dans une phase sylvigénétique que l'on appelle régression (Puig 2001).

### **4.3 Effets des différents types de sol**

Les différences de types de sol entre les carrés ne sont pas responsables de différences significatives de recrutement et de croissance sur les carrés de Guyaflux pendant la période étudiée (Figure 22). Il semble cependant y avoir un effet du type de sol sur les pertes de biomasse par mortalité. Il se peut que la forte mortalité observée dans les bas-fonds et les sols sableux soit due respectivement à un enracinement superficiel et à un sol très meuble facilitant donc le déracinement des arbres. Il est important de souligner ici que les arbres qui tombent, dans leur grande majorité, ne sont pas cassés mais déracinés. Pour l'instant il est cependant difficile de mettre en évidence un effet du type de sol sur les composantes du bilan et donc sur le bilan lui-même d'autant plus que le type de sol n'est pas le seul facteur variant entre les carrés, nous avons en effet des différences au niveau des paramètres de structure des carrés.

### **4.4 Bilan de biomasse entre 2004 et 2006**

Nous avons une très grande variabilité au niveau du bilan de biomasse entre nos carrés pourtant très proches géographiquement. Les valeurs calculées sont en effet comprises entre - 6,63 et 6,14 Tms/ha/an. Globalement, le bilan de biomasse vient de gains de biomasse

(principalement par croissance et dans une plus faible mesure par recrutement) assez peu variables entre les carrés et de pertes de biomasse par mortalité très variables puisque dues à de gros châblis. La variabilité dans le bilan est donc très fortement corrélée négativement à la variabilité de mortalité entre carrés (Figure 20, Figure 23). Une forte mortalité conduit dans certains carrés à un destockage de carbone sur cette période (Figure 19). Les variations de recrutement n'expliquent pas cette variabilité du bilan, et la croissance ne l'explique que quand la mortalité est faible. La variabilité du bilan de biomasse n'est en aucun cas liée avec une variabilité de la structure diamétrique entre les carrés. Elle est par contre très fortement corrélée à des variations de biomasse sur pied en 2004. Plus la biomasse sur pied était forte en 2004, plus le bilan a été fortement positif entre 2004 et 2006 (Figure 23). Nos résultats de bilan de biomasse par carrés sont cohérents avec ceux de Paracou à l'échelle de périodes de 2 ans. Les résultats du CIRAD montrent en effet une très grande variabilité spatiale du bilan de biomasse entre les parcelles non exploitées de Paracou mais surtout temporelle au sein d'une même parcelle qui selon la période stocke ou destocke du carbone au niveau de sa biomasse aérienne (Blanc *et al.* 2006). La corrélation entre la variabilité du bilan de biomasse et de la mortalité que l'on a mise en évidence dans les carrés de Guyaflux se retrouve également dans les parcelles de Paracou. Par contre, dans d'autres forêts tropicales humides en Amazonie, la variabilité de bilan de biomasse est plutôt expliquée par une variabilité dans la croissance des arbres et non pas par la mortalité (Chave J., comm. pers.).

#### **4.5 Confrontation des résultats des deux méthodes**

Globalement, la séquestration de carbone dans la biomasse aérienne sur la zone de mesure de la tour estimée à partir des mesures biométriques est cohérente avec la valeur moyenne de NEP obtenue par les mesures de flux au niveau de la tour entre 2004 et 2006 (paragraphe 3.4.) Nos résultats suggèrent que la biomasse aérienne a stocké 0,42 Tc/ha/an entre 2004 et 2006 sur la zone de mesure de la tour. Les arbres morts entre 2004 et 2006 constituent un stock provisoire de carbone important ici égal à 2,35 Tc/ha/an avant d'être décomposés. Ceci nous conduit à penser que la décomposition des arbres morts entre 2004 et 2006 et la variation de stock de carbone dans le sol ont été responsables sur la période et la zone étudiées d'une émission de 1,63 Tc/ha/an. On ne peut pas séparer ces deux termes pour l'instant car nous n'avons pas encore assez d'informations à ces sujets. Ces valeurs sont bien entendu des estimations puisque l'équation du paragraphe 2.3 n'est pas une égalité stricte. Les deux approches sont en effet difficilement comparables. Elles utilisent des méthodes avec des précisions et des biais différents.

#### **4.6 Phases sylvigénétiques**

Les carrés que nous avons étudiés présentent une très grande variabilité aussi bien au niveau des paramètres structuraux que du bilan de biomasse alors qu'ils sont très proches géographiquement les uns des autres. Il est donc difficile d'intégrer nos résultats à l'échelle d'un écosystème. Nous avons tout de même pu faire trois groupes de carrés selon leur structure et leur bilan de biomasse pour la période étudiée (Figure 24). Le premier regroupe les carrés 1 et 2 et semble être proche d'un état d'équilibre. Il pourrait s'agir de zones homéostatiques âgées (Puig 2001). Il faut cependant garder à l'esprit que ces zones homéostatiques ne le restent pas indéfiniment et finissent par subir une phase de régression. Du fait de forts coups de vent et un sol très humide en saison des pluies, douze arbres (biomasse totale perdue = 19 Tms) notamment sont tombés sur le carré 1 depuis la campagne de mesure dans un grand chablis. Les carrés 9 et 10 constituent le deuxième groupe, ils pourraient être considérés comme des zones dynamiques (Puig 2001). Le troisième groupe est composé des carrés 3 à 8. Il pourrait s'agir de zones en phase de régression (Puig 2001). Il est possible que la grande variabilité dans la structure et le bilan de biomasse que l'on peut

observer entre nos carrés soit due au fait que nos carrés sont dans des phases sylvigénétiques différentes. Nous avons très peu de recul puisque nos résultats portent sur deux ans de mesure seulement, ceci est donc une hypothèse qu'il faudra vérifier après plusieurs campagnes de mesures. Une étude phytoécologique portant sur la proportion de dryades et de pionnières pourrait apporter des éléments pour contrôler la validité de ces hypothèses.

## **5 Conclusion**

La forêt tropicale humide présente sur le dispositif de Guyaflux et plus généralement à Paracou, stocke actuellement du carbone dans sa biomasse aérienne. Cela signifie que cette forêt n'est pas en équilibre avec son environnement. Deux hypothèses peuvent expliquer ce phénomène. Soit l'augmentation de la concentration atmosphérique en CO<sub>2</sub> favorise la production primaire brute et donc l'accumulation de biomasse dans les arbres. Soit cette forêt a subi des perturbations plus ou moins anciennes. En effet, depuis la dernière ère glaciaire datant de 10000 ans, il semblerait que la Guyane ait connu des épisodes de sécheresse intense qui ont entraîné des paléoincendies à la saison sèche (Charles-Dominique *et al.* 2000). A l'occasion de tels épisodes, la forêt de Paracou aurait régressé, elle serait donc actuellement dans une phase de récupération de sa biomasse. Des indices de ces épisodes d'incendies ont été retrouvés dans la forêt d'ECOFIT proche de celle de Paracou, cette hypothèse est donc très probable. Dans tous les cas, le stockage de carbone dans la biomasse aérienne ne pourra pas être infini. Des ressources telles que l'eau et les éléments minéraux risquent en effet de devenir des facteurs limitants la croissance (Jacques Roy, comm. Pers.). Il est probable que sur le long terme les changements climatiques induits par l'augmentation de la concentration atmosphérique en gaz à effet de serre aient un impact négatif sur le stockage de carbone dans les forêts tropicales humides. En effet, une diminution des précipitations non négligeable est prévue au niveau de l'équateur (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat 2001) ce qui risque sur le long terme d'entraîner une régression des forêts tropicales humides au profit de savanes. De plus il semble que l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique favorise le développement des lianes. Or les lianes pèsent sur les arbres et risquent d'entraîner une mortalité accrue des arbres dans un premier temps (Phillips *et al.* 2002, Wright 2005). De plus l'augmentation de température prévue risque de stimuler l'activité des microorganismes du sol et ainsi accroître la décomposition de la litière ce qui aurait pour effet de diminuer le stockage de carbone au niveau du sol. La tendance actuelle des forêts tropicales humides est globalement au stockage de carbone, mais il faut garder à l'esprit que cette tendance peut rapidement s'inverser si la température atmosphérique augmente trop ou si la sécheresse devient trop forte... Or ces phénomènes sont prévus pour les années futures. Il est donc difficile de spéculer sur les bilans de carbone futurs.

## **6 Bibliographie**

- Araùjo T. M., Higuchi N. and Carvalho Jùnior J. A. d. (1999). "Comparison of formulae for biomass content determination in a tropical rain forest site in the state of Pará, Brazil." *Forest Ecology and Management* **117**: 43-52.
- Aubinet M., Grelle A., Ibrom A., Rannik U., Moncrieff J. B., Foken T., Kowalski A. S., Martin P. H., Berbigier P., Bernhofer C., Clement R., Elbers J. A., Granier A., Grünwald T., Morgenstern K., Pilegaard K., Rebmann C., Snijders W., Valentini R. and Vesala T. (2000). "Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The euroflux methodology." *Advances in Ecological Research* **30**: 113-175.
- Barret J., Ed. (2001). *Atlas illustré de la Guyane*, IRD Editions.



- Blanc L., Echard M. and Gourlet-Fleury S. (2006). Analyse dendrométrique des forêts naturelles et exploitées en forêt tropicale humide de Guyane française. Données issues des dispositifs permanents. 1-26.
- Bordères M. (2001). Aménagement forestier et gestion durable des forêts. Guyane ou le voyage écologique. Richard-Hansen C and Le Guen R, Roger le Guen: 326-331.
- Charles-Dominique P., Absy M.-L., Larpin D., Ledru M.-P., Riéra B., Servant M., Sarthou C., Tardy C. and Turcq B. (2000). Incidents climatiques et modifications de l'écosystème forestier, depuis 3000 ans en Guyane française. Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux. M. Servant and S. Servant-Vildary: 71-75.
- Chave J., Andalo C., Brown S., Cairns M. A., Chambers J. Q., Eamus D., Fölster H., Fromard F., Higuchi N., Kira T., Lescure J. P., Nelson B. W., Ogawa H., Puig H., Riéra B. and Yamakura T. (2005). "Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests." Oecologia **145**: 87-99.
- Chave J., Riéra B. and Dubois M. A. (2001). "Estimation of biomass in a neotropical forest of French Guiana: spatial and temporal variability." Journal of Tropical Ecology **17**: 79-96.
- Clark D. A. (2002). "Are tropical forests an important carbon sink? reanalysis of the long-term plot data." Ecological Applications **12**(1): 3-7.
- Cummings D. L., Kauffman J. B., Perry D. A. and Hughes R. F. (2002). "Aboveground biomass and structure of rainforests in the southwestern Brazilian Amazon." Forest Ecology and Management **163**: 293-307.
- De Grandville J.-J. (1996). Les formations végétales de la bande côtière. Le littoral guyanais: fragilité de l'environnement: 47-63.
- Fearnside P. M. and Guimarães W. M. (1996). "Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia." Forest Ecology and Management **80**: 35-46.
- Grace J. (2004). "Understanding and managing the carbon cycle." Journal of Ecology **92**: 189-202.
- Grace J. C., Malhi Y., Lloyd J., Mc Intyre J., Miranda A. C., Meir P. and Miranda H. S. (1996). "The use of eddy covariance to infer the net carbon dioxide uptake of Brazilian rain forest." Global Change Biology **2**: 209-217.
- Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (2000). L'utilisation des terres, le changement d'affectation des terres et la foresterie. Résumé à l'intention des décideurs. 30.
- Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (2001). Changements climatiques 2001: Rapport de synthèse. Résumé à l'intention des décideurs. 37.
- Hoshizaki K., Niiyama K., Kimura K., Yamashita T., Bekku Y., Okuda T., Quah E. S. and Supardi N. M. N. (2004). "Temporal and spatial variation of forest biomass in relation to stand dynamics in a mature, lowland tropical rainforest, Malaysia." Ecological Research **19**: 357-363.
- Ichii K., Hashimoto H., Nemani R. and White M. (2005). "Modeling the interannual variability and trends in gross and net primary productivity of tropical forests from 1982 to 1999." Global and Planetary Change **48**: 274-286.
- Keller M., Palace M. and Hurtt G. (2001). "Biomass estimation in the Tapajos National Forest, Brazil - Examination of sampling and allometric uncertainties." Forest Ecology and Management **154**: 371-382.
- Kruijt B., Elbers J. A., Von Randow C., Araujo A. C., Oliveira P. J., Culf A. D., Manzi A. O., Nobre A. D., Kabat P. and Moors E. J. (2004). "The robustness of eddy correlation fluxes for Amazon rain forest conditions." Ecological Applications **14**(4): 101-113.
- Malhi Y., Baker T. R., Phillips O. L., Almeida S., Alvarez E., Arroyo L., Chave J., Czimczik C. I., Fiore A. D., Higuchi N., Killeen T. J., Laurance S. G., Laurance W. F., Lewis S.

- L., Montoya L. M. M. D., Monteagudo A., Neill D. A., Vargas P. N., Patiño S., Pitman N. C. A., Quesada C. A., Salomao R., Silva J. N. M., Lezama A. T., Martinez R. V., Terborgh J., Vinceti B. and Lloyd J. (2004). "The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots." Global Change Biology **10**: 563-591.
- Malhi Y., Baldocchi D. D. and Jarvis P. G. (1999). "The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests." Plant, Cell and Environment **22**: 715-740.
- Malhi Y. and Grace J. (2000). "Tropical forests and atmospheric carbon dioxide." Trends in Ecology and Evolution **15**(8): 332-337.
- Miller S. D., Goulden M. L., Menton M. C., Da Rocha H. R., De Freitas H. C., Silva Figueira A. M. E. and De Sousa C. A. D. (2004). "Biometric and micrometeorological measurements of tropical forest carbon balance." Ecological Applications **14**(4): 114-126.
- Phillips O. L., Malhi Y., Higuchi N., Laurance W. F., Nunez P. V., Vasquez R. M., Laurance S. G., Ferreira L. V., Stern M., Brown S. and Grace J. (1998). "Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots." Science **282**: 439-442.
- Phillips O. L., Martinez R. V., Arroyo L., Baker T. R., Killeen T., Lewis S. L., Malhi Y., Mendoza A. M., Neill D., Vargas P. N., Alexiades M., Ceron C., Fiore A. D., Erwin T., Jardim A., Palacios W., Saldias M. and Vinceti B. (2002). "Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests." Nature **418**: 770-774.
- Puig H. (2001). La forêt tropicale humide, Belin.
- Puig H., Riéra B. and Lescure J. P. (1990). "Phytomasse et productivité." Bois et Forêts des Tropiques **220**: 25-32.
- UMR Ecofog. Mariwenn. Base de données des espèces de Guyane.  
<http://ecofog.cirad.fr/Mariwenn/>.
- Vourlitis G. L., Priante Filho N., Hayashi M. M. S., Nogueira J., Raiter F., Hoegel W. and Campelo J. H. J. (2004). "Effects of meteorological variations on the CO<sub>2</sub> exchange of a Brazilian transitional tropical forest." Ecological Applications **14**(4): 89-100.
- Wright S. J. (2005). "Tropical forests in a changing environment." Trends in Ecology and Evolution **20**(10): 553-560.

## 7 Annexes

### 7.1 Annexe 1

<i>Carré</i>	<i>Campagne</i>	<i>Sol</i>	<i>Biomasse sur pied T/ha</i>	<i>Surface terrière m²/ha</i>	<i>Densité arbres/ha</i>	<i>Indice de Shannon et Weaver</i>	<i>Répartition diamétrique en %</i>			<i>Densité moyenne du bois</i>
							<i>10 à 20 cm</i>	<i>20 à 40 cm</i>	<i>sup à 40 cm</i>	
1	2004	C	542	35,6	561,2	5,89	51,6	34,9	13,5	0,73
	2006		544	35,6	551	5,89	51,9	33,7	14,4	0,73
2	2004	BF	508	34,3	577,6	6,01	58	28,6	13,4	0,73
	2006		513	34,6	579,6	6,01	57,7	28,5	13,7	0,73
3	2004	S	304	25,2	544,9	5,97	57,7	34,8	7,5	0,66
	2006		299	24,7	522,4	5,97	58,6	33,6	7,8	0,66
4	2004	T	382	27,6	510,2	5,88	62	26,4	11,6	0,72
	2006		387	27,9	510,2	5,88	62	26	12	0,72
5	2004	S	445	31,5	524,5	6,02	55,3	31,1	13,6	0,71
	2006		440	31	498	6,02	54,1	32,4	13,5	0,71
6	2004	S	440	30,2	526,5	5,56	61,6	26	12,4	0,72
	2006		442	30,2	520,4	5,56	61,6	26,3	12,2	0,72
7	2004	BF	410	32,7	634,7	5,1	58,8	31,5	9,6	0,66
	2006		400	32,1	624,5	5,1	59,5	31,4	9,2	0,66
8	2004	T	366	25,9	512,2	5,7	57,4	31,5	11,2	0,72
	2006		364	25,4	504,1	5,7	57,1	32,4	10,5	0,72
9	2004	C	463	34,4	708,2	6	56,5	34,6	8,9	0,73
	2006		473	35,1	720,4	6	57,2	34	8,8	0,73
10	2004	T	502	32,8	669,4	6,07	64,9	25	10,1	0,73
	2006		513	33,5	683,7	6,07	65,4	24,8	9,9	0,73

**Tableau 6 : Variables structurales mesurées par carrés de Guyaflux en 2004 et 2006**

## 7.2 Annexe 2

1 Lecythis persistens Eschweilera sagotiana Vouacapoua americana Licania heteromorpha Pogonophora schomburgkiana Eschweilera coriacea Oxandra asbeckii Licania alba Carapa procera Iryanthera sagotiana Licania membranacea Simaba cedron	2 Lecythis persistens Eperua falcata Eschweilera sagotiana Eperua grandiflora Licania heteromorpha Eschweilera coriacea Iryanthera hostmannii Iryanthera sagotiana Oenocarpus bataua Licania membranacea Pradosia cochlearia Protium opacum	3 Lecythis persistens Tovomita Eschweilera coriacea Inga Drypetes fanshawei Pourouma Oenocarpus bataua Poraqueiba guianensis Sterculia pruriens	4 Lecythis persistens Eschweilera coriacea Eperua falcata Gustavia hexapetala Pradosia cochlearia Iryanthera sagotiana Pouteria gonggrijpii Dicorynia guianensis Licania heteromorpha Mouriri crassifolia
5 Iryanthera sagotiana Licania alba Lecythis persistens Goupia glabra Eschweilera coriacea Micropholis guyanensis Oenocarpus bataua Drypetes fanshawei Vouacapoua americana	6 Tovomita Eschweilera coriacea Gustavia hexapetala Carapa procera Drypetes fanshawei Pouteria gonggrijpii Garcinia madruno Inga Iryanthera sagotiana Iryanthera hostmannii	7 Eperua falcata Lecythis persistens Eschweilera coriacea Oenocarpus bataua Protium opacum Euterpe oleracea Carapa procera Caraipa Tabebuia insignis Iryanthera hostmannii Symphonia globulifera	8 Lecythis persistens Eschweilera coriacea Gustavia hexapetala Iryanthera sagotiana Licania alba Pradosia cochlearia Trichilia schomburgkii Eschweilera sagotiana Sloanea
9 Eschweilera sagotiana Vouacapoua americana Eperua falcata Lecythis persistens Oxandra asbeckii Licania membranacea Gustavia hexapetala Carapa procera Licania heteromorpha Symphonia sp. 1 Astrocaryum sciophilum Virola michelii	10 Lecythis persistens Licania heteromorpha Astrocaryum sciophilum Eschweilera sagotiana Oxandra asbeckii Pradosia cochlearia Eschweilera coriacea Licania alba		

Tableau 7 : Espèces les plus abondantes (plus de 2% de la densité en arbres) dans chaque carrés.