



Photo Rollet.

Guyane vénézuélienne. Massif de l'Imataca, Rio Grande, 110 km à l'est de Upata. Altitude 250 m.
Tache de régénération de Bampara : *Pouteria venosa* (Marl.) Baehni, installée sous un gros Bampara.

LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE EN FORÊT DENSE HUMIDE SEMPERVIRENTE DE PLAINE DE LA GUYANE VÉNÉZUÉLIENNE⁽¹⁾

par B. ROLLET,

Inspecteur principal des Eaux et Forêts d'Outre-Mer.

NATURAL REGENERATION IN THE DENSE SEMPERVIRENT FOREST IN THE PLAIN OF VENEZUELAN GUYANA

The author studies the natural regeneration of an undisturbed moist evergreen forest in Venezuelan Guyana. Two aspects are examined : the static aspect (number of seedlings per unit area ; spatial distribution and variability ; breakdown by trees, palms, lianas and herbaceous plants ; floristic richness and area-species curve) ; and the dynamic aspect (comparison of regeneration patches and surrounding stands).

There exist natural regenerations of floristic compositions sufficiently different from the surrounding stands for it to be possible to imagine a permanent modification of the latter by local intermingling on a small scale, while the floristic composition of a large area remains little affected.

(1) Le présent article est un résumé d'une partie de thèse en préparation au Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences, Toulouse. Prof. J.L. TROCHAIN.

The importance of the different constitutions of the lianas is revealed. The method of dissemination of seeds and fruits is also briefly examined, along with similar results of natural regeneration in other tropical countries.

RESUMEN

LA REGENERACION NATURAL EN BOSQUE DENSO SEMPERVIRENTE DE LLANURA DE LA GUYANA VENEZOLANA

El autor estudia la regeneración natural de un bosque denso sempervirente no perturbado, situado en la Guyana venezolana. Han sido examinados dos aspectos : el punto de vista estático : número de semilleros por unidad de superficie ; distribución espacial y variabilidad ; reparto en árboles, palmeras, lianas y herbáceas ; riqueza florística y curva área-especies y, asimismo, el punto de vista dinámico por comparación de parcelas de regeneración y de la plantación circundante.

En las regeneraciones naturales existen composiciones florísticas suficientemente diferentes de las plantaciones circundantes para que sea posible imaginar una modificación permanente de las mismas por micromezcla local, mientras que la composición florística de una gran superficie queda poco alterada.

La importancia de los distintos temperamentos de las lianas es puesta de manifiesto. La forma de diseminación de las semillas y de los frutos es brevemente estudiada, así como los resultados similares de regeneración natural disponibles en otros países tropicales.

DÉFINITION DE LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE.

Nous avons étudié en Guyane vénézuélienne l'état actuel de la régénération naturelle en forêt dense sempervirente de plaine, non perturbée*. Nous entendons par régénération naturelle l'ensemble des préexistants dans les peuplements, sans interventions sylvicoles.

La régénération naturelle peut désigner également l'ensemble des processus par lesquels la forêt dense se reproduit naturellement.

Le terme régénération naturelle a donc deux sens, un sens statique et un sens dynamique, qui seront considérés successivement.

La notion de régénération évoque des semis de petites dimensions mais elle peut se généraliser aux dimensions inférieures d'un peuplement : par exemple l'ensemble des tiges de 5 à 10 cm de diamètre par opposition à l'ensemble des tiges de 10 cm et plus. N'importe quel diamètre peut être pris pour séparer arbitrairement la régénération du peuplement.

Méthode d'étude :

Deux méthodes sont possibles : par recensement et par échantillonnage. La première méthode est forcément limitée à de petites surfaces, par des questions de temps et d'argent. Pour donner un ordre de grandeur on a trouvé en moyenne à l'hectare environ 100.000 semis ≥ 10 cm de haut en Guyane vénézuélienne. Il est donc hors de question de pouvoir compter autant de semis sur de grandes surfaces, même en se limitant à noter la présence des espèces.

La deuxième méthode permet d'obtenir des renseignements représentatifs sur de grandes surfaces, même sans prendre de grands échantillons

* L'absence de perturbation est démontrée par la structure totale des peuplements et celle de la grande majorité des espèces dont les tiges par classes diamétriques se distribuent assez bien en exponentielle décroissante des petits diamètres vers les gros. De plus, l'absence de forêts secondaires jeunes ou vicilles, la rareté des espèces de lumière, l'absence de traces d'habitations antérieures forment cette conviction.

Actuellement il n'y a aucun habitant ni trace de cultures à l'intérieur du périmètre inventorié.

en fixant une taille et une équidistance de parcelles d'après le taux de sondage choisi et les moyens d'exécution disponibles.

Même lorsqu'on veut étudier le peuplement principal, par exemple l'ensemble des tiges supérieures ou égales à 10 cm, ou 20 cm de diamètre, un recensement devient matériellement impossible si l'on considère une surface importante et l'échantillonnage s'impose.

Nous avons donc été conduit à recenser le peuplement principal (≥ 10 cm de diamètre) et à échantillonner la régénération à des taux variant de 0,5 à 2 %.

MILIEU.

Les études de régénération ont été conduites à la périphérie du massif des Guyanes, en territoire vénézuélien, immédiatement au Sud de l'Orénoque et à l'Est du Caroni, approximativement entre les 61° et 62° de longitude ouest et à une latitude de 8° nord (Voir la carte ci-jointe).

Le relief est vallonné ; l'altitude varie entre 250 et 470 m. La roche mère est constituée de granit et de gneiss. Les précipitations sont supérieures à 2.000 mm et la saison sèche entre janvier et avril est variable en longueur et en intensité.

La forêt est dans son ensemble sempervirente, et dans la terminologie de BEARD elle pourrait s'appeler « seasonal wet evergreen forest », ce qui indique une saison sèche, mais pas assez marquée pour provoquer une caducité même partielle des feuilles sauf pour des individus isolés.

Le périmètre qui a été étudié à des fins commerciales* est un rectangle de 20 km de large sur 120 km de long environ.

Les rectangles élémentaires de 5 x 10 km dessinés sur la carte jointe dans les régions 01-02-03-04-05 ont été inventoriés d'une manière systématique

* Programa Forestal de Guayana : projet conjoint FAO, Ministère de l'Agriculture du Venezuela (Fonds spécial des Nations Unies) 1964-1968.

à 0,5 % pour les arbres ≥ 40 cm de diamètre et au 1/8 de cette intensité pour les arbres de 20 à 39 cm. Toutes les espèces ont été appelées et 300 espèces dépassant 40 cm de diamètre ont été reconnues.

En plus de cet inventaire commercial plusieurs dispositifs expérimentaux ont été installés pour des études floristiques et de régénération.

L'inventaire floristique consiste en 3 bandes continues de 25 m de large, d'une longueur d'environ 70 km dans les régions 01-02-03-04, pour lequel ont été appelées toutes les espèces ≥ 10 cm de diamètre.

Pour les études de régénération on dispose de parcelles de plusieurs dimensions (1 \times 1 m ; 1,25 \times 1,25 m ; 2 \times 2 m) représentant des taux d'échantillonnage différents (0,5 %, 1 % et 2 %).

A l'intérieur des parcelles de régénération nous avons compté tous les semis et tenté de nommer toutes les espèces, mais le nombre total d'espèces a certainement été sous-estimé par manque de connaissances des plantules, en particulier pour les lianes. On a tenu compte aussi des herbacées.

Les hauteurs sont notées à partir de 1 dm, par décimètre jusqu'à 1 m, puis par m.

Trois dispositifs expérimentaux appelés A B C ont été installés :

Dispositif A : 97 parcelles de 1,25 \times 10 m disposées tous les 500 m, le long d'une bande continue de 25 m de large et de 50 km environ inventoriée pour les arbres ≥ 10 cm de diamètre. Le taux de sondage global est 0,1 %. Chaque parcelle est subdivisée en 8 quadrats de 1,25 \times 1,25 m juxtaposés en file. La bande traverse d'est en ouest le massif inventorié (fig. c, p. 26).

Dispositif B : 100 quadrats de 1 \times 1 m à 100 m d'équidistance dans la région de Rio Grande, située grosso modo au centre du périmètre (fig. e, p. 26).

Dispositif C : 200 quadrats de 2 \times 2 m disposés systématiquement à raison de 2 par parcelle de 20 \times 20 m soit 50 par ha. Quatre ha répartis sur une distance de 1 km ont été ainsi étudiés à Rio Grande (fig. d, p. 26).

Ainsi qu'il a été dit plus haut, la notion de régénération peut être étendue aux diamètres les plus petits d'un peuplement. Les peuplements suivants ont été recensés à partir de 10 cm de diamètre pour les comparer aux parcelles de régénération décrites ci-dessus et qu'ils environnent.

— environ 50 km de bande continue de 25 m de large par parcelle de 12,5 \times 50 m (Inventaire floristique. Voir la carte).

— 100 parcelles de 10 \times 10 m d'un bloc de 1 km \times 1 km correspondant aux 100 quadrats de 1 \times 1 m ci-dessus (fig. e et carte).

— 4 parcelles de 1 ha à Rio Grande dans le coin SW du bloc expérimental.

— 2 groupes de 10 parcelles de 0,2 ha (Rio Grande) et de 6 parcelles de 0,2 ha (El Paraiso) ont en outre été comptés à partir de 5 cm de diamètre (Voir la carte).

I. LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE. ÉTAT DES SEMIS

Etude de 97 parcelles de régénération de l'inventaire floristique en bande (dispositif expérimental A, fig. c, p. 26).

On distingue les tiges de moins de 1 m (10 à 99 cm)

des tiges ≥ 1 m, toutes espèces réunies, en mettant à part les principaux types biologiques : arbres, lianes, herbacées et fougères, ainsi que les palmiers.

D'après le tableau 1 on voit que :

TABLEAU 1
RÉGÉNÉRATION NATURELLE. — DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL A

Répartition du nombre de tiges < 1 m et ≥ 1 m de haut par régions et principaux types biologiques dans 97 parcelles 1,25 \times 10 m soit une surface totale de 1.212,5 m² (soit environ 1/8 ha)

Région Nb. Parcelles	03 (00-10-20) 24			03 (01-02) 17			03 Total 41			02 32			04 24			Grand total 97		
	100 v	100 A	Total	100 v	100 A	Total	100 v	100 A	Total	100 v	100 A	Total	100 v	100 A	Total	100 v	100 A	Total
Arbres	2.264	471	2.735	818	204	1.112	3.082	765	3.847	1.599	581	2.131	1.909	481	2.340	6.580	1.777	8.357
Palmiers	49	3	52	13	2	15	62	5	67	37	6	43	30	3	33	129	14	143
Lianes	446	160	606	199	98	297	645	258	903	310	187	497	304	138	442	1.250	583	1.842
Autres Monocotylédones + Fougères.	78	30	108	139	13	152	217	43	260	24	10	34	103	12	115	344	65	409
Total du Nb. de tiges	2.337	664	3.501	1.169	407	1.576	4.006	1.071	5.077	1.960	784	2.744	2.346	584	2.930	8.312	2.439	10.751



Les palmiers sont peu abondants : 1 à 2 % des semis d'arbres ; de même les herbacées : 4 à 5 %. Par contre les lianes représentent de 1/5 à 1/3 du nombre des semis d'arbres.

Les 1.777 brins d'arbres et arbustes supérieurs ou égaux à 1 m de haut comptent 994 brins de moins de 1 cm de diamètre, 201 de 1 cm à 1,9 cm ; 167 de 2 à 2,9 cm ; 101 de 3 à 3,9 cm ; 75 de 4 à 4,9.

Le parterre d'un ha de forêt dense comprend en moyenne :

70.000 semis de 10 à 99 cm de haut,
12.500 brins de 1 m de haut et plus, mais inférieurs à 1 cm de diamètre,
7.500 brins \geq 1 cm et $<$ 10 cm de diamètre,
600 arbres \geq 10 cm de diamètre.

NOMBRE MOYEN DES TIGES DE RÉGÉNÉRATION POUR LES TROIS TYPES D'INVENTAIRES DISPONIBLES (dispositifs expérimentaux A-B-C).

TABLEAU 2

Nombre de tiges/m²

	Surface de régénération m ²	Toutes espèces		Lianes	
		$<$ 1 m	\geq 1 m	$<$ 1 m	\geq 1 m
Bloc 1 km \times 1 km Rio Grande (Dispositif B) . . .	100	9,07	1,64	2,29	0,38
4 hectares Rio Grande (Dispositif C)	800	4,53	1,73	1,21	0,44
Inventaire Floristique 02 (Dispositif A)	400	4,89	1,94	0,74	0,44
— 03 (Bandes 00-10-20)	300	9,46	2,21	1,49	0,53
— 03 (bandes 01-02)	212,5	5,50	1,91	0,94	0,46
— 04	300	7,82	1,94	1,01	0,46
-- Moyenne générale	1.212,5	6,83	1,98	1,03	0,46

On considère toutes les espèces ensemble (arbres + herbes + lianes) et les lianes à part (Tableau 2).

Le nombre de tiges est rapporté au m².

On note que le nombre de tiges \geq 1 m, toutes espèces ou lianes seulement, reste assez constant partout. Par contre le nombre de tiges $<$ 1 m montre de fortes variations locales dans des proportions de 1 à 2 (toutes espèces réunies) et de 1 à 3 (lianes).

Si on étudie, non plus le nombre de tiges, mais la présence d'une tige dans un quadrat, on voit que dans 776 quadrats de 1,25 \times 1,25 m, au moins une

tige $<$ 1 m est présente 758 fois et au moins une tige \geq 1 m est présente 660 fois (toutes espèces).

Pour les lianes $<$ 1 m et \geq 1 m ce nombre de présence est 491 et 360. Dans 97 parcelles de 1,25 \times 10 m, les chiffres sont respectivement : 97, 97, 96, 96, pour les tiges $<$ 1 m, les tiges \geq 1 m (toutes espèces) les lianes $<$ 1 m et les lianes \geq 1 m.

On observe donc une grande uniformité de répartition spatiale des tiges, ce qui veut dire que le parterre de la forêt quoique non densément occupé par les semis est très rarement sans régénération.

DISTRIBUTION ET VARIABILITÉ DU NOMBRE DES SEMIS.

On sépare les tiges \geq 1 m de haut et $<$ 1 m de haut.

Le type de distribution et le coefficient de variation correspondant sont évidemment dépendants de la taille des quadrats.

Si l'on considère toutes les espèces ensemble (arbres + lianes + herbes) les distributions du nombre de tiges \geq 10 cm de haut (tiges $<$ 1 m ou \geq 1 m) sont voisines de distributions de Poisson*

pour des quadrats 1 \times 1 m. Pour les quadrats de 1,25 \times 1,25 m, 2 \times 2 m, 1,25 \times 10 m, les distributions deviennent en cloche asymétrique étalée.

vant une loi de Poisson si le nombre de parcelles ayant 0, 1, 2... tiges est $N e^{-m}$, $N m e^{-m}$, $N m^2 e^{-m} / 2!$,... , m étant le nombre total de tiges divisé par N . Une propriété de la distribution de Poisson est que la moyenne est égale à la variance.

* Le nombre de tiges de N parcelles est distribué sui-



Photo B. Rollet.

Guyane vénézuélienne. Massif de l'Imataca, Rio Grande, à 110 km à l'Est de Upata. Altitude 250 m. Régénération de *Catostemma commune* Sandw. Les feuilles restent encore trifoliolées sur des arbres de 20 à 30 cm de diamètre puis deviennent simples à un âge avancé.

Il est probable que pour des parcelles d'un are, la distribution du nombre de semis (toutes espèces réunies) est voisine d'une distribution normale.

La variabilité décroît régulièrement pour les tiges ≥ 1 m quand la taille des parcelles augmente.

Le nombre moyen de tiges < 1 m donné ci-dessus (70.000 pour 1 ha) est connu à 9,2 % près avec la probabilité $P = 0,05$ à partir des 97 parcelles $1,25 \times 10$ m.

Le nombre des tiges ≥ 1 m (20.000 par ha) est connu à 8,5 % près, avec la probabilité $P = 0,05$.

Coefficient de variation %. Toutes espèces

		Tiges < 1 m	Tiges ≥ 1 m
100	Quadrats 1×1 m	60*	79
256	— $1,25 \times 1,25$ m ...	74	71
200	— 2×2 m	59	55
97	— $1,25 \times 10$ m	46	41

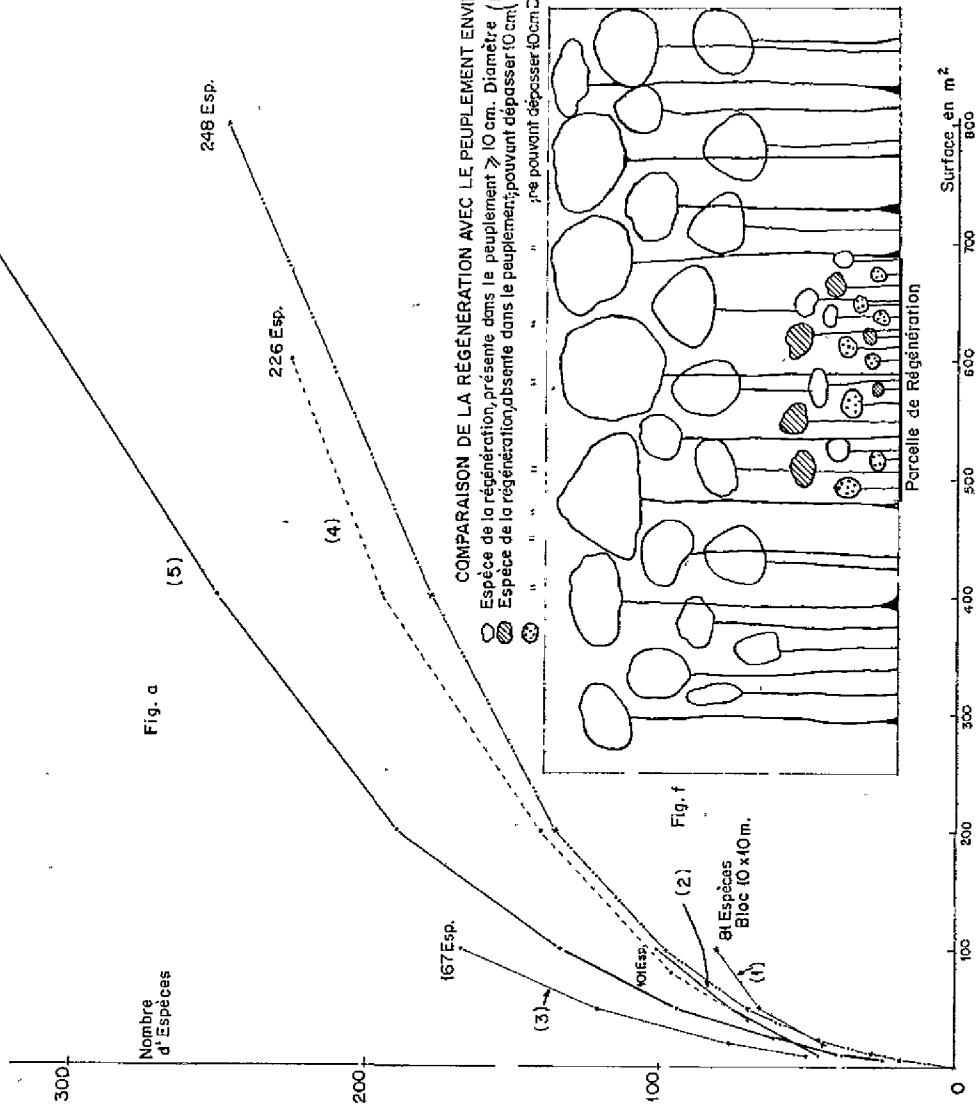
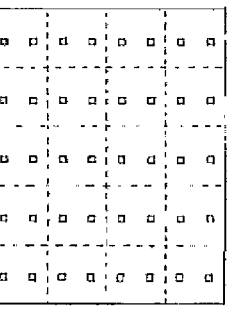
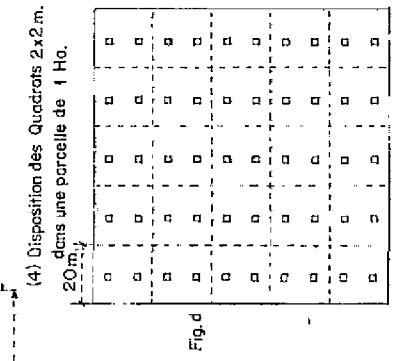
* On s'attendrait à une variabilité plus élevée. La densité locale des tiges < 1 m est beaucoup plus variable que celle des tiges ≥ 1 m (toutes espèces).

RÉGÉNÉRATION NATURELLE

COURBES AIRE - ESPÈCES (tiges > 10 cm de haut)

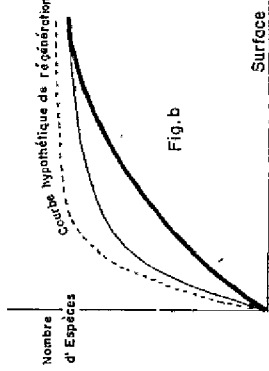
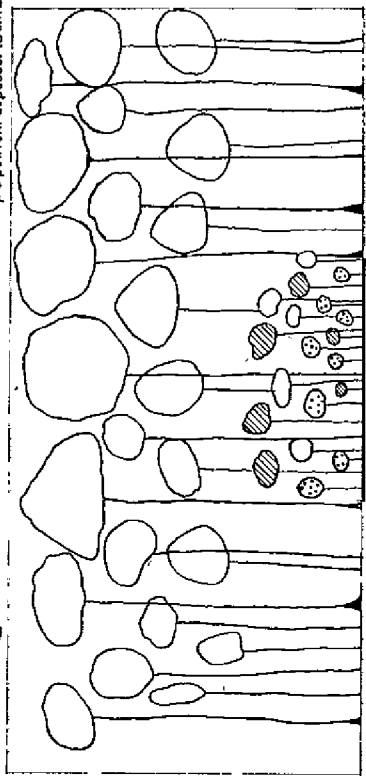
Expérience Rio Grande
 (1) Bloc 10 x 10 m. 100 quadrats 1 x 1 m. (Toutes espèces)
 (2) Bande 1 x 100 m. " " "
 (3) Grille 1 x 1 km " " "
 (4) 150 quadrats 2 x 2 m. Total 600 m² Arbres + Lianes + Herbes. Rio Grande
 (5) 128 parcelles 1,25 x 5 m. Total 800 m² Arbres + Lianes + Herbes. Inventaire floristique
 128 parcelles 1,25 x 5 m. " " Arbres seulement

Dispositif des Parcelles de Régénération 1,25 x 10 m. dans l'inventaire Floristique (5)



COMPARAISON DE LA RÉGÉNÉRATION AVEC LE PEUPEMENT ENVIRONNANT

● Espèce de la régénération, présente dans le peuplement > 10 cm. Diamètre (Esp. de lumière)
 ○ Espèce de la régénération, absente dans le peuplement; pouvant dépasser 10 cm. " " " " (Esp. d'ombre)
 ○ Espèce pouvant dépasser 10 cm. Diam.



RICHESSE FLORISTIQUE DE LA RÉGÉNÉRATION.

Voir les courbes Aire-Espèces (fig. a p. 26).

On appelle courbe Aire-Espèces la courbe obtenue en portant la surface en abscisse et le nombre d'espèces apparaissant sur cette surface en ordonnée.

Peu d'auteurs ont étudié d'une manière exhaustive les strates de semis en forêt dense sempervirente. (EMBERGER, MANGENOT et MIEGE 1950 a, 1950 b; MANGENOT 1955; GERMAIN et EVRARD 1956). Les surfaces suivantes : EMBERGER, MANGENOT et MIEGE : 150 m² et 150 m², MANGENOT : 320 m²; GERMAIN et EVRARD : 2 parcelles de 12 a, 7 de 25 a, 2 de 1 ha, ont été étudiées.

En extrapolant à partir de 320 m² avec 180 espèces et en supposant que le nombre d'espèces croisse linéairement en fonction du logarithme de la surface, MANGENOT (1955) estime le nombre total d'espèces pour 1 ha à 290-300 pour une association et 200 espèces pour une autre association (forêt de Côte-d'Ivoire).

GERMAIN et EVRARD trouvent (forêt de la région de Yangambi-Congo-Kinshasa) dans 2 parcelles de 1.200 m² les nombres totaux d'espèces suivants : 143 et 148 ; dans 7 parcelles de 2.500 m² : 190, 230, 239, 209, 200, 174, 171, et dans deux parcelles de 1 ha : 200 et 219 espèces. Ces deux derniers chiffres pour 1 ha paraissent étonnamment bas par rapport aux parcelles de 0,25 ha.

Les courbes aire-espèces, en particulier (1) (2) (3) de la figure a (graphique ci-contre) montrent que le nombre d'espèces d'une surface donnée varie énormément, selon l'échantillonnage employé. Il est imprudent d'extrapoler au-delà du double de la surface inventoriée.

Des études de distributions spatiales par espèce ont montré que la représentation du nombre des

espèces (y) en fonction de la surface (x) est intermédiaire entre une fonction logarithmique $y = (1 + L)$ et une fonction puissance $y = ax^m$ et qu'on sous-estime le nombre d'espèces en supposant qu'il est proportionnel au logarithme de la surface.

En Guyane vénézuélienne, la richesse floristique est beaucoup plus grande que dans la forêt à *Brachystegia laurentii* de Yangambi d'après les données de GERMAIN et EVRARD.

Sur 600 m², distribués par placeaux de 2 × 2 m dans 3 ha (à moins de 1 km de distance les uns des autres) on trouve 226 espèces de 10 cm de haut et plus (on a négligé les plantules < 10 cm de haut à cause des difficultés de reconnaissance et de leur caractère saisonnier et fugace).

Ce chiffre est comparable à ceux de MANGENOT (180 pour 320 m²) qui prévoit 200 espèces environ pour 600 m².

Les auteurs cités pensent que le modèle logarithmique d'accroissement des espèces est satisfaisant. Il n'est pas acceptable en Guyane vénézuélienne, d'où l'idée, si les données disponibles sont suffisamment représentatives, que les flores des forêts denses africaines relativement pauvres ont des courbes aire-espèces qui se saturent rapidement tandis que les flores amazonienne et indo-malaise, plus riches, ont (avec la même échelle des graphiques) des courbes plus tendues c'est-à-dire, que lorsqu'on augmente la surface, le nombre des espèces continue de s'accroître fortement sans qu'il soit possible de fixer une surface qui comprendrait tout le cortège d'espèces d'une association.

On ne traitera pas ici des groupements d'espèces dans la strate des semis.

II. DYNAMIQUE DE LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE

L'auteur s'est proposé de chercher si la composition floristique de la strate des semis reflète la composition floristique du peuplement environnant ≥ 10 cm de diamètre, et comment se font les substitutions éventuelles d'espèces, afin de savoir si la forêt dense change de composition sur de grandes

ou de petites surfaces ou si cette composition tend à rester inchangée à partir d'une surface donnée.

Il a procédé indirectement par comparaison de la composition floristique des parcelles de régénération et de celle du peuplement environnant.

COMPARAISON DE 97 PARCELLES DE RÉGÉNÉRATION ET DE LEUR PEUPLEMENT ENVIRONNANT. Dispositif expérimental A.]

Chaque parcelle de 1,25 × 10 m se trouve à l'intérieur d'une parcelle de 12,5 × 50 m dont on a inventorié les arbres ≥ 10 cm de diamètre (Voir fig. c).

Les semis ne pouvant donner que des arbustes < 10 cm de diamètre à l'état adulte sont écartés; on

ne considère que les semis de la parcelle de régénération dont les espèces peuvent donner des arbres ≥ 10 cm de diamètre.

On décompose ces semis en deux catégories (Voir fig. d) :

— les espèces qui existent aussi dans le peuplement environnant,

— les espèces présentes seulement dans la parcelle de régénération.

Les espèces de la parcelle de régénération sont alors comparées aux espèces ≥ 10 cm de diamètre du peuplement environnant situées sur des parcelles de deux tailles : $12,5 \times 50$ m et 25×100 m, soit des surfaces 50 et 200 fois plus grandes que pour la régénération. On note les nombres d'espèces et les nombres de tiges correspondants pour les tiges ≥ 1 m et < 1 m de haut.

L'ensemble des données correspondant aux 97 groupes de valeurs (voir le tableau 1 pour 4 parcelles seulement) montre que le nombre d'espèces de la parcelle de régénération (PR) qui n'existent pas dans la parcelle environnante PI (arbres ≥ 10 cm) est en général plus grand que le nombre des espèces en commun, pour les tiges < 1 m de haut ou ≥ 1 m de haut.

Ainsi sur une petite fraction PR (1/50 ou 1/200) d'un peuplement PI ≥ 10 cm de diamètre (de 1/16 à 1/4 ha), il existe dans la strate des semis un nombre élevé d'espèces qui n'existent pas dans PI. On peut donc conclure qu'il y a dans la strate herbacée un apport latéral d'espèces important.

Quand on augmente la surface de la parcelle environnante (PI) celle-ci s'enrichit en espèces et le nombre d'espèces de la parcelle de régénération qui sont absentes de PI diminue.

Quand on compare la composition floristique de l'ensemble de plusieurs parcelles PR et celle de l'ensemble de plusieurs parcelles PI environnantes, et qu'on augmente progressivement leurs surfaces, le taux de sondage pour PR restant constant, un grand nombre d'espèces des parcelles PR tend

à se retrouver dans les parcelles PI et réciproquement.

Comme, en fait, on ne connaît la régénération que par un échantillon, il est difficile de déterminer une surface minimum pour laquelle le nombre d'espèces de tiges < 10 cm de diamètre (mais pouvant dépasser 10 cm) serait égal au nombre d'espèces des tiges ≥ 10 cm. Sur une telle surface, les espèces se remplaceraient localement entre strates ou catégories de diamètres. La surface serait en équilibre floristique global, sans s'appauvrir ni s'enrichir par apport extérieur tout en étant constamment le siège d'un brassage interne d'espèces. La composition floristique locale varierait sans cesse et il existerait une surface minimale (non au sens phytosociologique) pour laquelle la composition floristique serait constante.

On peut se demander si une telle surface minimale est déterminable et existe réellement. Pour une flore forestière donnée de forêt dense, il existe pour les arbres ≥ 10 cm, une courbe aire/espèces dont le dernier point correspond au nombre total d'espèces ≥ 10 cm de la flore et à la surface totale de la formation végétale. On a tout lieu de supposer que cette courbe est assez tendue.

La courbe aire/espèces des semis pouvant dépasser 10 cm de diamètre croît d'abord beaucoup plus vite (selon les données disponibles) puis plus lentement jusqu'à se terminer au point final de la courbe aire/espèces des arbres ≥ 10 cm et on ne voit guère la possibilité d'une surface minimale suggérée ci-dessus mais plutôt d'une surface pour laquelle le nombre d'espèces des tiges < 10 cm n'excéderait pas celui des tiges ≥ 10 cm d'une certaine quantité ou d'une certaine proportion, surface à partir de laquelle on parlerait d'équilibre floristique global, sous réserve des conventions adoptées.

TABLEAU 3

RÉGÉNÉRATION NATURELLE. — RÉGION 02

Comparaison des parcelles de régénération $1,25 \times 10$ m et de leur peuplement environnant $12,5 \times 50$ m et 25×100 m. Nombre d'espèces et Nombre de semis d'arbres pouvant dépasser 10 cm de diamètre < 1 m de haut et ≥ 1 m de haut. Chaque fraction est le nombre d'espèces sur le nombre de tiges correspondant. Exemple pour 4 parcelles.

Parcelle de régénération		Espèces présentes dans la parcelle de régénération							
		présentes dans le peuplement environnant				absentes du peuplement environnant			
		12,5 × 50 m		25 × 100 m		12,5 × 50 m		25 × 100 m	
Ligne	Parcelle	< 1 m	≥ 1 m	< 1 m	≥ 1 m	< 1 m	≥ 1 m	< 1 m	≥ 1 m
00	10	3/3	2/3	5/8	3/4	12/21	7/9	10/16	6/8
	20	2/5	1/2	7/12	2/3	22/26	4/4	17/19	3/3
	30	7/13	0/0	10/22	2/3	11/23	6/7	8/14	4/4
	40	7/22	4/4	12/33	6/6	17/32	9/10	12/21	7/8

RÉGÉNÉRATION DANS 4 PARCELLES DE 1 HA à RIO GRANDE.
Dispositif expérimental C (fig. d).

Dans chaque hectare (100 × 100 m), on prend un échantillon systématique de la régénération avec un taux de sondage de 2 % par quadrats de 2 × 2 m, à raison de deux quadrats par sous-parcelle de 20 × 20 m. Le peuplement principal est comme ci-dessus inventorié à partir de 10 cm de diamètre. On compare successivement dans chaque hectare le peuplement ≥ 10 cm de diamètre de 1, 2, 4, 8, 16 sous-parcelles 20 × 20 m aux 2, 4, 8, 16, 32 quadrats correspondants et on note dans chaque cas le nombre d'espèces des quadrats qui sont présentes (P) dans le peuplement environnant et celles qui sont absentes (A) de ce peuplement. Les 2 ha les

plus éloignés sont à moins de 1 km l'un de l'autre.

Quand le nombre de quadrats augmente (la surface du peuplement à laquelle on les compare augmentant dans la même proportion puisque le taux de sondage est constant), on voit que le nombre d'espèces absentes (A) du peuplement, augmente, mais plus lentement que le nombre d'espèces présentes (P) dans le peuplement. Cf. tableau 4 : pour l'ha n° 1, le nombre d'espèces (A) passe de 11 à 17 alors que les espèces (P) passent de 4 à 40 ; (A) est d'abord supérieur à (P) pour les petites surfaces puis devient progressivement inférieur à (P) quand les surfaces comparées augmentent.

TABLEAU 4

Nombre Quadrats 2 × 2 m	Ha N° 1		Ha N° 2		Ha N° 3		Ha N° 4	
	P	A	P	A	P	A	P	A
2	4/7	11/12	4/11	13/18	2/4	3/12	4/9	12/17
4	11/34	11/18	11/45	16/24	7/11	20/36	8/20	13/31
8	17/81	14/26	22/120	25/46	14/38	21/48	17/66	16/34
16	27/160	15/52	38/265	26/81	26/149	26/66	25/132	23/51
32	40/474	17/62	49/651	37/113	42/337	30/87	44/281	34/103

Dans chaque fraction : le numérateur est le nombre d'espèces et le dénominateur le nombre de tiges correspondant.

RÉGÉNÉRATION DANS UN BLOC DE 1 KM A RIO GRANDE.
Dispositif expérimental B (fig. e).

On sonde systématiquement un bloc de 1 × 1 km à 1 % pour le peuplement ≥ 10 cm et à 0,01 % pour la régénération : on dispose ainsi de 100 parcelles 10 × 10 m équidistantes de 100 m pour le peuplement et de 100 quadrats de 1 × 1 m, un dans chaque parcelle, pour la régénération. Comme précédemment, on scinde en deux les espèces des quadrats : les espèces (P) présentes aussi dans le peuplement environnant et les espèces (A) absentes de ce peuplement avec la même signification pour les fractions. On note à part les tiges < 1 m et ≥ 1 m de haut. Voir Tableau 5.

Dans un échantillon de régénération égal à

1 % du peuplement le rapport du nombre des espèces de la régénération < 1m absentes (A) du peuplement à celui des espèces présentes (P) dans le peuplement est entre 1/2 et 1/3. Ce rapport semble plus élevé pour le nombre d'espèces ≥ 1 m.

Les conclusions sont les mêmes pour le nombre des tiges ≥ 1 m.

Le nombre des tiges (A) < 1 m est par contre beaucoup plus faible que celui des tiges (P) < 1 m.

L'apport latéral d'espèces dans la strate des semis est donc important mais chacune de ces espèces est représentée par peu d'individus.

TABLEAU 5

Nombre Quadrats 1 × 1 m		Moitié Ouest du Bloc		Moitié Est du Bloc	
		Tiges < 1 m	Tiges ≥ 1 m	Tiges < 1 m	Tiges ≥ 1 m
25	(P)	37/112	7/10	28/148	18/26
	(A)	12/13	2/6	11/25	7/7
50	(P)	48/270	23/38	48/215	18/28
	(A)	23/58	15/28	28/42	6/16
100	(P)	73/603	35/84	Bloc entier	
	(A)	26/61	17/36'		

La notation pour les fractions est la même que dans le tableau précédent.

**« RÉGÉNÉRATION » LATO SENSU DE DEUX PEUPELEMENTS INVENTORIÉS
A PARTIR DE 5 CM DE DIAMÈTRE.**

On considère ici comme « régénération » l'ensemble des tiges d'arbres de 5 à 9 cm de diamètre par rapport aux arbres ≥ 10 cm.

Dix parcelles de 0,2 ha (40×50 m) ont été inventoriées dans un bloc de 400×500 m à Rio Grande, et 6 parcelles de 0,2 ha ont été inventoriées dans un bloc de 400×500 m à El Paraiso (à 60 km à l'WNW de Rio Grande).

On subdivise l'ensemble des espèces de 5 cm et plus de diamètre de chaque bloc en trois groupes :

- les espèces qui ont à la fois des tiges ≥ 10 cm et des tiges de 5 à 9 cm,
- les espèces qui n'ont que des tiges ≥ 10 cm,
- les espèces qui n'ont que des tiges de 5 à 9 cm.

A la différence des exemples précédents, la « régénération » est connue complètement.

Dans les 3 premières colonnes du tableau 6 on donne des séries de trois chiffres : le premier est le nombre d'espèces, le 2^e le nombre de tiges ≥ 10 cm, le 3^e le nombre de tiges 5 à 9 cm.

Comme dans les exemples précédents, on ne considère que les espèces qui peuvent dépasser 10 cm. Dans le tableau, presque toutes sont dans ce cas, sauf pour la ligne Total 10 parcelles où les totaux * comprennent cinq espèces d'arbustes représentant 30 tiges et n'atteignant pas 10 cm de diamètre et deux palmiers avec une tige de 5 à 9 cm et 5 tiges ≥ 10 cm ; dans les totaux * de la ligne Total 6 parcelles : il y a trois espèces d'arbustes avec 10 tiges n'atteignant pas 10 cm de diamètre.

D'après la répartition des tiges par classes de diamètre, on trouve à Rio Grande que 101 espèces

sont des essences d'ombre avec 1.027 tiges ≥ 10 cm et 1.290 tiges de 5 à 9 cm. Les 69 espèces restantes ($39 + 37 - 5 - 2$) ne représentent que 7 à 8 % du peuplement en nombre de tiges. Ce sont des espèces sans tiges de 5 à 9 cm, donc introduites autrefois par accident et qui ont survécu ($39 - 1$ palmier) ou des espèces ayant seulement des tiges de 5 à 9 cm, c'est-à-dire introduites récemment ($37 - 5 - 1$ palmier).

Ces 31 espèces représentent par rapport aux $101 + 37 = 138$ espèces de 5 à 9 cm du peuplement « la pression modificatrice de la régénération », c'est-à-dire des espèces qui cherchent à s'introduire et à modifier la composition floristique actuelle. Leur nombre de tiges est d'ailleurs relativement petit ($127 - 30 - 1 = 96$ tiges) par rapport aux $1.290 : 127 = 1.417$ tiges du peuplement de 5 à 9 cm.

Le brassage floristique est important au niveau des surfaces de 1/5 ha : pour la parcelle n° 1, environ 1/4 des espèces (22 sur 79) avec 52 tiges sur 101 tiges ≥ 10 et 77 tiges sur 139 tiges de 5 à 9 cm représentent la partie du peuplement en équilibre, c'est-à-dire pourvu de régénération. Pour 2 ha, la proportion de ces espèces en équilibre passe à 70 % (101 sur 177) avec 9/10 des tiges : 1.027 sur 1.108 tiges ≥ 10 cm et 1.290 sur 1.417 tiges de 5 à 9 cm.

L'apport extérieur relatif, en nombre d'espèces tend à diminuer quand la surface considérée augmente. Il y a intérêt à noter la *pression modificatrice de la régénération en nombre d'espèces et en nombre de tiges* (nombres absolus et relatifs par rapport au peuplement).

TABLEAU 6

	Nombre d'espèces avec		Nombre d'espèces sans tiges ≥ 10 avec tiges 5 à 9 cm	Total (1)
	Tiges ≥ 10 et Tiges 5-9 cm	Tiges ≥ 10 sans tiges 5-9 cm		
Rio Grande Parcelle N° 1.....	22/52/77	25/49/0	32/0/62	79/101/139
Total 10 parcelles.....	101/1.027/1.290	*39/81/0	*37/0/127	*177/1.108/1.417
El Paraiso Parcelle N° 1.....	24/78/94	17/19/0	30/0/51	71/97/145
Total 6 parcelles.....	77/565/746	32/50/0	*32/0/120	*141/615/866

(1) Total : 1^{er} chiffre : Nombre total d'espèces ≥ 5 cm ; ex. 79 = 22 + 25 + 32.
 2^e — — — — — de tiges ≥ 10 cm ; ex. 101 = 52 + 49 + 0.
 3^e — — — — — de 5 à 9 cm ; ex. 139 = 77 + 0 + 62.

**CONCLUSIONS BASÉES SUR UNE FORÊT DENSE DE LA GUYANE VÉNÉZUÉLIENNE
POUR SERVIR A UNE THÉORIE GÉNÉRALE DE LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE
DES FORÊTS DENSES.**

Comme il n'est pas possible de recenser pour de grandes surfaces, toutes les espèces de la régénération, on se base sur les résultats d'un échantillon dont on peut faire varier la surface et le taux de sondage.

L'étude sur le dispositif expérimental A, des 97 parcelles de régénération (PR) de $1,25 \times 10$ m avait montré que lorsque le taux sondé de la régénération augmente, le nombre d'espèces absentes

Guyane vénézuélienne. Massif de l'Imataca El Paraiso à environ 50 km N-E Upala. Altitude 420 m. Peuplement à *Piranhea longepedunculata* Jablonski sp. nov. (*Caramacate*) dominant. Régénération de *Caramacate* de toutes les tailles (feuilles gaufrées).

Photo B. Rollet.

du peuplement environnant (PI) ≥ 10 cm augmente.

L'étude de 4 parcelles de 1 ha et du bloc de 1×1 km (dispositifs expérimentaux C et B) a montré que lorsque la surface considérée augmente, le taux de sondage pour la régénération restant constant, le nombre d'espèces de la régénération absentes du peuplement ≥ 10 cm augmente mais beaucoup plus lentement que le nombre d'espèces de la régénération présentes (P) dans le peuplement, c'est-à-dire qu'en valeur relative la proportion de ces dernières (P) augmente.

Il est donc logique de penser que la composition floristique du peuplement ≥ 10 cm de diamètre tend asymptotiquement vers celle de la régénération, selon l'allure supposée des 2 courbes aire/espèces (voir fig. b) : le rapport nombre d'espèces en commun nombre d'espèces du peuplement augmente sans cesse, bien que le nombre d'espèces de la régénération qui sont absentes du peuplement ≥ 10 ne cesse de croître quand la surface augmente.

Ce nombre d'espèces croît de plus en plus lentement ainsi que le nombre de tiges correspondant. Si la tendance à croître se maintenait cela voudrait dire que la courbe aire/espèces de la régénération est toujours au-dessus de celle du peuplement sans autre point commun que l'origine, donc qu'il y a apport permanent d'autres régions et d'autres flores et que la « régénération » pouvant dépasser un diamètre D est toujours plus riche

Guyane vénézuélienne. Massif de l'Imataca environ 7 km à l'Est de Rio Grande. Peuplement à *Dimorphandra gonggrijpiti* Kleinh. (*Mora*) très dominant. Régénération presque pure avec tiges de toutes les tailles.

Photo B. Rollet.





Guyane vénézuélienne. Massif de l'Imataca à environ 9 km au Nord de Rio Grande. Altitude 250 m. Régénération de Majagua. *Stereulia pruriens* (Aubl.) Schum à proximité du pied mère, installée à la faveur d'une petite trouée. Les feuilles des jeunes semis sont simples, deviennent tripartites ou plus ou moins profondément lobées sur les arbustes et retournent à l'état simple sur l'arbre adulte.

Photo B. Rollet.

de la Massa Mé en Côte-d'Ivoire sur 1,4 ha et a exposé ses idées sur le concept d'association en forêt dense, et sur la régénération naturelle selon lesquelles la composition floristique n'est constante ni dans l'espace ni dans le temps, ce que RICHARDS a appelé la « Mosaic or cyclical theory of regeneration » (1952, p. 49).

Ces phénomènes de remplacement d'espèces sont peut-être plus marqués dans les vieilles forêts secondaires d'Afrique qu'ailleurs car on a fréquemment mentionné pour les grandes espèces commerciales de ces forêts un déficit des petits et moyens diamètres. On pense qu'entre les vieilles forêts

secondaires et les forêts denses dites vierges il y a toute une série de gradations, sensibles surtout par le nombre d'espèces de grands arbres sans régénération.

Dans les exemples d'inventaires forestiers de Yangambi (lat. 0° 50' N) au Congo (Kinshasa) donnés par PIERLOT (1966), de Dimonika (lat. 4° 15' s) au Congo (Brazzaville), de Guyane Vénézuélienne (lat. 8° N), l'importance relative de ces espèces semble assez faible. Ce caractère serait certainement intéressant à noter chaque fois qu'on décrit une forêt dense : il apparaît très nettement dans le tableau général des espèces par catégories de diamètre.

Ces espèces de lumière très longévives, souvent à tendances grégaires et décidues, ont été différemment nommées : late secondary species, old secondary species (BUDOWSKI 1965) ; cicatricielles durables (MANGENOT in VAN STEENIS 1958) ; long living nomads, temporary species (VAN STEENIS 1958) en opposition à ce que cet auteur appelle les « dryads » ou « stationery species », c'est-à-dire les espèces du climax en équilibre.

On pense qu'entre les vieilles forêts secondaires et les forêts denses dites vierges il y a toute une série de gradations, sensibles surtout par le nombre d'espèces de grands arbres sans régénération.

Ces espèces de lumière très longévives, souvent à tendances grégaires et décidues, ont été différemment nommées : late secondary species, old secondary species (BUDOWSKI 1965) ; cicatricielles durables (MANGENOT in VAN STEENIS 1958) ; long living nomads, temporary species (VAN STEENIS 1958) en opposition à ce que cet auteur appelle les « dryads » ou « stationery species », c'est-à-dire les espèces du climax en équilibre.

Ces espèces de lumière très longévives, souvent à tendances grégaires et décidues, ont été différemment nommées : late secondary species, old secondary species (BUDOWSKI 1965) ; cicatricielles durables (MANGENOT in VAN STEENIS 1958) ; long living nomads, temporary species (VAN STEENIS 1958) en opposition à ce que cet auteur appelle les « dryads » ou « stationery species », c'est-à-dire les espèces du climax en équilibre.

III. L'IMPORTANCE DES LIANES DANS LA RÉGÉNÉRATION

LA RÉGÉNÉRATION DES LIANES.

Pour les 97 parcelles de 1,25 × 10 m (environ 1/8 ha) on a trouvé 95 espèces de lianes (≥ 10 cm

de haut) et 49 espèces ≥ 1 cm de diamètre. Le nombre total de tiges par rapport à celui des arbres

Aspect de forêt dense de la Guyane vénézuélienne. Massif de l'Imataca environ 9 km au Nord de Rio Grande. Altitude 250 m. Arbre à fût cannelé : *Aspidosperma marcgravianum* Woodson (*Canjilón amarillo*). Les grandes feuilles au 1^{er} plan en bas à droite : *Eschweilera subglandulosa* (Steud.) Miers (*Majagüillo*).

Photo B. Rollet.



est le suivant, en les séparant en trois groupes : 10 à 99 cm de haut ; ≥ 1 m de haut et moins de 1 cm de diamètre ; ≥ 1 cm de diamètre :

	10-99 cm	≥ 1 m < 1 cm	≥ 1 cm
Lianes	1.259	395	162
Arbres	6.552	994	777

Dans la catégorie 10-99 cm on a environ 1 semis de lianes pour 5 semis d'arbres. Dans la catégorie suivante : ≥ 1 m, < 1 cm on a une tige de liane pour 2 à 3 tiges d'arbres et dans la classe 1 cm-10 cm, une tige de liane pour 4 à 5 tiges d'arbres.

Pour les diamètres supérieurs à 10 cm le rapport est de 1 à 100 : il y a environ 6 lianes ≥ 10 cm de diamètre pour 400 à 600 arbres ≥ 10 cm par ha.

Le rapport nombre de tiges de lianes/nombre de tiges d'arbres semble donc passer par un maximum entre 1 m de haut et 1 cm de diamètre, phénomène qui serait masqué si l'on considérait seulement les deux catégories < 1 m et ≥ 1 m de haut.

Le recrutement des lianes à partir des semis < 1 m est donc relativement plus important que celui des arbres pour la catégorie ≥ 1 m et < 1 cm. Autrement dit, dans la lutte pour l'existence au sein d'une formation fermée, les lianes semblent au début, aussi bien, sinon mieux armées, que les arbres. Mais si ce potentiel de régénération n'est pas favorisé par une ouverture accidentelle de couvert, c'est le type biologique arbre qui l'emporte.

Structure générale des lianes par catégories de hauteur, et de diamètre en cm sur 97 parcelles 1,25 x 10 m. Tableau 7.

La courbe représentant cette structure générale est en forme de « L » ainsi que la courbe représentant la structure des 8 espèces de lianes les plus abondantes, mais un petit nombre d'espèces rencontrées avec des gros diamètres manquent complètement de régénération et se révèlent espèces de lumière. Les autres se régèrent et se maintiennent sous le couvert et peuvent se subdiviser en deux catégories :

— des espèces assez tolérantes à l'ombre, à régénération assez faible mais forte survie. Ce seraient des lianes d'ombre.

— des espèces tolérantes à régénération abondante, mais assez faible survie, en particulier *Rourea* et surtout l'espèce la plus abondante : *Bauhinia guianensis* dont le nombre de sujets adultes est très petit. Ce seraient des lianes de demi-lumière.

Les résultats sont semblables pour le bloc de 1 x 1 km et les 4 parcelles de 1 ha.

TABLEAU 7

Hauteur cm	10	20	30	40	50	60	70	80	90	≥ 1 m < 1 cm
	19	29	39	49	59	69	79	89	99	
Nombre de lianes	456	303	150	123	86	53	19	35	22	395
Diamètre cm . . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9	≥ 10 cm
	1,9	2,9	3,9	4,9	5,9	6,9	7,9	8	9	
Nombre de lianes	42	41	31	26	13	5	2			1

Les lianes n'ont donc pas un comportement très différent des arbres au point de vue régénération sauf que le nombre d'espèces d'ombre est comparativement moins grand pour les lianes que pour les arbres. Ce serait une erreur de considérer que les lianes sont nécessairement toutes des espèces de lumière.

On donne ci-après la répartition par diamètre du nombre de lianes ≥ 10 cm rencontrées sur 825 parcelles de 1/8 ha juxtaposées en bande continue.

Diamètre cm	10-19	20-29	30-39	40-49
Nombre de lianes	567	61	6	3

LES FORÊTS A LIANES

Quand la forêt dense est perturbée par un ouragan, il s'installe une forêt à lianes. Ces forêts ont été signalées dans tous les pays tropicaux sous des noms divers :

Antilles : Hurricane forest (BEARD 1945).

Vénézuéla : Selva de bejucos ; claro ; bejuquero.

Surinam : Liane forest (SCHULZ 1960 ; LINDEMAN et MOOLENAAR 1959).

Surinam : Lianenboos (VAN DILLEWIJN 1957).

Guiana (ex British) : Ropey bush (CLARKE 1956 ; HEGYI 1962).

Brésil : Cipoal (HEINSDIJK 1957).

Nigeria-Ghana : Closed scrub (RICHARDS 1955 ;

JONES 1955-1956 ; WEBB 1958,). Low bush

(JONES 1955-1956). Climber tangle (DAWKINS

1961). (et autres pays) Congo (Kinshasa) : Fourré

à lianes (GÉRARD 1960). Malaisie : Storm forest

(BROWNE 1949, WYATT-SMITH 1954, 1963, vol.

II, 7/15).

Australie : Cyclone scrub, Vine Scrub (WEBB 1958 b).

L'aspect de la forêt à lianes est très typique : c'est un enchevêtrement d'arbustes et surtout de lianes assez bas (5 à 6 m) et très difficile à pénétrer, duquel émergent çà et là des chandeliers, c'est-à-dire des fûts cassés par le vent et qui sont drapés de lianes. Des arbres isolés et des petits boqueteaux peuvent subsister. Il semble que cet aspect puisse se perpétuer pendant de nombreuses années.

On ignore l'importance des surfaces couvertes par ce type de forêt. Leur estimation nécessiterait l'exploitation systématique des couvertures aériennes. Elles sont probablement variables dans le temps et selon les pays et en étroite relation avec la fréquence et l'intensité des ouragans.

Pour avoir examiné un assez grand nombre de photographies aériennes de divers pays tropicaux nous pensons que le phénomène quoique général est globalement peu important sous les tropiques et n'affecte que peu le processus général de la régénération naturelle.

Le nombre de tiges décroît très rapidement quand le diamètre augmente. La distribution générale est en « L » ce qui indique qu'au point de vue structure totale, donc croissance, les lianes ne se comportent pas très différemment des arbres.

La distribution du nombre de lianes ≥ 10 cm de diamètre par parcelle 25 x 50 m est en forme de « L » et dans deux régions sur trois elle est voisine d'une distribution de Poisson. On observe cependant un trop grand nombre de parcelles avec 0 tige : 467 parcelles sur 825 au lieu de la fréquence théorique : 382,7 d'une distribution de Poisson de même moyenne. Il y a donc une certaine grégarité des lianes.

De même il y a des dominances locales d'espèces.

Mais c'est une phase accidentelle intéressante de la régénération des forêts denses. Elle montre qu'à un moment donné les lianes qui existent en semis et brins très nombreux, dont les chances de passage à l'état adulte sont normalement faibles, peuvent prendre un développement explosif dans les chablis où les arbres, mourant tous en même temps donnent une litière épaisse de feuilles qui se transforme en humus. Ainsi il existe des formations forestières où ce n'est pas le type biologique arbre qui domine, mais le type biologique liane.

La différence avec les jeunes forêts secondaires réside dans le fait que ces dernières se constituent après défrichage et brûlis et que, sur ces surfaces se développent un grand nombre de petites lianes d'arbres et arbustes de lumière, soit à partir de graines dormantes soit par apport extérieur.

La forêt à lianes engendre un peuplement qui a tendance à reprendre les caractères d'une forêt dense avec au début moins d'espèces et de strates, plus de lianes, et une dominance de certaines espèces d'ombre plus marquée que dans les forêts non perturbées (WYATT SMITH 1954). Le résultat, tout catastrophique qu'il paraisse serait à long terme plutôt bénéfique par augmentation du nombre des essences d'ombre à tendance grégaire, ce qui constitue la différence avec les vieilles forêts secondaires qui sont enrichies par rapport à la forêt originelle en essences grégaires de lumière.

Les lianes ont une incidence importante dans les méthodes de régénération naturelle des forêts denses qui utilisent les préexistants. On facilite le démarrage de la régénération en ouvrant progressivement le couvert par un délianage et un empoussonnement des arbres indésirables.

Le développement subséquent des jeunes semis préexistants de lianes est souvent spectaculaire, car non seulement les jeunes arbres sont stimulés, mais aussi les lianes. Seule l'expérience permet de doser les interventions dans le couvert pour favoriser les arbres.

IV. LES ÉTUDES DE RÉGÉNÉRATION NATURELLE

EN FORÊT DENSE

DANS LES PAYS TROPICAUX

Les études de régénération naturelle ont un double intérêt : elles permettent de comprendre les mécanismes de transformation des compositions floristiques des forêts denses ; elles sont d'autre part à la base des problèmes pratiques de mise en production des peuplements.

L'abondance des préexistants dépend pour une large part des conditions climatiques, et aussi du tempérament de chaque essence.

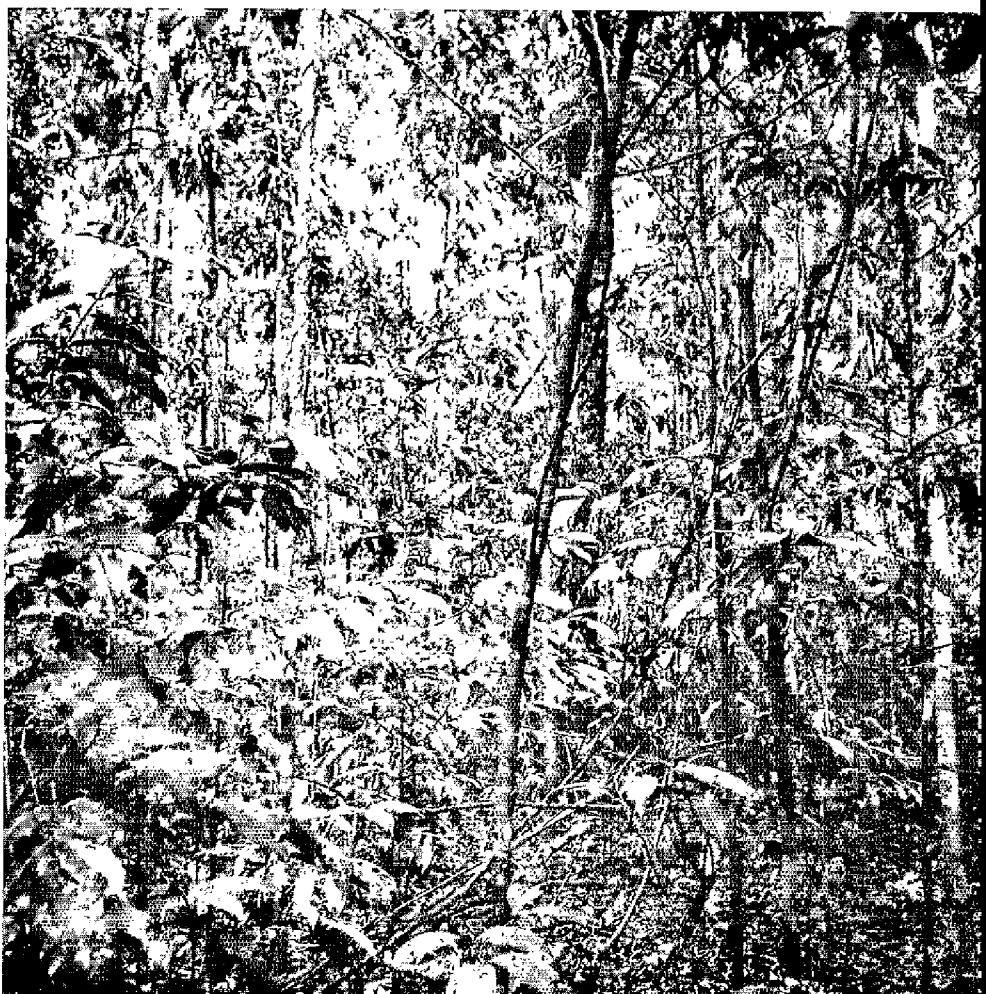
Dans les pays à saison sèche courte, la très grande majorité des espèces des forêts non perturbées ont des structures équilibrées, c'est-à-dire avec toutes les catégories de diamètre représentées et une régénération spontanée abondante. Une sylviculture basée sur les préexistants est indiquée pour ces pays sous la réserve qu'elle soit financièrement acceptable : les techniques pourront être relativement standardisées et les chances de succès seront élevées.

Dans les pays à saison sèche longue et où, en général, les fructifications précèdent les premières pluies, on observe souvent en forêt dense un déficit de jeunes tiges chez les espèces qu'on voudrait favoriser ; on cherche alors à augmenter le nombre de leurs semis par des techniques employées pour les espèces de lumière en pays tempérés, mais les rendements sont médiocres, par exemple au Cambodge (FRANÇOIS 1948) ; en Uganda, au Nigeria et au Ghana (DAWKINS 1961). Dans tous les cas il est utile de connaître l'importance des préexistants. Les études numériques sont jusqu'à présent peu nombreuses et dans la majorité des travaux, on ne compte que quelques espèces et souvent même on ne note que la présence (ou l'absence) par placeau, d'une tige d'une

certaine dimension pour un nombre — généralement petit — d'espèces désirables. C'est en particulier le cas de la méthode malaise du « milliacre sampling » (BARNARD 1950 ; WYATT-SMITH 1963) qui a été appliquée dans d'autres pays avec des modifications, au Surinam (BOERBOOM 1965), en Colombie.

Des méthodes voisines d'inventaires de la régénération ont été employées au Congo (Kinshasa) dans des forêts semi-tropicales (DONIS et MAUDOUX 1951, MAUDOUX 1954), au Cameroun (MORELLET 1958, également dans des forêts semi-tropicales ; voir FAO Studies n° 13. Tropical sylviculture t. 2, 1958), en Côte-d'Ivoire (BERGEROO-CAMPAGNE 1958).

Dans l'ensemble, en dehors de la Malaisie, les études pratiques en forêt dense sont peu nombreuses et les études scientifiques rarissimes. (SCHULZ 1960 ; RICHARDS 1952 ; LINDEMAN, étude en cours). Les travaux floristiquement les plus approfondis semblent être ceux de DONIS et MAUDOUX et ne concernent pas la forêt dense sempervirente proprement dite.



*Guyane vénézuélienne. Massif de l'Imatuca, Rio Grande. Bloc expérimental. Altitude 250 m. Sous-bois de peuplement à *Dimorphandra gongrijpii* Kleinh en mélange.*

Photo B. Rollet.

V. LA DISSÉMINATION

EXEMPLE D'UNE FORÊT DENSE DE LA GUYANE VÉNÉZUÉLIENNE.

Nous nous sommes inspiré de l'étude de KEAY (1957) qui se rapporte à une vieille forêt secondaire semi-décidue du Sud Nigeria.

On s'est limité à distinguer :

— les espèces à graines et fruits légers comprenant les graines et fruits plumeux, cotonneux, ailés et les fruits aplatis membraneux.

— les autres espèces (à graines et fruits lourds).

Importance relative de ces deux catégories par classes diamétriques

— Dans 8 profils 10 × 50 m (voir les croix sur la carte). Voir Tableau 8.

— Dans 4 hectares à Rio Grande (voir les 4 points sur la carte). Voir Tableau 9.

Pour les arbres ≥ 60 cm le rapport est 1/2,2.

— Dans l'inventaire floristique en bande (trait continu sur la carte). Voir Tableau 10.

On a pris dans trois régions distinctes, 02-03-04 respectivement 2 ha, 4 ha et 2 ha pour les arbres < 60 cm de diamètre, et tout le peuplement ≥ 60 cm c'est-à-dire 43,75 ha, 50 ha et 31,25 ha.

On voit que, d'une manière générale, le rapport du nombre de tiges graines et fruits légers/graines et fruits lourds augmente des petits diamètres vers les gros diamètres, ou, si l'on considère la hauteur, du

TABLEAU 8 Nombre de tiges par classes de diamètre en cm

Classes de diamètre cm.	≥ 4 m haut < 5 cm	5 9	10 19	20 29	30 39	40 49	50 59	60 69	70 79	80 89	90 99	≥ 100
Gr. et Fr. légers	19	11	9	2	4	3	1		1			
Gr. et Fr. lourds	589	325	136	47	21	11	4	4	2		1	2
Rapport léger/lourd	1/31	1/29	1/15	1/11		1/4		1/9				

TABLEAU 9

Classes de diamètre cm....	10 19	20 29	30 39	40 49	50 59	60 69	70 79	80 89	90 99	≥ 100
Gr. et Fr. légers	73	50	22	11	12	11	3	1	1	0
Gr. et Fr. lourds	1.465	554	228	90	42	20	8	4	4	3
Rapport léger/lourd	1/20	1/11	1/10	1/8	1/3,5	1/1,8	1/2,7	1/4	1/4	

TABLEAU 10

Classes de Diamètre cm	10 19	20 29	30 39	40 49	50 59	60 69	70 79	80 89	90 99	≥ 100	Total ≥ 60
02	2 Ha					43,75 Ha					43,75 Ha
Gr. et Fr. légers	34	17	4	6	2	38	12	6	7	1	64
Gr. et Fr. lourds	446	214	82	39	16	148	51	30	13	8	250
Rapport léger/lourd	1/13	1/12	1/20	1/6,5	1/8	1/4	1/4	1/6	1/2	1/8	1/4
03	4 Ha					50 Ha					
Gr. et Fr. légers	81	50	21	16	3	58	30	17	11	14	130
Gr. et Fr. lourds	1.413	493	168	94	21	140	55	15	8	7	225
Rapport léger/lourd	1/18	1/10	1/8	1/8	1/7	1/2,4	1/1,8	1,1	1,4	2	1/1,7
04	2 Ha					31,25 Ha					
Gr. et Fr. légers	51	21	21	11	2	46	22	14	11	14	107
Gr. et Fr. lourds	537	198	113	67	11	99	50	14	12	7	182
Rapport léger/lourd	1/10	1/10	1/5,4	1/6	1/6	1/2	1/2,5	1	1	2	1/1,7
Total	8 Ha					125 Ha					
Gr. et Fr. légers	166	88	46	33	7	142	64	37	29	29	301
Gr. et Fr. lourds	2.396	905	363	200	48	387	156	59	33	12	657
Rapport léger/lourd	1/14	1/10	1/8	1/6	1/7	1/2,7	1/2,4	1/1,6	1/1,1	2,4	1/2,2

sous-bois vers les dominants et émergents, phénomène déjà signalé par KEAY pour les espèces d'une forêt semi-décidue. Ici, seules les proportions de tiges sont étudiées.

Dans les sous-étages, les graines sont lourdes pour la grande majorité des tiges.

Sur 0,4 ha, 19 tiges seulement ont des graines ou fruits légers et 589 sont à graines et fruits lourds pour les tiges ≥ 4 m de haut et inférieures à 5 cm de diamètre. Pour les tiges de 5 à 9 cm de diamètre la proportion est 11 à 325.

Sur 8 ha on a seulement 166 tiges à graines et fruits légers pour 2.396 tiges à graines et fruits lourds dans la classe de diamètre 10-19 cm.

Les arbres ≥ 60 cm sont pour un tiers à graines et fruits légers et 2/3 à graines et fruits lourds (301 et 657 tiges) tandis que les arbres ≥ 100 cm ont respectivement 29 et 12 tiges dans ces deux catégories. Parmi les 29 tiges il y a 4 espèces à graines du type « planeur léger » (5 tiges) et 2 espèces à fruits du type « planeur plutôt lourd » (24 tiges).

Si l'on subdivise les graines et fruits légers en « planeurs légers » et « planeurs plutôt lourds » on a parmi les arbres ≥ 60 cm : 94 tiges dans la 1^{re} catégorie avec 8 espèces, et 207 tiges dans la 2^e catégorie avec 10 espèces.

On observe des irrégularités dans la diminution progressive du rapport Gr. et Fr. légers/Gr. et Fr. lourds, d'autant plus que la surface étudiée est petite,

mais aussi parce que certaines espèces à graines ailées comme *Erisma uncinatum* ou les *Aspidosperma* (4 espèces dont 2 très fréquentes) sont moins abondantes par endroits : par exemple dans la région O2.

En nombre d'espèces ≥ 60 cm, on a dans la région O2 (43,75 ha) : 12 espèces à graines et fruits légers (L), pour 69 espèces à graines et fruits lourds (L), et dans la région O4 (31,25 ha) 12 espèces (L), pour 64 espèces (L), soit une proportion L/L de 1/5 environ pour les espèces.

KEAY mentionne sur une surface de 400' x 400' (soit environ 1,5 ha) de forêt semi-décidue :

9 émergents (l) pour 7 émergents (L),

12 lianes (l) pour 13 lianes (L),

7 espèces codominantes (l) pour 21 espèces (L), soit une proportion variant de 1/1 à 1/3, c'est-à-dire beaucoup plus élevée pour les arbres dominants qu'en forêt dense. KEAY ne précise pas le nombre de tiges de chaque espèce.

La dissémination est donc un caractère qui oppose la forêt dense sempervirente aux forêts denses semi-décidues : les espèces disséminées par le vent sont beaucoup moins nombreuses dans les strates dominantes en forêt dense et représentées par un moins grand nombre d'arbres. Par contre dans les 2 cas la proportion d'espèces anémochores diminue dans les strates inférieures jusqu'à devenir nulle.

CONCLUSION

Le parterre de la forêt guyanaise non perturbée est rarement inoccupé par la régénération naturelle. On compte en moyenne, toutes espèces réunies, 7 tiges < 1 m de haut et 2 tiges ≥ 1 m de haut par m² (à 10 % près $P = 0,05$, à partir de 97 parcelles de 12,5 m²).

La distribution du nombre de tiges est voisine d'une distribution de Poisson pour des quadrats de 1 x 1 m et se rapproche probablement d'une courbe de Laplace-Gauss pour des parcelles de 1 are.

La richesse floristique de la strate des semis (≥ 10 cm de haut) est élevée : lianes comprises il a été trouvé 81 espèces sur une surface de 10 x 10 m et 356 espèces dont 248 espèces d'arbres sur une surface de 1/8 ha répartie linéairement sur une distance de 50 km entre une centaine de parcelles équidistantes.

Nous avons montré qu'une petite fraction (par exemple 1/50 ou 1/200) d'une parcelle de forêt dense (surfaces étudiées de 1/16 à 25 ha) contient déjà, dans la strate des semis, beaucoup d'espèces inexistantes dans le peuplement d'arbres ≥ 10 cm

de diamètre. En augmentant le taux de sondage de la régénération et la surface du peuplement il semble que le nombre d'espèces des semis absent du peuplement augmente sans cesse. En tout cas, il y a localement une pression modificatrice de la régénération et un brassage continu d'espèces. Un équilibre floristique global ne serait atteint que pour de grandes surfaces.

Les lianes comprennent 1/3 à 1/5 du nombre total des brins de semis ; à une certaine phase de développement, il semble que les lianes survivent proportionnellement plus que les tiges d'arbres. Leur potentiel de régénération ne s'exprime qu'à l'occasion de chablis causés par les ouragans, ce qui donne des forêts à lianes.

La proportion des espèces et des arbres dont les graines et fruits sont disséminés par le vent augmente quand le diamètre des arbres augmente. Alors que les espèces du sous-bois sont barochores à environ 95 % en nombre de tiges, parmi les arbres ≥ 60 cm, un arbre sur 3 est anémochore ce qui représente une espèce sur 5 environ.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBRÉVILLE A. (1938). — La forêt coloniale. Les forêts de l'Afrique occidentale française. *Annales Acad. Sci. coloniales*, t. 9, 244 p., 18 pl.
- BARNARD R. C. (1950). — Linear regeneration sampling. *Malayan Forester* 13, 129-142.
- BEARD J. S. (1945). — The progress of plant succession on the Soufrière of Saint-Vincent. *J. Ecology* 33 (1), 1-9.
- BERGEROO-CAMPAGNE B. (1958). — Evolution des méthodes d'enrichissement de la forêt dense de la Côte-d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques* (58), 17-32; (59) 19-35.
- BERBOOM J. H. A. (1965). — De natuurlijke regeneratie van het Surinaamse mesofytische bos na uitkap. 2 vol. 56 + 141 p.
- BROWNE F. G. (1949). — Storm forest in Kelantan. *Malayan Forester* 12, 28-33.
- BUDOWSKI G. (1965). — Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15 (1), 40-42.
- CLARKE E. C. (1956). — The regeneration of worked out greenheart (*Ocotea rodiaei*) forest in British Guiana. *Emp. For. Rev.* 35, 172-183.
- DAWKINS H. C. (1961). — New methods of improving stand composition in tropical forests. *Caribbean Forester* 22 (1-2), 12-20.
- DILLEWILN F. J., van (1957). — Sleutel voor de interpretatie van begroeiingsvormen uit luchtfoto's 1/40.000 van het Noordelijk deel van Suriname. Paramaribo 45 p.
- DONIS C., MAUDOUX E. (1951). — Sur l'uniformisation par le haut. *INEAC. Ser. Scientif.*, n° 51, 75 p.
- EMBERGER L., MANGENOT G., MIEGE J. (1950 a). — Existence d'associations végétales typiques dans la forêt dense équatoriale. *C. R. Acad. Sciences*, t. 231, 640-642.
- (1950 b). — Caractères analytiques et synthétiques des associations de la forêt équatoriale de Côte-d'Ivoire. *C. R. Acad. Sciences*, t. 231, 812-814.
- FRANÇOIS G. (1948). — Essai de régénération naturelle du *Chloenteal* tuk. (*O. Ahath*) en zone d'alluvions argilo-sableuses pauvres. *Arch. Service Forestier Cambodge*, 2 p.
- GÉRARD P. (1960). — Etude écologique de la forêt dense à *Gilbertiodendron deweyrei* dans la région de l'Uele. *INEAC. Ser. Scientif.*, n° 87, 159 p., 24 photos.
- GERMAIN R., EVRARD C. (1956). — Etude écologique et phytosociologique de la forêt à *Brachystegia laurentii*. *INEAC. Ser. Scientif.*, n° 67, 105 p.
- HEGYI F. (1962). — Forest valuation survey on the right bank Takutu River, left bank Mazaruni River. Report, n° 37, 13 p + annexe (30 p.) *Arch. Forest Department Guyana Georgetown*.
- HEINSDIJK D. (1957). — Forest inventory in the Amazon Valley (Region between Rio Tapajós and Rio Xingú. *FAO Report*, n° 601, 135 p., nombreux graph.
- JONES E. W. (1956). — Ecological studies in the rain forest of Southern Nigeria IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. Part 2. The reproduction and history of the forest. *J. Ecology* 44, 83-117.
- KEAY R. W. J. (1957). — Wind dispersed species in a nigerian forest. *J. Ecology* 45, 471-478.
- LINDEMAN J. C., MOOLENAAR S. P. (1959). — Preliminary survey of the vegetation types of northern Suriname, 45 p., 1 carte, 6 profils.
- MANGENOT G. (1955). — Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte-d'Ivoire. *Etudes Ébur-néennes* 4, 5-81.
- MAUDOUX E. (1954). — La régénération naturelle dans les forêts remaniées du Mayombe. *Bull. Agric. Congo Belge* 45, 403-421.
- PIERLOT R. (1966). — Structure et composition de forêts denses d'Afrique centrale, spécialement celles du Kivu. Bruxelles, *Acad. Royale Sciences d'Outre-mer*, 367 p.
- RICHARDS P. W. (1952). — The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge. University Press, 450 p.
- (1955). — The secondary succession in the tropical rain forest. *Science Progress*. London 43 (169), 45-57.
- SCHULZ J. P. (1960). — Ecological studies on rain forest in Northern Suriname, 1960, 267 p.
- STEENIS C. G. G. J. van (1958). — Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. Study of tropical vegetation. *Proc. Kandy Symposium* 1956, 212-215.
- WEBB J. L. (1958 a). Cyclones as an ecological factor in tropical lowland rain forest, north Queensland. *Aust. J. Bot.* 6 (3), 220-228.
- (1958 b). Recent studies in tropical rain forest, north Queensland. *Proc. Symposium on Humid Tropics Vegetation*. Tiawi Indonesia UNESCO, 240-245.
- WYATT-SMITH J. (1954). — Storm forest in Kelantan. *Malayan Forester* 17, 5-11.
- (1963). — Manual of Malayan silviculture for inland forests, vol. 2.

