



PHOTO 1. — *Plantules issues de graines de la banque du sol avec Cecropia, Vismia.*

## CONCEPTS COMMUNS A L'ANALYSE DES PROCESSUS DE DYNAMIQUE ET DE SUCCESSION

par Jean-Paul LESCURE, Hubert de FORESTA et Bernard RIERA

### SUMMARY

#### CONCEPTS COMMON TO THE ANALYSIS OF THE PROCESSES OF DYNAMICS AND SUCCESSION

*Pioneer species make up a flower, vegetative and germinal potential. Thanks to their long-dormancy seeds they are often disse-*

minated by bats or birds ; half their stock is composed of *Cecropia* ; the composition of the other half greatly varies according to numerous factors.

## RESUMEN

### CONCEPTOS COMUNES AL ANALISIS DE LOS PROCESOS DE DINAMICA Y DE SUCESION

*Las especies pioneras brindan un elevado potencial florístico, vegetativo y germinal debido al largo reposo vegetativo de sus semillas, diseminadas con frecuencia por murciélagos y pájaros. La especie dominante — la mitad del « stock » — es la *Cecropia*, siendo la composición de la otra mitad sumamente variada en función de numerosos factores.*

Les chapitres suivants sont consacrés à la dynamique des forêts primaires et des végétations secondaires.

La compréhension de ces phénomènes fait appel à des notions communes concernant, d'une part, la biologie des espèces pionnières impliquées dans les deux processus et, d'autre part, les mécanismes d'installation de la végétation à la suite de toute rupture du couvert forestier.

L'étude des comportements écologiques des espèces permet de délimiter facilement le groupe des pionniers, déjà largement étudié (2, 59, 62), et dont nous retiendrons ici essentiellement la capacité d'invasion rapide de toute trouée importante du couvert végétal. Leur physiologie peut schématiquement se réduire à deux types principaux : des arbres avec peu de branches, toutes obliques à sub-verticales et de grosses feuilles (bois canon : *Cecropia* spp., bois Saint-Jean ou morototo : *Dydimopanax morototoni*, Copaïa : *Jacaranda copaia*) et des arbres à très nombreuses branches horizontales et petites feuilles (Goupi : *Goupi glabra*, Caiman oudou : *Laetia procera*, bois darter : *Vismia* spp.).

Bien qu'il existe en fait un continuum, on peut également distinguer deux groupes dans ces pionniers en fonction de leur durée de vie (tableau 1). Les arbustes et la plupart des arbres ont une durée de vie brève (de 3-4 à 25-30 ans dans les meilleures conditions) et atteignent très vite leur maturité sexuelle (de 1 à 7-8 ans). D'autres arbres, en petit nombre il est vrai, ont une durée de vie qui peut excéder cent ans, associée à une maturité sexuelle tardive. Ils peuvent atteindre les dimensions des grands arbres de la forêt primaire — c'est notamment le cas du Goupi.

Tous ces arbres sont héliophiles dès leur germination, s'accroissent rapidement en hauteur et en diamètre (48), et la plupart possèdent la capacité de rejeter abondamment après traumatisme (Aumeeruddy, comm. pers.). Leurs fruits sont charnus et de petite taille, leurs graines sont très petites, produites en très grande quantité (47), généralement capables de dormance prolongée — jusqu'à au moins 5 ans pour les bois canons (24) —, et dispersées par les animaux, essentiellement oiseaux et chauve-souris (47), (15). Pour la plupart des espèces pionnières, la germination des graines, inhibée dans les conditions microclimatiques du couvert forestier (faible énergie

lumineuse incidente, spectre lumineux enrichi en rouge lointain, amplitude thermique faible), est induite par la rupture de ce couvert et le bouleversement microclimatique qui s'ensuit.

Enfin, il faut noter qu'un petit nombre d'espèces considérées comme pionnières en raison de leur importance dans les premiers stades de certaines formations secondaires, ne présentent pas ces dernières caractéristiques : c'est essentiellement le cas de quelques « pois sucrés », *Inga* spp. (32, 33, 45), qui ont de relativement grosses graines (supérieures à 1 cm), à germination immédiate et indépendante des conditions de lumière ; leur intrusion massive au sein de certaines végétations pionnières, essentiellement dans les abattis, semble liée à leur héliophilie précoce et à leur croissance rapide ainsi qu'à leur dissémination particulièrement efficace assurée par des oiseaux et mammifères arboricoles et surtout, dans le cas qui nous occupe, par l'homme, qui consomme la pulpe entourant les graines.

Notons que la flore pionnière comprend aussi quelques lianes et herbacées plus particulièrement inféodées aux végétations secondaires.

La compréhension des processus de régénération naturelle, au moins dans les premières années, passe par la connaissance du potentiel floristique existant au moment de l'ouverture du couvert forestier ; suivant en cela Alexandre (1), nous distinguerons trois ensembles :

#### 1 — Les rejets et plantules : potentiel végétatif.

Cet ensemble correspond aux individus ayant survécu à la perturbation : plantules, arbres et arbustes, plus ou moins traumatisés lors de la chute des arbres ; sa composition floristique est étroitement liée à celle de la couverture initiale.

#### 2 — Le stock de graines du sol : potentiel séminal édaphique.

Cet ensemble est constitué par les graines stockées dans le sol avant l'ouverture de la voûte. On distingue, d'une part, des graines d'espèces forestières qui, germinant en condition de faible éclaircissement, peuvent néanmoins se développer dans les conditions héliophiles de la trouée. D'autre part, les graines d'espèces pionnières constituent l'essentiel du stock.

En Guyane, les travaux récents (23, 12), confirment

TABLEAU 1

PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DES ESPÈCES PIONNIÈRES (ARBRES ET ARBUSTES)  
LES PLUS ABONDANTES DANS LA RÉGION DE LA PISTE DE SAINT-ELIEColonne 1 — abondance : a) = effectifs relatifs (%) sur la parcelle ARBOCEL (25 ha)  
à 3,5 ans.

b) = indice d'abondance intégrant nos observations sur l'ensemble des végétations pionnières étudiées.

+ = peu abondant ; +++ = très abondant.

Colonne 5 — type de fruits : poly A = polyakène ; b = baie ; c = capsule ; d = drupe ;  
f = follicule.

Colonne 7 — agent disséminateur : C.S. = Chauve-souris ; O. = Oiseaux.

	Abondance		Durée de vie (année)	Entrée en fructific. (années)	Hauteur max. (m)	Type de fruit	Taille des graines (mm)	Principal agent disséminateur
	a	b						
MORACEAE								
<i>Cecropia obtusa</i> Tréc.	20,4	++++	25-30	3-4	25-30	poly A	< 2	C.S. (+ 0)
<i>Cecropia sciadophylla</i> Mart.	6,9	+++	25-30	4-5	25-30	poly A	< 2	0
EYRERICACEAE								
<i>Vismia sessilifolia</i> (Aubl.) DC.	7,4	+++	25-30	3	20-25	b	< 2	C.S.
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	4,9	+++	25-30	3	20-25	b	< 2	C.S.
<i>Vismia latifolia</i> (Aubl.) Choisy	0,8	+++	25-30	3	20-25	b	< 2	C.S.
SOLANACEAE								
<i>Solanum subinerme</i> Jacq.	7,3	+++	3-4	1	4-6	b	2 à 5	C.S.
<i>Solanum argenteum</i> Poir.	2,0	+++	5	1	5-10	b	2 à 5	0
<i>Solanum asperum</i> L.C. Rich.	—	++	3-4	1	4-6	b	< 2	C.S.
<i>Solanum surinamense</i> Steud.	—	++	5	1	5-10	b	2 à 5	C.S.
CELASTRACEAE								
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	7,9	+++	> 100	?	35-40	b	< 2	0
FLACOURTIACEAE								
<i>Laetia procera</i> (P. et E.) Eichl.	5,6	+++	> 100 ?	?	30-35	c	2 à 5	0
ANNONACEAE								
<i>Xylopia nitida</i> Dun.	3,0	+++	50 ?	?	25-30	f	2 à 5	0
<i>Rollinia resinosa</i> Spruce ex Benth.	—	++	15-20 ?	3	10-15 ?	b	2 à 5	?
RUBIACEAE								
<i>Palicourea guianensis</i> Aubl.	4,9	+++	15-20	2-3	15-20	d	2 à 5	0
<i>Palicourea crocea</i> (Sw.) E. et S.	—	++	10-15	2-3	5-10	d	2 à 5	0
<i>Isertia spiciformis</i> DC.	5,3	+++	15-20	2-3	10-15	d	< 2	0
<i>Isertia coccinea</i> (Aubl.) Gmel.	—	++	15-20	2-3	15-20	d	5 à 10	0
MELASTOMACEAE								
<i>Loreya mespiloides</i> Miq.	2,6	+++	10-15	3-4	5-10	b	< 2	0 + Marsup.
<i>Miconia fragilis</i> Naud.	1,5	+++	25-30	7-8	25-30	b	< 2	0
<i>Miconia tschudyoides</i> Cogn.	—	++	15-20 ?	7-8	10-15 ?	b	< 2	0
<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	—	++	> 50	7-8	25-35	b	2	0
MALPIGHIACEAE								
<i>Byrsonima densa</i> (Poir.) DC.	—	++	25-30 ?	5-6	25-30 ?	d	2 à 5	0
BIGNONIACEAE								
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don	—	+	> 50	?	30-35	f	> 20	Vent
VERBENACEAE								
<i>Aegiphila villosa</i> (Aubl.) Gmel.	—		15-20	3-4	5-10	b	2 à 5	0

l'omniprésence de ce stock en forêt primaire : des échantillons de sol prélevés à intervalle régulier jusqu'à 6 km de la lisière d'une formation secondaire jeune — source importante de graines d'espèces pionnières — révèlent, un stock équivalent, quantitativement et qualitativement à celui existant à 500 m<sup>2</sup> de la même lisière. On peut estimer le nombre des graines viables contenues dans les 2 premiers centimètres du sol de forêt primaire à un minimum de 150 à 200 graines par mètre carré. Ce nombre varie de façon importante sur des distances de

quelques mètres, notamment sous l'influence de la proximité de vieux chablis ou de formations secondaires : par exemple, à trois km de la végétation pionnière, on trouve des valeurs allant selon des échantillons élémentaires de 64 à 784 graines par m<sup>2</sup>. Floristiquement le stock est dominé par les *Cecropia* qui représentent dans tous les échantillons environ 50 % du nombre des graines viables. La plupart des autres espèces d'arbres et arbustes pionniers se partagent l'effectif restant de façon beaucoup plus hétérogène.

### 3 — Les apports postérieurs à l'ouverture du couvert forestier : potentiel séminal advectif.

Cet ensemble se compose des mêmes espèces que celles observées dans le potentiel séminal édaphique. Pour que cet apport soit efficace il faut qu'il ait lieu juste après la formation de la perturbation. La composition dépend de la composition floristique de la zone et de la phénologie. Les mécanismes de dispersion qui interviennent peuvent relever de la zoochorie ou de l'anémochorie. Ainsi les ouvertures forestières récentes sont visitées par des chauve-souris frugivores lors de leurs boucles d'exploration (15) ; qui dispersent essentiellement des graines d'espèces pionnières (*Solanum spp.*, *Vismia spp.*, *Piper spp.*, *Cecropia obtusa*).

D'autres espèces sont disséminées par des oiseaux à régime alimentaire mixte, frugivores-insectivores. Ce phénomène est probablement très important pour les espèces dont nous n'avons pas trouvé de graines dans le sol de forêt primaire (*Iseria spp.*, *Palicourea spp.*, *Byrsonima spp.*). Enfin les herbacées héliophiles qui apparaissent très vite dans les grandes trouées relèvent généralement de ce potentiel.

L'expression de chacun de ces potentiels est régie par les conditions écologiques variant selon la dimension de l'ouverture du couvert forestier. L'équilibre qui se crée entre eux détermine les principaux aspects de la régénération et de la cicatrisation de la végétation qui sont détaillés dans les deux articles suivants.