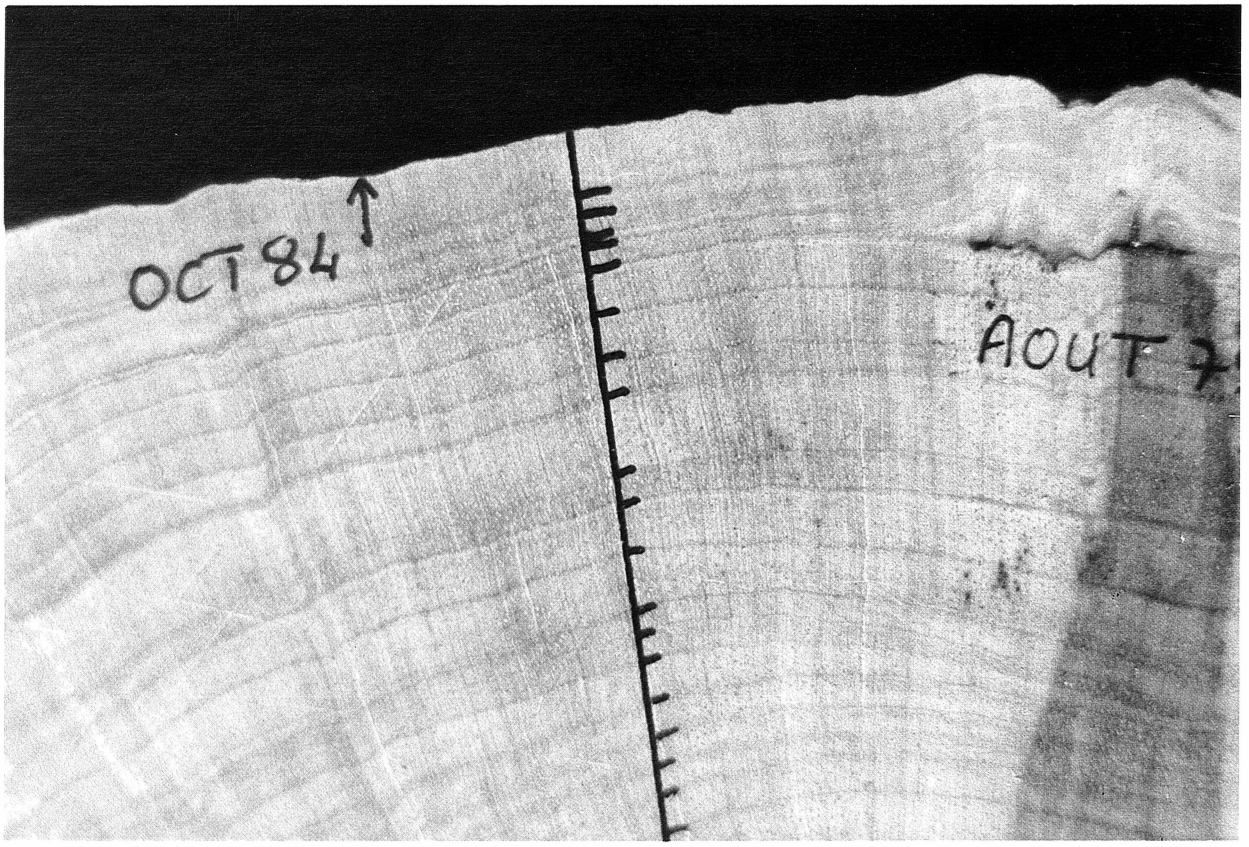


Simarouba : les lignes sombres visibles sur bois ponçé délimitent les accroissements annuels.

RYTHMES DE CROISSANCE DE QUELQUES ESSENCES DE GUYANE FRANÇAISE

par P. DÉTIENNE (*), C. BARBIER (**)

avec la collaboration de H. AYPHASSORHO (**) et F. BERTIN (**)

SUMMARY

GROWTH RATES OF SOME GUIANESE SPECIES

The growth rates of 10 species from the Guianese dense forest were studied from 1979 to 1984 with two simultaneous methods : annual cambial wounds and the use of band dendrometres.

The reading of band dendrometres was performed every two weeks. A noticeable overall relationship between growth rates and rainfall was observed, with significant characteristics for some species and trees. Annual mean values for light soft wood species (Simarouba, Copaia) clearly differed from those for heavy hard wood species (Goupi, Saint-Martin rouge), the increments on the ray being 4.3 mm and 2.6 mm per year respectively.

(*) C.T.F.T./Nogent-sur-Marne.
(**) C.T.F.T./Kourou.

Most data concerning growth obtained in this study are in agreement with those obtained elsewhere, in French Guiana as well as in Suriname.

The method of annual wounds was used to detect the presence and periodicity of growth rings in the wood. Dating trees with annual growth rings was relatively easy and accurate in Angelica, Copaia, Saint-Martin rouge and Yayamadou ; sometimes difficult and approximate in Chawari, Manil and Simarouba ; highly uncertain in Goupi and impossible in Grignon Franc.

Small sampling and inter and intraspecific variability led to the implementation of new and much greater trials within the framework of a pilot operation for forest management.

RESUMEN

RITMOS DE CRECIMIENTO DE ALGUNAS ESPECIES DE GUAYANA

Entre 1979 y 1984 se ha procedido al estudio de los ritmos de crecimiento de 10 especies madereras en el bosque denso de Guayana, por aplicación de dos métodos simultáneos : las quemadyras anuales del cambium y la instalación de dentrómetros de cinta.

La lectura de los dentrómetros de cinta se ha efectuado por períodos de medio mes. Se advierte una relación global perfectamente clara entre los ritmos de crecimiento y la pluviometría, con ciertas particularidades apreciables entre especies e individuos. Se analiza una neta distinción en los promedios anuales entre las especies de madera blanda y ligera (Simaruba, Copaïa) y las especies de madera dura y pesada (Gupi, St. Martin rojo), siendo sus crecimientos respectivos de 4,3 mm y de 2,6 mm anuales en consideración al radio.

La mayor parte de los datos de crecimiento que este estudio ha permitido obtener guardan conformidad con aquellos obtenidos en otros puntos, tanto en Guayana francesa como en Surinam.

El método de las quemaduras anuales se aplica para detectar la presencia y la periodicidad de los anillos de crecimiento en la madera. La datación de los árboles por sus anillos de crecimiento reconocidos como anuales resulta relativamente fácil y precisa en el caso de las especies Angelique, Copaïa, St. Martin rojo y Yayamadú ; difícil en ciertos casos y aproximativa en las especies Chawari, Manil, Simaruba ; muy aleatoria para el Gupi e imposible para el Grignon franco.

El muestreo en número reducido y la variabilidad, tanto inter como intraespecífica que se han observado, ha requerido la implantación de una nueva experimentación mucho más importante, emprendida en el marco de una operación piloto de ordenación forestal.

INTRODUCTION

L'étude des accroissements des arbres en milieu naturel reste une étape fondamentale dans l'acquisition des connaissances nécessaires à toute action de gestion forestière raisonnée.

Plusieurs études faites par le C.T.F.T. en forêt dense africaine (MARIAUX-CATINOT-MARIAUX-DÉTIENNE, cf. biblio.) ayant démontré la possibilité de connaître la vitesse de croissance de nombreuses espèces, il était naturel de continuer ce travail sur les arbres de forêt tropicale américaine.

Les données déjà acquises en ce domaine et concernant la forêt amazonienne, plus particulièrement la forêt des Guyanes, sont encore très fragmentaires et nous souhaitons que cet article constitue une nouvelle contribution.

Le dispositif mis en place par le C.T.F.T. en Guyane française, très limité en taille, puisqu'il ne concerne que moins de vingt arbres, présente néanmoins l'avantage d'avoir été suivi pendant près de cinq ans et apporte, à ce titre, un certain nombre de renseignemens individuels intéressants sur les rythmes et la valeur des accroissements des tiges.

L'expérience africaine a montré que la présence de cernes annuels bien marqués dans le plan ligneux était plus une caractéristique du genre botanique qu'une réponse à des variations climatiques. Ainsi, par exemple, dans les mêmes régions et à l'intérieur de la même famille, les Acajous *(Khaya sp. pl.)* et le Dibétou *(Lovoa trichilioïdes)* ne montrent aucune variation annuelle de leur plan ligneux alors que les Sapelli, Sipo, Kosipo et Tiama *(Entrandrophragma sp. pl.)* ont des cernes annuels toujours bien délimités par des lignes de parenchyme dites « terminales ».

L'intérêt de la présente étude sur les espèces guyanaises est augmenté par le fait que plusieurs de celles-ci appartiennent à des familles botaniques absentes ou non exploitées en Afrique, et pour lesquelles aucun hypothèse ne pouvait être avancée quant à la nature de leurs cernes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Localisation du site expérimental

L'étude fut conduite sur la station de recherche C.T.F.T. de Paracou située à mi-chemin environ entre Kourou et Sinnamary (Guyane française).

Cette station est représentative de la forêt dense littorale guyanaise dont la composition est aujourd'hui bien connue (inventaires O.N.F.-C.T.F.T., études ORSTOM menées dans le cadre de l'Opération ECEREX).

Le climat est caractérisé par l'existence d'une saison sèche bien marquée (août-septembre-octobre) entrecoupant une longue saison des pluies présentant un net maximum en mai et un épisode plus sec, non constant et de longueur variable (0 à 2 mois) centré sur février-mars.

Le pluviométrie moyenne annuelle est de 2.700 mm répartie comme suit :

J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
287	234	244	330	462	383	191	78	39	63	105	274

La température moyenne est pratiquement constante tout au long de l'année (26 °C) ainsi que l'humidité relative de l'air (80 %).

Les sols, dont les propriétés hydrodynamiques sont en général médiocres (R.U. = 130 à 300 mm sur un profil de 0 à 170 cm de profondeur au cours de l'année), présentent pendant la saison sèche des conditions d'aridité extrêmes (R.U. = 0 mm dans les quarante premiers centimères durant deux mois) (DUCREY, Bulletin de liaison ECEREX n° 4, 1981).

Le dispositif

18 arbres représentant 10 espèces parmi les familles les plus fréquentes de la forêt ont été choisis à l'origine ; il s'agit de :

2 Simarouba (*Simarouba amara* Aubl. — Simaroubacées ; 2 Manil (*Symphonia globulifera* L.f. — Clusiacées) ; 2 Copaïa (*Jacaranda copaïa* D. Don — Bignoniacées) ; 2 Yayamadou montagne (*Virola melinonii* A. C. Smith — Myristicacées) ; 2 Goupi (*Goupia glabra* Aubl. — Goupiacées) ; 2 Saint Martin rouge (*Andira coriacea* Pulle — Fabacées) ; 2 Grignon franc (*Ocotea rubra* Mez — Lauracées) ; 2 Angélique (*Dicorynia guianensis* Amsh. — Caesalpiniacées) ; 1 Carapa (*Carapa procera* C. DC. — Méliacées) ; 1 Chawari (*Caryocar glabrum* Aubl. — Caryocacées).

Par suite de mortalité naturelle ou d'accidents, il ne restait plus que 14 tiges en octobre 1984. Les arbres disparus ont néanmoins permis une exploitation partielle des résultats.

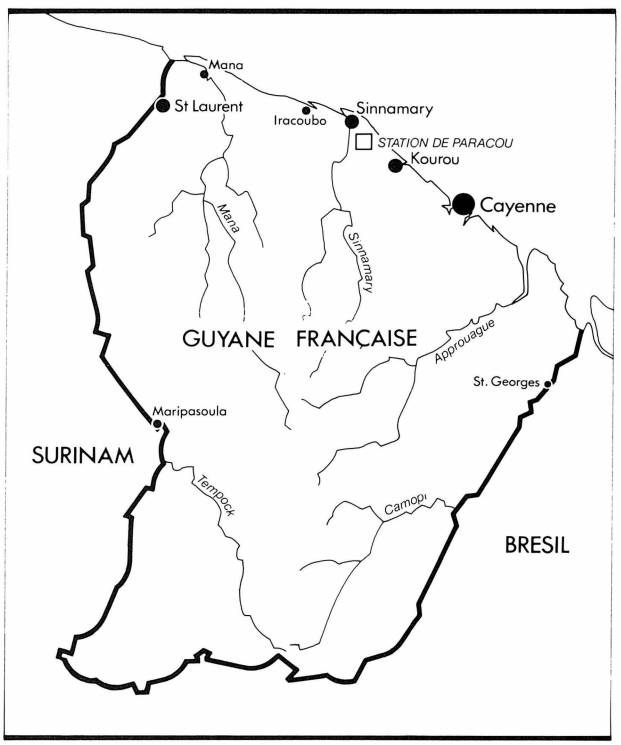
Les marques annuelles :

Pendant la grande saison sèche, période durant laquelle les arbres devaient logiquement ralentir leur croissance ou même l'arrêter, une petite blessure était faite dans l'écorce jusqu'au cambium devant être détruit (août 79-août 80-août 81 et, pour une cause extérieure à l'expérience, mars 83). Après abattage (octobre 84), une ou deux rondelles étaient débitées au niveau de la section correspondant aux blessures. Les rondelles, sèches, étaient finement poncées (grain 400 nécessaire, 600 souhaitable), afin d'obtenir la meilleure visibilité possible de toutes variations d'aspect du plan ligneux pouvant traduire des limites d'accroissement annuel ou saisonnier.

Les rubans dendromètres :

Lors de la première intervention un ruban dendromètre a été posé sur chaque arbre à 1,30 m, juste au-dessus du niveau de la blessure. La lecture du ruban a été faite à la périodicité du demi-mois, d'août 1979 à octobre 1984 (sauf durant la période de février 1982 à mars 1983). La précision de la mesure (1/5 mm) a ainsi permis de suivre, de manière fine, les variations de la circonférence. Il faut cependant admettre que cette précision a pu être diminuée chez certains arbres ayant reçu des

FIG. 1. — *Localisation du site expérimental.*



blessures trop grandes (fortes réactions cicatricielles) ou ayant présenté une réaction de sensibilité vis-à-vis de la présence du ruban (constriction ou gonflement anormal). L'étroitesse de notre échantillonnage et le caractère relativement peu important de ces événements nous ont conduits à les ignorer dans l'étude.

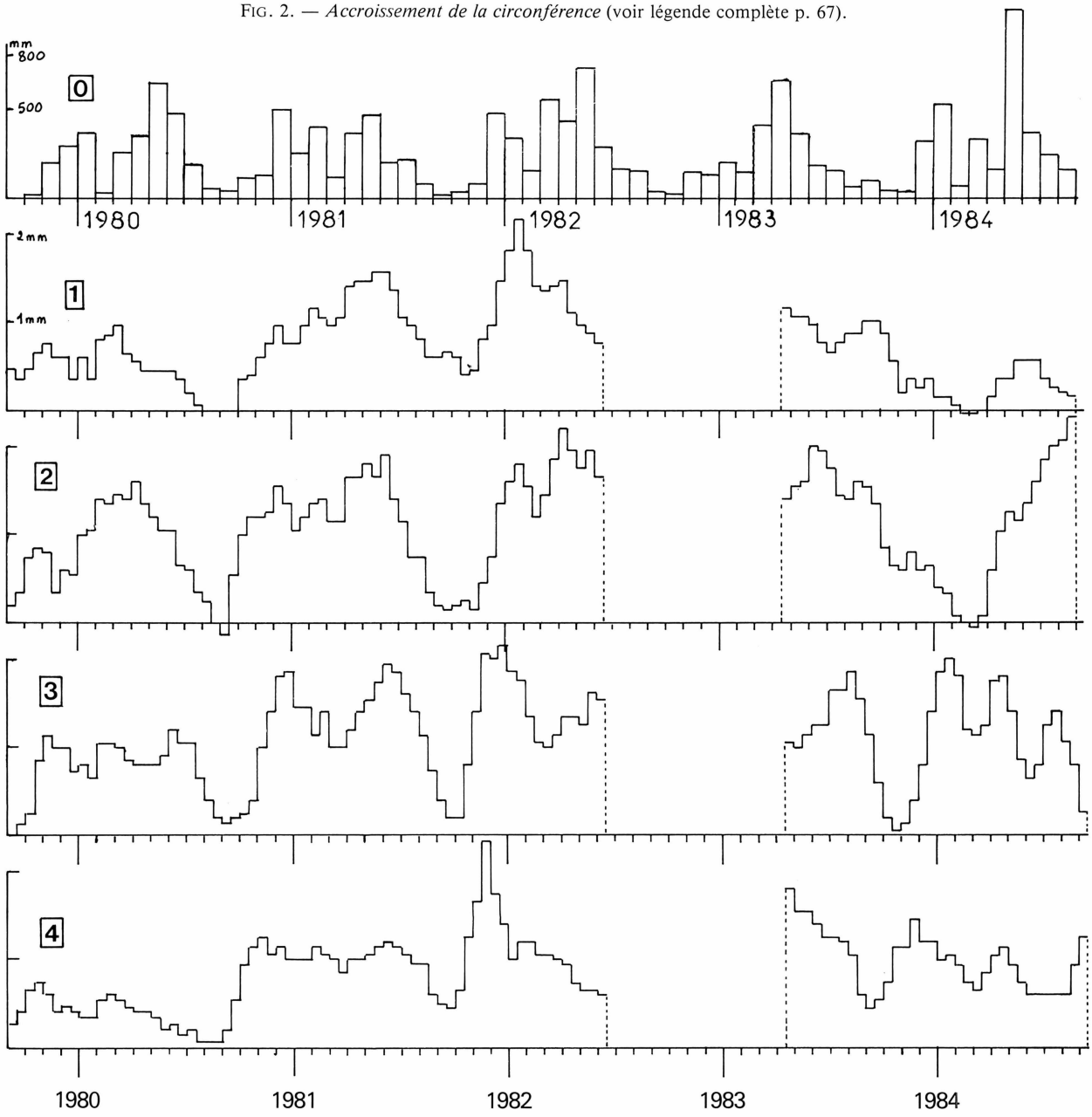
CROISSANCE ET PHÉNOMÈNES EXPLICATIFS

Rythmes de croissance

La figure suivante (fig. 2) montre que la croissance des arbres est étroitement liée à la pluviométrie et fluctue globalement dans le même sens.

Sensiblement élevés en saisons pluvieuses, les accroissements deviennent très faibles durant les périodes les plus sèches. On constate alors que la corrélation entre les pluies, même peu importantes, et la croissance en circonférence est excellente. Les minima absolus sont toujours atteints en fin septembre-début octobre.

FIG. 2. — *Accroissement de la circonférence* (voir légende complète p. 67).

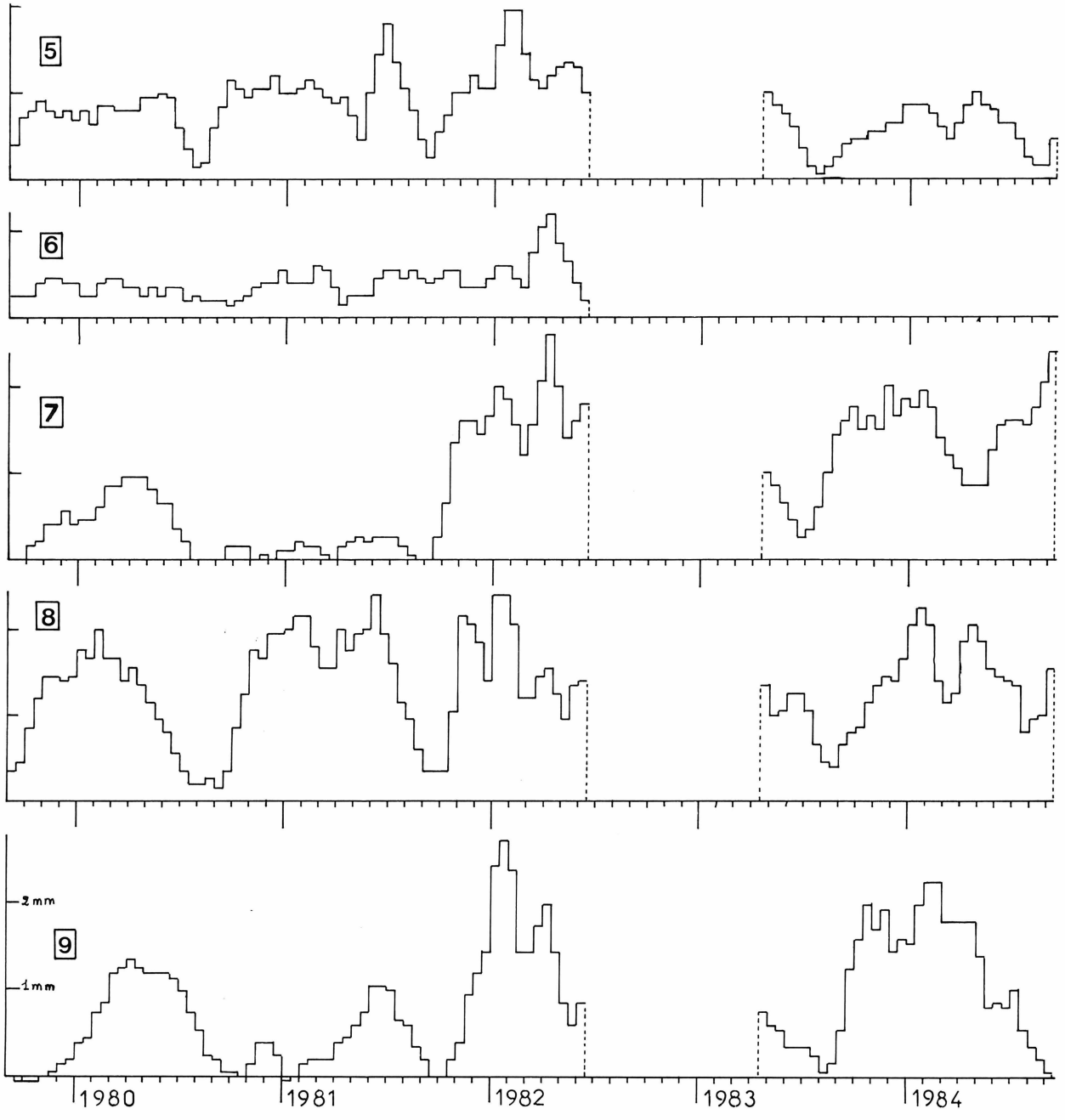


Bien que suivant la même saisonnalité que la pluviométrie, la croissance présente d'assez nettes particularités à chacun de ses paroxismes.

Ainsi les accroissements maximums apparaissent-ils après les premières pluies significatives succédant à une saison sèche bien marquée. On note également fréquemment une baisse de la croissance au cours des mois les plus pluvieux. Enfin, si les liaisons pluviométrie-croissance établies précédemment restent valables pour la plupart des invididus, il n'en demeure pas moins d'évidentes disparités entre eux au niveau de l'importance du phénomène observé (fig. 2).

On note dans plusieurs cas (*Caryocar-Ocotea*) le phénomène de rétraction des tiges en saison sèche déjà observé par ailleurs (SCHULTZ-PRÉVOST et PUIG ; cf. biblio.) en forêt des Guyanes.

FIG. 2. — *Accroissement de la circonférence (suite).* Légende commune aux deux séries de croquis des p. 66 et 67.
0 - *Pluviométrie,* 1 - Dicorynia guianensis, 2 - Caryocar glabrum, 3 - Jacaranda copaia, 4 - Goupia glabra, 5 - Ocotea rubra, 6 - Symphonia globulifera, 7 - Andira coriacea, 8 - Simarouba amara, 9 - Virola melinonii.



On note également que les arbres d'une même espèce peuvent avoir des réactions très différentes et qu'ils semblent ainsi ne pas obéir, systématiquement, à la même loi de croissance.

Tous ces phénomènes peuvent recevoir les explications suivantes :

La croissance des arbres est sous la dépendance directe de la disponibilité en eau (aucune relation évidente n'a pu être tirée des analyses de l'hygrométrie de l'air et de l'insolation). Celle-ci subit des fluctuations importantes au cours de l'année, aggravées par la faible capacité de rétention des sols. La réponse des arbres est donc immédiatement consécutive aux événements pluviométriques et ce, d'autant plus, que le « réservoir sol » est vide.

En pleine saison sèche, les arbres trouvent à peine dans les horizons les plus profonds du sol les quantités d'eau nécessaires au maintien minimum de leurs fonctions physiologiques et vont jusqu'à utiliser leurs propres réserves essentiellement concentrées dans leurs tissus les plus jeunes, causant ainsi une constriction de leur section.

Dès le retour des pluies ces tissus reprennent leur teneur en eau normale ce qui, associé à la reprise de la fonction cambiale, justifie les pics d'accroissement constatés ; à l'issue de cette phase, la réduction des accroissements ne traduit plus que les stricts effets de cette fonction.

En pleine saison des pluies, l'engorgement des sols en eau peut occasionner une asphyxie temporaire des racines, réduisant à nouveau la croissance des arbres.

Enfin, quoiqu'il soit difficile d'analyser les relations de cause à effet entre les phénomènes suivants, il apparaît que rythmes de croissance et phénologie peuvent être étroitement liés. Les maxima de floraison correspondent généralement à des périodes de croissance faible (et réciproquement). Il en est de même pour les époques de changement de feuilles (perte de pouvoir assimilateur-synthèses biologiques accrues ou... adaptation !).

Vitesse de croissance

La croissance annuelle moyenne, tous arbres confondus s'établit comme suit :

Année	Pluviométrie station de Paracou	Accroissement annuel sur la circonférence	Accroissement annuel sur le rayon
1980	2.860 mm	16,7 mm/an	2,7 mm/an
1981	2.678 mm	20,5 mm/an	3,3 mm/an
1982	3.152 mm	21,9 mm/an	3,5 mm/an
1983	2.679 mm	19,2 mm/an	3,1 mm/an
moyennes	2.842 mm	19,5 mm/an	3,15 mm/an

La croissance moyenne des arbres observés est donnée dans le tableau ci-contre, p. 69.

Les moyennes ainsi calculées sont basses et sont certainement un des meilleurs reflets du faible niveau de fertilité de la station. Elles sont inférieures à celles trouvées pour différentes autres forêts denses néotropicales et en particulier à celles citées par SCHULTZ pour le Suriname.

Elles sont toutefois parfaitement concordantes avec celles trouvées par GAZEL et PRÉVOST-PUIG en forêt guyanaise (cf. bibliographie).

Il est admis que la vitesse de croissance individuelle des arbres est sous la dépendance de conditions hydropédologiques (type de drainage-profondeur-niveau topographique) et des conditions forestières proprement dites (taxon, diamètre, position architecturale, niveau de constitution sylvigénétique).

PRÉVOST et PUIG montrent que la vitesse de croissance des arbres est en moyenne 12 fois plus élevée en forêt secondaire qu'en forêt primaire.

GAZEL rattache vitesse de croissance à densité et dureté du bois, considérant que l'évolution forestière tend progressivement vers une dominance d'essences à bois de plus en plus lourd et dur dont la vitesse de croissance est de plus en plus faible.

Cette tendance est confirmée grossièrement par nos propres observations, comme en témoigne le tableau ci-contre, mais là encore, un trop faible échantillonnage ne permet pas d'en tirer des conclusions flagrantes.

Bien que d'évidentes disparités soient notables à l'intérieur de ces chiffres, il est à noter entre les extrêmes (Simarouba/Copaïa et Goupi/St Martin rouge) des vitesses de croissance pouvant aller du simple au double, ce qui signifie, pour le moins, des tempéraments très différents.

ACCROISSEMENTS ANNUELS MOYENS DES ARBRES OBSERVÉS

(les moyennes ont été calculées sur 5 années complètes,
sauf pour les arbres marqués * dont la durée d'observation a été inférieure)

Essences et arbres	Mesures initiales (octobre 1979)		Accroissement sur la circonférence	Accroissement annuel moyen sur la circonfér.	Accroissement annuel moyen sur le diamètre
	Circonférence (mm)	Diamètre (mm)	(mm)	%	%
Chawari					
1-4-8	750	239	128,6	3,4	1,08
Simarouba					
1-12-8	720	229	177,6	4,9	1,56
1-12-9	790	251	165,2	4,2	1,33
Yayamadou					
1-26-11	790	251	54,0	1,4	0,44
1-26-12	820	261	95,6	2,3	0,73
Jacaranda					
1-35-9	780	248	132,4	3,4	1,08
1-35-10	840	267	87,2	2,1	0,67
Goupi					
1-40-13	880	280	108,4	2,5	0,79
1-40-14	690	220	50,8	1,5	0,47
Carapa					
1-45-9*	680	216	56,4	3,7	1,18
St Martin rouge					
1-56-8	830	264	53,8	1,3	0,41
1-56-9	940	299	110,8	2,4	0,76
Manil					
1-64-7*	950	302	74,8	3,5	1,11
1-64-8*	700	223	19,6	1,2	0,38
Angélique					
1-84-11	850	271	81,8	1,9	0,60
1-84-12*	690	220	36,4	2,3	0,73
Grignon franc					
1-95-9	740	236	99,2	2,7	0,85
1-95-10	980	312	17,2	0,4	0,13
Moyenne tous arbres confondus				2,5 %	0,79 %

Essences	Simarouba	Copaïa	Yayamadou	Carapa	Grignon	Manil	Angélique	Chawari	Goupi	St Martin
Densité (1)	0,43	0,46	0,58	0,59	0,65	0,71	0,79	0,80	0,84	0,86
Dureté (2)	14	15	13	30	21	33	57	57	56	79
Densité + dureté (3)	57	61	71	89	86	104	136	137	140	165
Accroissement annuel sur le rayon (mm) (4)	5,32	3,47	2,42	4,33	1,80	2,45	2,52	3,95	2,47	2,50
Accroissement annuel sur le rayon (mm) (5)	4,3	3,0	2,1	–	–	2,4	2,3	3,0	2,0	2,9

(1) densité à 12 % — (2) dureté Monnin × 10 — (3) densité × 100 + dureté Monnin × 10 — (4) mesuré sur les 3 à 5 dernières années par rubans dendromètres — (5) estimé d'après la largeur des cernes.

ÉTUDE INDIVIDUELLE DES CERNES ET DES ACCROISSEMENTS

ANGÉLIQUE (2 arbres)

Rythme de croissance et position des blessures

Le rythme d'accroissement en circonférence n'est pas nettement marqué mais chaque année on a pu constater soit un fort ralentissement, ou arrêt total en août-septembre, soit un ralentissement en fin d'année, suivi d'un arrêt total entre février et avril.

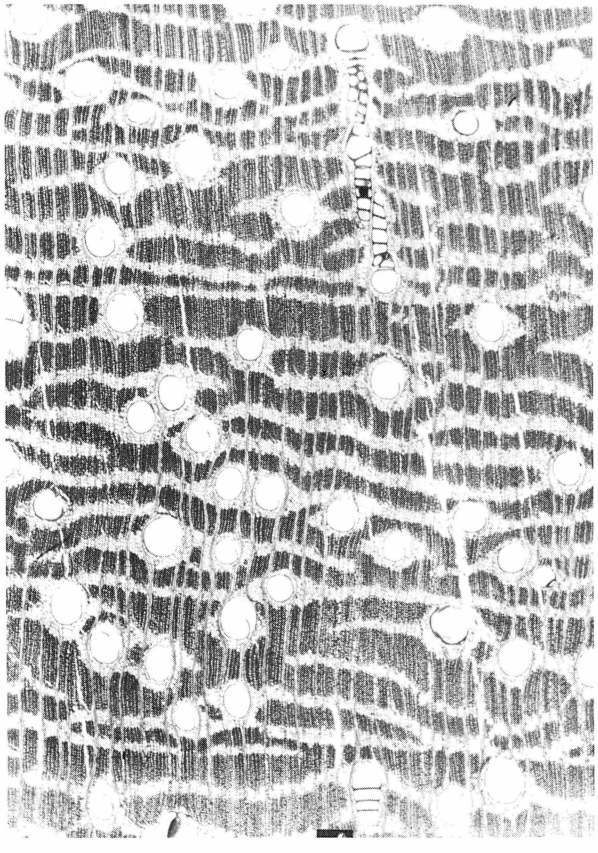
Toutes les cicatrices des blessures faites en août sont situées sur des limites d'accroissement souvent perceptibles à l'œil nu comme de fines lignes sombres. La marque de mars 83 de l'arbre n° 11 (l'autre arbre, n° 12, a été abattu à cette date) a été repérée immédiatement après une telle ligne qui doit représenter la limite de l'accroissement 81-82, un arrêt ou un fort ralentissement de l'activité cambiale ayant du se produire entre juillet 82 et février 83 (période sans relevés du ruban). Une autre limite de ce type, visible à 1 mm environ sous l'écorce, traduit le ralentissement-arrêt de novembre 83 à mars 84.

Aspect et périodicité des cernes

Le cerne « normal », c'est-à-dire large d'au moins 0,2 cm, commence par une couche fibreuse dans laquelle les quelques pores présents sont entourés par un parenchyme en losange ou courtement aliforme. C'est cette couche qui apparaît comme une ligne sombre à l'œil nu. Ensuite, dans l'accroissement, le parenchyme est disposé en bandes espacées (de 125 à 250 µm entre les deux premières), parfois un peu sinueuses, qui tendent à se resserrer (50 à 125 µm entre les deux dernières) et à être plus rectilignes et moins fréquemment interrompues dans le bois final. En limite même de l'accroissement il n'y a pas de fine ligne « terminale » de parenchyme comme chez de nombreuses Caesalpiniacées, mais la dernière bande de parenchyme est souvent caractéristique par sa continuité et sa rectitude. Dans les cernes étroits (0,1 cm) les variations d'espacements entre les bandes de parenchyme sont très faibles mais la dernière bande peut être reconnue par sa rectitude. Les limites d'accroissement correspondant à la grande saison sèche (août à octobre ou exceptionnellement plus tard) ont une périodicité annuelle et aucun faux cerne ou cerne nul n'a été repéré durant les cinq années étudiées.

La datation de ces 2 arbres n'a posé aucun problème sauf au cœur où les cernes sont très mal délimités (croissance faible et rythme annuel mal établi ?) et leur âge a été respectivement estimé à 53 ans (diamètre de 23 cm) et 64 ans (diamètre de 30 cm). En excluant les 20 premières années, l'accroissement moyen annuel du diamètre a été de 0,44 cm et 0,47 cm pour ces deux arbres.

PHOTO 2. — ANGÉLIQUE : *cernes délimités par des variations du parenchyme,* × 15.



CHAWARI (1 arbre)

Rythme de croissance et position des blessures

Durant les 5 années d'observation, la croissance en circonférence s'est fortement ralentie ou s'est arrêtée en août 79, août-septembre 80, septembre-octobre 81, probablement fin 1982 et en février-mars 84. La succession de ces dates suggère un rythme légèrement supérieur à 12 mois pour cet arbre, mais il faut noter que l'arrêt tardif de février-mars 84, faisant suite au ralentissement apparu dès le mois d'octobre 83 n'est pas particulier à cet arbre et a été observé plus ou moins nettement chez des individus d'autres essences.

Les cicatrices des blessures faites pendant les mois d'août sont situées sur des limites d'accroissement perceptibles sans être cependant très nettes. La marque faite en mars 83 se trouve très légèrement au-delà d'une telle limite qui devrait correspondre à un arrêt végétatif entre octobre 82 et février 83. Entre cette dernière marque et l'écorce, une autre limite d'accroissement, bien visible, traduit l'arrêt de février-mars 84.

Aspect et périodicité des cernes

Les cellules de parenchyme, isolées ou groupées en très courtes chaînettes plus ou moins régulièrement dispersées dans l'accroissement, tendent à s'aligner en fin de cerne pour former une pseudo-ligne terminale, par-

fois double, rarement et très localement triple. Ce schéma représentant une année végétative est perturbé soit par des faux cernes, sur toute la circonférence ou sectoriels, indiscernables des vrais, soit par de fortes variations de la distribution du parenchyme qui, sans dessiner de véritables limites d'accroissement sont difficiles à interpréter lors d'un comptage.

De la première cicatrice d'août 79 à l'écorce (octobre 84), les limites annuelles devraient être comptées. En fait, 5 limites de cernes vrais, correspondant aux 5 périodes d'arrêt ou de fort ralentissement, plus 1 ou 2 faux cernes (selon les secteurs) ont été repérées, soit 6 ou 7 cernes. Ce résultat apparemment satisfaisant ne l'est pas car la présence d'un ou deux faux cernes en a fait compenser le décalage des saisons végétatives (4,5 saisons végétatives avec 5 vraies limites de cernes annuels entre août 79 et octobre 84) et la datation du CHAWARI, en l'absence de renseignements supplémentaires, ne peut être que très approximative. En exemple, dans une couronne de bois large de 9 cm en moyenne (l'arbre est creux) nous avons dénombré 34 cernes (= variations du parenchyme) ou seulement 24 en estimant fausses certaines « limites » mal dessinées ou non visibles surtout la circonférence. Ce dernier résultat indique une vitesse de croissance de 0,75 cm par an sur le diamètre, valeur semblable à celle donnée par le ruban dendromètre durant les 5 dernières années (0,79 cm/an).

COPAIA (2 arbres)

Rythme de croissance et position des blessures

Chez ces 2 arbres la croissance en circonférence a eu un rythme bien marqué par une cessation d'activité du cambium plus ou moins longue, entre les mois d'août et d'octobre. De légers ralentissements ont été notés certaines années vers février et mars.

Toutes les cicatrices des blessures faites en août sont situées sur une ligne sombre. Les marques « août 80 » et « août 81 » de l'arbre n° 10 sont sur la même ligne marquée « août 79 » (cerne 79-80 sectoriellement nul). La cicatrice de mars 83 de l'arbre n° 9 est placée dans un accroissement, entre deux lignes sombres traduisant les arrêts ayant eu lieu vers la fin des années 82 et 83. Cette marque de mars 83 n'a pas pu être précisément située dans l'arbre n° 10 qui a eu une croissance très lente et sectorielle (arbre cannelé ne formant pas de bois au fond des cannelures).

Aspect et périodicité des cernes

Le cerne annuel commence généralement par une bande de bois sans pores puis les premiers pores apparaissant après cette bande sont très souvent reliés par leur parenchyme ; celui-ci pouvant former dans certains cernes des lignes longues et peu sinueuses. Dans le reste de l'accroissement, le parenchyme associé aux pores, aliforme, est moins étiré et peu anastomosé. La limite de l'accroissement est marquée par une ligne sombre très finement sinueuse, formée par quelques rangées de fibres à section applatie, à laquelle succède brusquement le bois initial plus clair.

Ces cernes annuels sont assez bien caractérisés pour être perçus sans difficulté (une loupe × 6 est cependant nécessaire) mais leur comptage peut-être rendu difficile ou inexact par des variations « parasites » à allure de limites de cernes ou par des cernes nuls. Les fausses limites apparaissent dans certains accroissements sous forme de bandes sombres, souvent plus floues que les vraies limites, ou de dédoublements de lignes terminales. Ces faux cernes traduisent probablement certains ralentissements de la croissance notés durant les saisons végétatives. Aucune de ces fausses limites repérées entre 1979 et 1984 n'était dessinée sur toute la circonférence : ce phénomène semble donc sectoriel, comme l'est souvent celui des cernes nuls qui n'ont été décelés que dans les cannelures où la formation de bois peut-être arrêtée pendant une ou plusieurs années.

L'arbre n° 9, d'environ 25 cm de diamètre, était âgé de 40 ans ; l'arbre n° 10, creux, n'a pas pu être daté. La vitesse moyenne de croissance diamétrale, cœur des arbres exclu, a été de 0,58 et 0,65 cm par an.

GOUPI (2 arbres)

Rythme de croissance et position des blessures

La croissance en circonférence a subi des ralentissements durant chaque grande saison sèche chez un arbre à croissance rapide, et de longs arrêts (juillet à octobre) chez l'autre arbre à croissance lente.

Chaque blessure faite en août est située sur une ligne sombre (différence de coloration due à l'absence de petites chaînettes de parenchyme) ne pouvant être suivie que sur 1/4 ou 1/2 de la circonférence. Les blessures faites en mars ne correspondent pas à des lignes remarquables.

Aspect et périodicité des cernes

Les lignes sombres traduisent vraisemblablement les ralentissements annuels de l'activité cambiale mais, n'étant pas marquées sur toute la section, elles ne peuvent pas être considérées comme des limites annuelles d'accroissement lors d'un comptage sur un rayon. Cependant une moyenne du nombre de ces lignes comptées sur 3 ou 4 rayons (résultats variant de 44 à 72 ans pour un arbre, 30 à 44 ans pour l'autre) permet d'avoir une approximation de l'âge. Les vitesses de croissance annuelle du diamètre calculées à partir de ces moyennes sont de 0,39 et 0,44 cm/an et paraissent plausibles en comparaison avec celles déduites des relevés des rubans dendromètres durant les 5 années d'observation (0,31 et 0,68 cm/an sur le diamètre).

GRIGNON FRANC (2 arbres)

Rythme de croissance et position des blessures

Un arbre a eu une croissance en circonférence extrêmement faible durant les saisons humides et nulle pendant les saisons sèches avec probablement des contrac-

tions de l'écorce qui faisaient apparaître une croissance négative dans les relevés du ruban dendromètre. L'autre arbre a eu une croissance relativement bonne, durant la période d'observation, avec un ralentissement annuel pendant les mois d'août et de septembre et parfois un second, moins marqué, certaines années vers les mois de mars ou d'avril.

Aucune des marques faites sur ces deux arbres n'a pu être mise en relation avec une quelconque variation de l'aspect du plan ligneux. Il semble que la direction (gauche ou droite) des anastomoses du parenchyme circumvasculaire change avec un certain rythme, mais ce phénomène n'est pas toujours visible et sa périodicité semble pluri-annuelle.

MANIL (1 arbre)

Rythme de croissance et position des blessures

L'arbre étudié, abattu en mars 83, a eu d'août 79 à juillet 82 une croissance en circonférence extrêmement faible et non rythmée. Un second arbre, mort et disparu au cours de l'expérience, avait une croissance assez forte, hachée plutôt que rythmée, sans période d'arrêt, qui ne correspondait peut-être qu'à des réactions cicatricielles très fortes enregistrées par le ruban dendromètre.

Sur l'arbre restant, les marques de l'expérience, plus, une importante blessure accidentelle, ont entraîné de tels dommages (croissance nulle ou tissu cicatriciel atteignant 1 cm de large) que les cernes marqués n'ont pas pu être repérés et suivis sur toute la circonférence.

Aspect et périodicité des cernes

Avec cet arbre unique, la nature du cerne annuel n'est pas définissable avec précision car tous les intermédiaires existent entre un cerne bien marqué, distinct à l'œil nu, et un cerne mal défini. Les cernes bien visibles (parce que souvent larges) commencent par une bande fibreuse large (1/4 à 1/2 mm), très souvent suivie par une bande de parenchyme épaisse, plus rectiligne et continue que les autres qui lui succèdent dans l'accroissement. Dans le bois final les bandes de parenchyme tendent à devenir plus sinueuses, plus fréquemment interrompues, plus fines et plus resserrées. Assez rarement des brides d'une ligne fine de parenchyme dessinent la limite de l'accroissement.

Les cernes peu ou pas distincts se situent dans les périodes pendant lesquelles la croissance a été très lente ou dans les zones où le parenchyme tend à être du type aliforme et anastomosé plutôt qu'en bandes. Dans ces endroits la fin de l'accroissement est parfois repérable par un amincissement des bandes de parenchyme, ou de ses « ailes » de part et d'autre des pores. Un petit détail supplémentaire exogène peut aider le repérage de la limite de certains cernes : les taches médullaires parfois nombreuses (causées par des piqûres d'insectes ?) sont situées soit dans la fin de l'accroissement, soit au niveau même de la limite.

L'âge de cet arbre de 23 cm de diamètre a été estimé à 55 ans environ. En excluant les 20 premières années sa vitesse de croissance moyenne sur le diamètre a été de 0,48 cm par an.

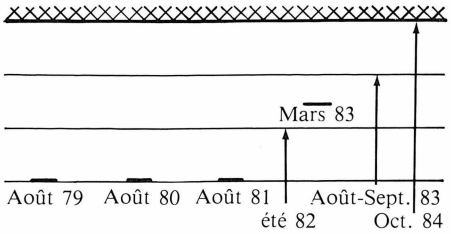
SAINT MARTIN ROUGE (2 arbres)

Rythme de croissance et position des blessures

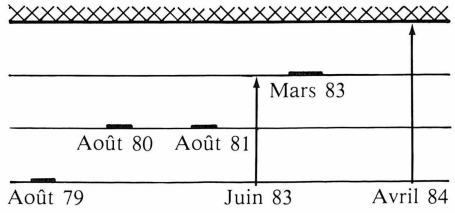
La croissance en circonférence de ces 2 arbres a été extrêmement faible, ou nulle, durant les saisons végétatives 79-80 et 80-81 entre lesquelles des arrêts complets d'activité sont décelables (août-septembre 79, 80 et 81). En octobre 81 la reprise d'activité a été forte et fut suivie d'une croissance normale. Un ralentissement ou arrêt est supposé durant la grande saison sèche 82 (pas d'observation). Durant les années 83 et 84, l'un des arbres (n° 8) a suivi un rythme normal : fort ralentissement en août-septembre 83 et arrêt en septembre-octobre 84, l'autre (n° 9) a montré un décalage : ralentissement fort en juin 83, plus faible mais cependant évident en avril 84.

Dans l'arbre n° 8, les 3 cicatrices « août 79 », « août 80 » et « août 81 » se trouvent sur une même ligne remarquable ; la marque « mars 83 » est postérieure à une autre ligne-limite devant traduire un arrêt en 1982 et est antérieure à une limite correspondant au ralentissement d'août-septembre 83. La cicatrice « août 79 » de l'arbre n° 9 est située sur une ligne limite difficile à suivre sur toute la circonférence, celles d'août 80 et août 81 sont sur une même limite. Entre cette ligne commune « août 80-août 81 » et la blessure de mars 83, aucune ligne-limite n'est visible, ce qui laisse supposer que la croissance de cet arbre n'a pas eu d'arrêt, ni de ralentissement marqués pendant l'année 1982. Immédiatement après la marque de mars 83 une ligne-limite nette représente le fort ralentissement de mai-juin 83 et, une autre ligne à 1,2 ou 3 mm de l'écorce doit traduire le ralentissement d'avril 84.

Dans l'arbre n° 8, les 3 cicatrices « août 79 », « août 80 » et « août 81 » se trouvent sur une même ligne remarquable ; la marque « mars 83 » est postérieure à une autre ligne-limite devant traduire un arrêt en 1982 et est antérieure à une limite correspondant au ralentissement d'août-septembre 83. La cicatrice « août 79 » de l'arbre n° 9 est située sur une ligne limite difficile à suivre sur toute la circonférence, celles d'août 80 et août 81 sont sur une même limite. Entre cette ligne commune « août 80-août 81 » et la blessure de mars 83, aucune ligne-limite n'est visible, ce qui laisse supposer que la croissance de cet arbre n'a pas eu d'arrêt, ni de ralentissement marqués pendant l'année 1982. Immédiatement après la marque de mars 83 une ligne-limite nette représente le fort ralentissement de mai-juin 83 et, une autre ligne à 1,2 ou 3 mm de l'écorce doit traduire le ralentissement d'avril 84.



Arbre n° 8



Arbre n° 9

REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE DES CICATRICES
ET DES LIMITES D'ACCROISSEMENT

Aspect et périodicité des cernes

Chez le Saint Martin Rouge les limites d'accroissement sont évidentes à très marquées. La forme la plus nette correspond à la présence d'une fine ligne terminale de parenchyme, continue ou dessinée par une succession de brides, bien remarquable dans ce bois au parenchyme essentiellement associé aux pores. En l'absence de cette ligne, la limite de l'accroissement est repérable soit par une bande rectiligne formée par de nombreuses anostomoses du parenchyme circumvasculaire (dans l'accroissement ce parenchyme est anastomosé obliquement), soit par la forme triangulaire du parenchyme des derniers pores (applatissement sur le côté adaxial), différente des manchons losangiques entourant les pores dans tout l'accroissement.

Un petit détail peut parfois aider en cas de doute sur la position d'une limite : les anastomoses obliques du parenchyme changent souvent d'orientation (droite ou gauche) entre deux accroissements successifs.

Bien que les couches d'accroissements soient facilement repérables, les observations faites sur ces deux arbres pendant 5 ans laissent présager une sous-datation possible par le comptage des cernes, d'une part à cause des cernes nuls correspondant à des absences complètes d'activité certaines années (3 sur un cumul de 10 années d'observation), d'autre part à cause de cernes absents dus à des décalages progressifs de la saison végétative (1 cerne en moins dans l'arbre n° 9 en 5 ans).

Nous avons dénombré 58 cernes dans l'arbre n° 8 de 26,5 de diamètre et environ 50 (premiers cernes au cœur peu distincts) dans le n° 9 de 30 cm de diamètre, soit des âges minima de 58 et 50 ans. A partir de ce comptage, et en éliminant les 20 premières années de vie de ces arbres, leur vitesse de croissance diamétrale a été respectivement de 0,54 cm et de 0,63 cm par an, valeur certainement un peu surestimée car ne tenant pas compte de cernes nuls. Ces vitesses sont cependant équivalentes à celles enregistrées de 1979 à 1984 (voir tableau).

SIMAROUBA (2 arbres)

Rythme de croissance et position des blessures

Pendant les 5 années d'observation, les deux arbres ont eu une croissance rapide, fortement à très fortement ralentie chaque année vers les mois de juillet et d'août avec une seule exception : croissance continue de l'arbre n° 8 durant l'année 1981.

Dans l'arbre n° 9, chaque blessure faite en août est située sur une ligne limite à peine distincte à l'œil nu. La marque de la blessure de mars 83 est postérieure à une ligne limite (traduisant un ralentissement au cours de l'été 82) et est très largement antérieure à une autre limite représentant le ralentissement de juillet-août 83. Le bois de l'arbre n° 8 était très attaqué par insectes et champignons et le marquage par les blessures annuelles n'a pas pu être exploité. De plus les cernes présumés n'ont pas été correctement repérés à cause de l'abondance des lignes de canaux traumatiques.

Aspect et périodicité des cernes

De part et d'autre des cicatrices des blessures faites en août, une rangée de canaux traumatiques dessine, sur plusieurs centimètres à la moitié de la circonférence, la limite de l'accroissement. Au-delà de ces canaux les limites normales des cernes sont très légèrement marquées par une bande de fibres de couleur un peu plus sombre avant laquelle le parenchyme associé aux pores est très longuement aliforme et fréquemment anastomosé (bois final) et après laquelle les premiers pores du nouvel accroissement ont un parenchyme courtement aliforme. La marque de mars 83 est aussi prolongée par une ligne de canaux traumatiques se situant dans le bois final de l'accroissement 1982-83.

Les blessures faites volontairement pour cette expérience prouvent que les canaux verticaux en ligne du Simarouba amara ont bien une origine traumatique. La présence de ces canaux parfois très loin de la zone lésée montre que cette essene est extrêmement réactive et qu'une lésion si minime soit-elle (ne laissant pas de trace) suffit pour induire leur formation.

L'âge de cet arbre de 30 cm de diamètre est de 31 ou 33 ans (2 limites incertaines au cœur). Sa vitesse de croissance, les 10 premières années exclues, a été de 0,87 cm par an sur le diamètre.

YAYAMADOU MONTAGNE (2 arbres)

Rythme de croissance et position des blessures

Durant les 5 années d'observation, l'arbre n° 12 a eu une croissance en circonférence rythmée, régulière et bien marquée : ralentissement et arrêt d'activité vers les mois d'août et de septembre et redémarrage en octobre ou novembre, parfois plus tôt (septembre 83). L'arbre n° 11 n'a pas montré un rythme aussi marqué, certainement à cause de sa faible croissance : durant l'année végétative 79-80, l'activité a été quasi nulle, en 80-81 elle a été moyenne avec un fort ralentissement de mars à juin 81, et a cessé d'octobre 81 à mars 82, pour reprendre en avril 82. En avril 83, l'arbre commençait une autre phase de croissance courte (ralentissement de novembre 83 à janvier 84 puis long arrêt de février à juin 84). Une nouvelle reprise d'activité était notée en juillet-août 84. Il en résulte que d'août 79 à août 84 cet arbre n'a eu que quatre phases d'activité, dont une presque nulle, au lieu de cinq attendues.

Chez l'arbre n° 12, chaque blessure faite en août est située sur une ligne sombre visible sur toute la section. La blessure faite en mars 83 est repérée entre deux lignes de ce type qui représentent les arrêts « fin 82-début 83 » et « fin 83-début 84 ». Dans l'arbre 11 les blessures « août 79 » et « août 80 » sont sur la même ligne sombre (cerne nul 79-80 normalement attendu), celle d'août 81 se trouve très légèrement en retrait d'une ligne sombre (arrêt de croissance à partir d'octobre 81, donc postérieur à la marque) et celle de mars 83 est aussi sur une ligne sombre, position normale car la reprise d'activité n'a eu lieu qu'en avril 83. Immédiatement sous l'écorce une autre ligne sombre traduit le ralentissement et l'arrêt observés de novembre 83 à juin 84.

Aspect et périodicité des cernes

Dans cette essence dont le plan ligneux est caractérisé par la rareté du parenchyme, les cernes ne sont pas typiquement caractérisés mais leurs limites sont cependant repérables sur une rondelle finement poncée. La ligne sombre, très mince à épaisse, très nette ou floue, apparaissant à chaque arrêt d'activité cambiale correspond à une fine bande large de 4 à 15 fibres ayant une section aplatie, parfois rectangulaire et des parois légèrement plus épaisses. La transition entre ces fibres du bois final et celle à section circulaire du bois initial du cerne suivant est perceptible bien qu'elle ne soit pas toujours brutale. Assez rarement semble-t-il, une ligne de parenchyme d'une seule cellule d'épaisseur peut apparaître à la limite même de l'accroissement. Aucun faux cerne ni dédoublement de limite n'a été observé de 1979 à 1984 chez ces deux arbres.

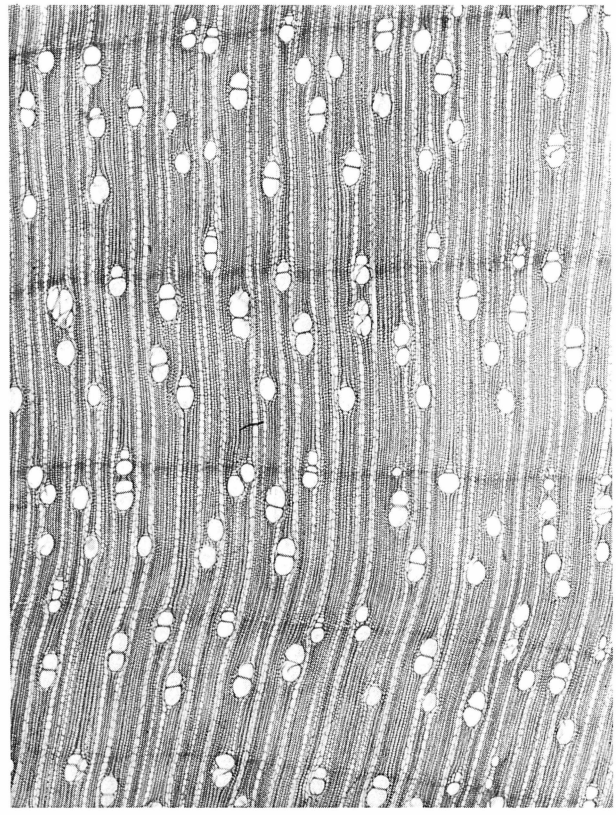


PHOTO 3. — YAYAMADOU MONTAGNE : *cernes délimités par une mince couche de fibres à section aplatie,* × 15.

S'il est certain que chaque limite d'accroissement observée représente bien l'arrêt entre deux saisons végétatives, la périodicité de ces cernes n'est peut être pas rigoureusement annuelle chez certains arbres à croissance lente à cause, d'une part, d'années sans croissance et, d'autre part, de décalage possible des périodes végétatives pouvant supprimer une « année » (reprises d'activités en août 80, avril 82, avril 83 puis juillet 84 de l'arbre n° 11). Ces cernes absents, nuls, ou aussi partiellement nuls (le cerne 80-81 de l'arbre n° 12 est nul sur 1/4 de la section), dont la fréquence est impossible à prédire, font sous-estimer l'âge de l'individu et par conséquent surestimer sa vitesse de croissance.

L'âge minimum des 2 arbres étudiés de 27 et 29 cm de diamètre est de 43 et 69 ans (nombre de cernes comptés). La vitesse de croissance moyenne, de ces 2 arbres, appréciée à partir de la vingtième année, était au maximum de 0,48 et 0,37 cm par an sur le diamètre.

CONCLUSION

Les cernes annuels des 9 essences étudiées peuvent être grossièrement classés en 4 catégories par l'aspect de leurs limites :

1) Variations bien visibles et faciles à interpréter du

parenchyme abondant, chez l'ANGÉLIQUE, le SAINT MARTIN ROUGE et, à la rigueur, le MANIL (limites plus ou moins nettes selon la largeur des cernes).

2) Variations d'un parenchyme dispersé peu distinct, d'interprétation difficile dans le CHAWARI, très difficile et approximative dans le GOUPI.

3) Variations d'aspect des fibres (fines lignes sombres terminales) chez le YAYAMADOU, auxquelles s'ajoutent des variations du parenchyme associé aux pores chez le COPAIA et le SIMAROUBA.

4) Impossibilité de discerner des accroissements annuels dans le GRIGNON FRANC.

A l'exception de l'ANGÉLIQUE, du SAINT MARTIN et du YAYAMADOU chez lesquels les années sont nettes et faciles à « lire » et le GRIGNON où elles ne sont pas marquées, les cernes des autres essences ne peuvent être correctement repérés et comptés que si l'on dispose d'un champ d'observation assez grand (au moins 1/4 de la section du tronc). Il faut en effet une certaine surface pour juger correctement toutes les variations du plan ligneux et détecter les cernes partiellement nuls ou les dédoublements de limites. Un comptage des cernes sur une carotte de sondage, si large soit-elle ne semble pas possible.

La datation d'un arbre pourra être surestimée chez le CHAWARI et le GOUPI par la présence de variations d'abondance du parenchyme en cours d'accroissement ou de réels faux cernes interprétés comme de vraies couches annuelles. Inversement le nombre des cernes sera légèrement sous-estimé dans les arbres n'ayant pas formé de bois certaines années (cernes nuls) et chez certains individus ayant eu à certaines périodes, un ou des décalages de leur phase annuelle d'activité.

D'autre part, comme dans la plupart des essences tropicales, les premiers cernes du cœur de l'arbre sont très souvent difficiles à repérer.

Après cette première étude, il serait faux de conclure que les essences guyanaises n'ont pas de cernes annuels toujours bien marqués et visibles : les espèces de cette expérience avaient été préalablement classées dans le groupe des essences à cernes non périodiques ou très difficiles à distinguer. Par contre, il est très probable que les Légumineuses à lignes de parenchyme dites terminales aient des cernes annuels bien distincts : COURBARIL *(Hymenaea courbaril),* AMARANTE *(Peltogyne sp. pl.),* BOCO *(Bocoa prouacensis),* PANACOCO et autres *(Swartzia sp. pl.),* MONTOUCHI DE SAVANE *(Pterocarpus officinalis),* ainsi que des essences d'autres familles comme le CEDRO *(Cedrela odorata)* par sa zone semi-poreuse, les INGUIPAPA *(Couratari sp. pl.),* les MAHOT ROUGES et NOIRS *(Eschweilera sp. pl.)* et les MAHOT COTON *(Eriotheca sp. pl.)* par des variations du tissu parenchymateux.

RÉCAPITULATION DES DONNÉES DE CROISSANCE OBTENUES SUR 17 ARBRES DE FORÊT GUYANAISE

Essence	Numéro de l'arbre	Diamètre de l'arbre à l'abattage	Age présumé à l'abattage	Vitesse de croissance diamétrale observée sur les dernières années	Vitesse de croissance moyenne calculée par la largeur des cernes *
Angélique	1-84-11	30,1 cm	64 ans	0,53 cm/an (5)	0,47 cm/an
	1-84-12	23,0 cm	53 ans	0,48 cm/an (2)	0,44 cm/an
Chawari	1-04-8	28,2 cm	? (cœur creux)	0,79 cm/an (5)	0,60-0,70 cm/an
Copaïa	1-35-9	28,8 cm	40 ans	0,84 cm/an (5)	0,58 cm/an
	1-35-10	29,7 cm	? (cœur creux)	0,55 cm/an (5)	0,65 cm/an
Goupi	1-40-13	31,4 cm	? (cœur creux)	0,68 cm/an (5)	0,44 cm/an
	1-40-14	23,7 cm	environ 50 ans	0,31 cm/an (5)	0,39 cm/an
Grignon franc	1-95-9	27,1 cm	?	0,63 cm/an (5)	?
	1-95-10	32,0 cm	?	0,11 cm/an (5)	?
Manil	1-64-7	32,6 cm	?	0,70 cm/an (5)	?
	1-64-8	22,9 cm	55 ans	0,28 cm/an (5)	0,48 cm/an
St Martin rouge	1-56-8	28,5 cm	58 ans	0,34 cm/an (5)	0,54 cm/an
	1-56-9	33,7 cm	50 ans	0,66 cm/an (5)	0,63 cm/an
Simarouba	1-12-8	28,9 cm	? (cœur creux)	1,10 cm/an (5)	?
	1-12-9	30,7 cm	31 ou 33	1,03 cm/an (5)	0,87 cm/an
Yayamadou montagne	1-26-11	27,0 cm	43 ans	0,36 cm/an (5)	0,48 cm/an
	1-26-12	29,3 cm	69 ans	0,61 cm/an (5)	0,37 cm/an

( ) Nombre d'années d'observation.
* Cœur de l'arbre, soit 10 ou 20 ans, exclu.

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

L'étude décrite précédemment, malgré ses imperfections et ses limites montre tout l'intérêt de poursuivre les investigations dans un domaine de recherche encore trop peu abordé.

Les objectifs en sont, au moins, doubles, à savoir :

1) la connaissance des mécanismes physiologiques de la croissance diamétrale des arbres de forêt dense humide de Guyane,

2) la compréhension de la sylvigénèse dans ce même milieu naturel. L'un et l'autre devant servir de base à la mise au point d'une sylviculture raisonnée.

Ce type de recherche, pour être efficace, doit concerner naturellement le plus grand nombre d'espèces, représentées dans l'espace par un nombre minimal d'individus par classes de diamètre, et suivies dans un temps suffisamment long pour obtenir des moyennes significatives.

Un exemple actuel en est donné par l'expérimentation que mène l'O.N.F. en Guyane sur les placeaux du BAFOG (cf. GAZEL, biblio.), peut-être seul cas au monde où la connaissance de peuplements forestiers tropicaux est suivie régulièrement depuis plusieurs dizaines d'années.

Pour sa part le C.T.F.T. a engagé, en 1982, une vaste opération expérimentale d'aménagement forestier sur le site même de Paracou. La nature de cette expérimentation (influence de prélèvements d'intensité progressive et d'éclaircies chimiques) a justifié une étude très précise des accroissements des arbres de valeur pour quantifier l'impact des différents traitements par comparaison avec un témoin en milieu naturel non perturbé. Outre les paramètres précédemment pris en compte, sera donc également estimée la notion d'environnement forestier. Plus de 500 tiges seront ainsi concernées dans la population d'avenir de la forêt (diamètre des arbres compris entre 10 et 40 cm). La pose des rubans dendromètres a été effectuée en début 1986, la périodicité de lecture étant de 3 mois.

Enfin, toujours dans ce même cadre, un nouvel échantillonnage d'espèces a été retenu pour l'étude des cernes d'accroissement selon le procédé du marquage annuel, les premières marques ayant été effectuées en octobre 1985.

BIBLIOGRAPHIE

AYPHASSORHO (H.), 1984. — Rapport interne C.T.F.T.-Guyane.

BERTIN (F.), 1985. — Mémoire de 3e année E.N.I.T.E.F./ C.T.F.T.-Guyane.

CATINOT (R.), 1970. — Premières réflexions sur une possibilité physiologique des rythmes annuels d'accroissement chez les arbres de la forêt tropicale africaine. *Bois et Forêts des Tropiques,* n° 131.

DÉTIENNE (P.), 1974-1976. — Nature et périodicité des cernes du Makoré, Padouk, Doussié, Bété, Iroko, C.T.F.T., rapports internes.

DÉTIENNE (P.), MARIAUX (A.). — Nature et périodicité des cernes dans le bois de Niangon (*B.T.F.* n° 159, 1975). Nature et périodicité des cernes dans le bois de Samba (*B.F.T.* n° 169, 1976). Nature et périodicité des cernes dans les bois rouges de Méliacées africaines (*B.F.T.* n° 175, 1977).

DÉTIENNE (P.), JACQUET (P.), MARIAUX (A.), 1982. — Manuel d'identification des bois tropicaux, Tome 3 : Guyane française, C.T.F.T.

GAZEL (M.), 1983. — Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane, O.N.F., Direction Régionale de Guyane.

MARIAUX (A.). — Les cernes dans les bois tropicaux africains. Nature et périodicité. Peuvent-ils révéler l'âge des arbres ? Méthodes d'étude et premiers résultats (*B.F.T.* n° 113 et 114, 1967). La périodicité des cernes dans le bois de Limba (*B.F.T.* n° 128, 1969). La périodicité de la formation des cernes dans le bois de l'Okoumé (*B.F.T.* n° 131, 1970).

PRÉVOST (M. F.), PUIG (H.), 1981. — Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. Adansonia n° 2.

SCHULZ (J. P.), 1960. — Ecological studies on rain forest in Southern Surinam, in Vegetation of Surinam, Van Eedenfonds, Amsterdam, Vol. II.

ATLAS DES DÉPARTEMENTS FRANÇAIS D'OUTRE-MER, n° 4 la Guyane, CNRS-ORSTOM, 1979.