



PHOTO 2. — Jeune Cecropia dont la graine est arrivée à germer sur le tronc d'un arbre tombé au sol.

LES FORMATIONS SECONDAIRES

par H. de FORESTA et J. P. LESCURE

SUMMARY

SECONDARY FORMATIONS

In Guiana, secondary formations are generally of anthropic origin and they develop from areas where there is life (villages, coast, by the sides of tracks, etc..).

The author describes the successive stages of vegetation in the openings created by man in the canopy. He ends on a few practical teachings concerning large-scale forest logging sites.

RESUMEN

FORMACIONES SECUNDARIAS

En Guyana, las formaciones secundarias son por lo general de origen antrópico y se desarrollan a partir de zonas habitadas (burgos, litoral, orillas de pistas y carreteras, etc.).

En el presente artículo, el autor describe las etapas sucesivas de la ocupación de las aberturas creadas por el hombre en el vuelo forestal por la vegetación. A modo de conclusión presenta algunas experiencias prácticas relativas a las explotaciones forestales de gran envergadura.

Origine des formations secondaires : particularités de la situation guyanaise

Forêt primaire, forêt secondaire, représentent les deux phases majeures d'un continuum successional dont les extrêmes, bien caractérisés, peuvent facilement être opposés sur les plans floristique et structurel, mais dont les stades intermédiaires restent encore quasi-imperméables à une délimitation précise.

Dans toutes les régions de forêt tropicale, **les formations secondaires** qui s'installent exclusivement dans les grandes ouvertures forestières, correspondent aux différentes étapes du processus de reconstitution de la végétation après destruction totale ou partielle — succession secondaire (31) — de la forêt primaire.

Les grandes trouées forestières peuvent résulter de catastrophes naturelles telles que tornades, cyclones (7, 60, 62), tremblements de terre, glissements de terrain (17) ; ce type de perturbation est rare à l'échelle du monde tropical humide, et tout à fait exceptionnel en Guyane (citons, à titre d'exemple, le cas d'une tornade qui, en 1981, a ravagé quelques dizaines d'hectares le long du fleuve Kourou).

Mais l'installation des formations secondaires résulte en fait principalement des activités humaines — cultures sur brûlis, défrichements agricoles, ouverture de routes et de pistes, exploitation forestière intensive qui, dans la

zone tropicale humide, ont pris une telle extension que l'anomalie constituée par les forêts secondaires, d'exception qu'elle était encore au siècle dernier ; est devenue la règle ; nous sommes entrés dans « l'ère des végétations secondaires » (20).

Dans ce contexte général, la Guyane, en raison des caractéristiques de son peuplement humain — densité très faible et répartition très localisée — et de la faible pression anthropique actuelle et passée sur la forêt, occupe une place tout à fait particulière : les formations secondaires y sont rares et de faible étendue, localisées à l'île de Cayenne et à ses environs, aux abords des villages, ainsi qu'aux flancs des quelques pistes qui s'enfoncent dans le massif forestier, ce massif constituant de fait une immense réserve naturelle de forêt non perturbée.

Situation originale donc, qui permet à la Guyane de disposer d'un atout majeur : **elle peut assurer un développement harmonieux de son domaine forestier, d'une part en s'appuyant sur les résultats des études menées dans le pays, d'autre part en tirant profit des expériences passées réalisées dans les autres régions de forêt tropicale humide, succès et échecs.**

LES PREMIERS STADES : LA VÉGÉTATION PIONNIÈRE

En raison des difficultés rencontrées pour retracer l'histoire de parcelles anciennes et de la multiplication des voies d'évolution floristique et structurale au cours des successions secondaires, nos connaissances restent encore fragmentaires en ce qui concerne l'évolution à long terme des formations secondaires (33) ; elles permettent de définir des tendances générales qui seront succinctement évoquées ici, mais, en un lieu donné, le détail des changements reste impossible à prédire (37).

Les seules études réalisées en Guyane concernent l'évolution des friches après agriculture sur brûlis dans la région du Haut-Oyapock (32-33) : la phase pionnière culmine, dans une belle organisation architecturale, aux environs de 30 ans, lui succède l'installation progressive, et l'épanouissement aux environs de 100 ans, d'une phase constituée d'arbres de grande taille (jusqu'à 50-60 m de haut), présentant à cet âge une très forte biomasse (environ 600 t/ha contre 400 en forêt primaire), mais dont la composition floristique est loin de refléter celle de la forêt environnante. Néanmoins on remarque que de nombreux arbres d'avenir appartiennent au cortège floristique de celle-ci, laissant présager l'épanouissement tardif d'une phase ultérieure équivalente floristi-

quement et structurellement à la forêt primaire environnante.

L'étude des premiers stades est d'accès plus facile et permet de connaître avec une relative précision les conditions de l'installation et de l'évolution à court terme de la **végétation pionnière**.

En Guyane comme ailleurs, la flore pionnière est caractérisée par un nombre d'espèces faible comparé à l'extrême richesse de la forêt primaire. Quelques herbacées héliophiles peuvent occuper une place localement importante dans les premiers mois qui suivent un défrichement (*Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae*, *Rubiaceae*, *Fougère...*) elles disparaissent rapidement dès que se forme un couvert arbustif ou arboré, à l'exception de quelques espèces tolérant un léger ombrage (*Ischnosiphon spp.*, *Heliconia spp.*, *Reneolunia orinoceusis* Rusby, *Scleria secans* (L.) Urban...) Mais ce sont essentiellement quelques lianes (liane à eau : *Dolioscarpus guianensis* (Aubl.) Gilf ; des passiflores : *Passiflora coccinea* Aubl. et *P. Glandulosa* Cav.)... et surtout quelques arbres et arbustes (cf. Tableau 1) qui marquent le paysage formé par la végétation pionnière (cf. LESCURE *et al.*, même numéro).

La colonisation initiale : résultante de l'interaction des différents potentiels

Les défrichements sont le lieu d'une compétition végétale intense au cours de laquelle « les premiers arrivés sont les mieux servis ». Les dimensions importantes de l'ouverture permettent aux espèces pionnières de dominer rapidement le recru. Les plantules d'espèces forestières tolèrent mal en général les conditions de pleine lumière et sont rapidement éliminées, un grand nombre d'arbres de forêt primaire paraissent capables de rejeter (34) mais ces rejets ont peu d'avenir — sur une parcelle de 25 ha (Arbocel), 7 ans après la coupe, 3 % seulement des arbres dominants sont issus de rejets. Ce sont alors les modalités de la coupe ainsi que le traitement ultérieur — compactage du sol par des engins lourds, passage du feu, mise en culture et techniques culturales — qui déterminent le résultat de la compétition entre potentiel extérieur et stock de graines du sol (11, 12, 13, 57).

Dans les zones faiblement perturbées (défrichement seul), la colonisation, presque immédiate, est assurée par le potentiel séminal édaphique, des différences locales de la composition floristique dans une même région pouvant s'expliquer par des variations pédologiques (domi-

nance de *Vismia sessilifolia* sur sol hydromorphe) ou par l'hétérogénéité spatiale du stock de graines du sol ; par exemple, le recru observé sur un bassin versant proche d'Arbocel révèle une composition tout à fait originale caractérisée par la dominance de *Miconia fragilis*, due à la proximité immédiate d'un grand chablis comprenant plusieurs vieux *Miconia* qui ont pendant plusieurs années « inondé » de leurs graines la forêt environnante par l'intermédiaire des oiseaux frugivores.

Dans les zones fortement perturbées par le passage d'engins lourds, le compactage du sol et les conditions hydriques défavorables qu'il induit (3) bloquent totalement l'expression du potentiel séminal édaphique ; la colonisation, très lente et progressive, est alors assurée uniquement par le potentiel extérieur.

Enfin, dans les zones marquées par le passage d'un feu intense, la quasi-totalité des graines du sol est détruite (5, 36, 57, 59).

La colonisation est assurée par des espèces issues du potentiel extérieur, capables de se développer sur sol cal-

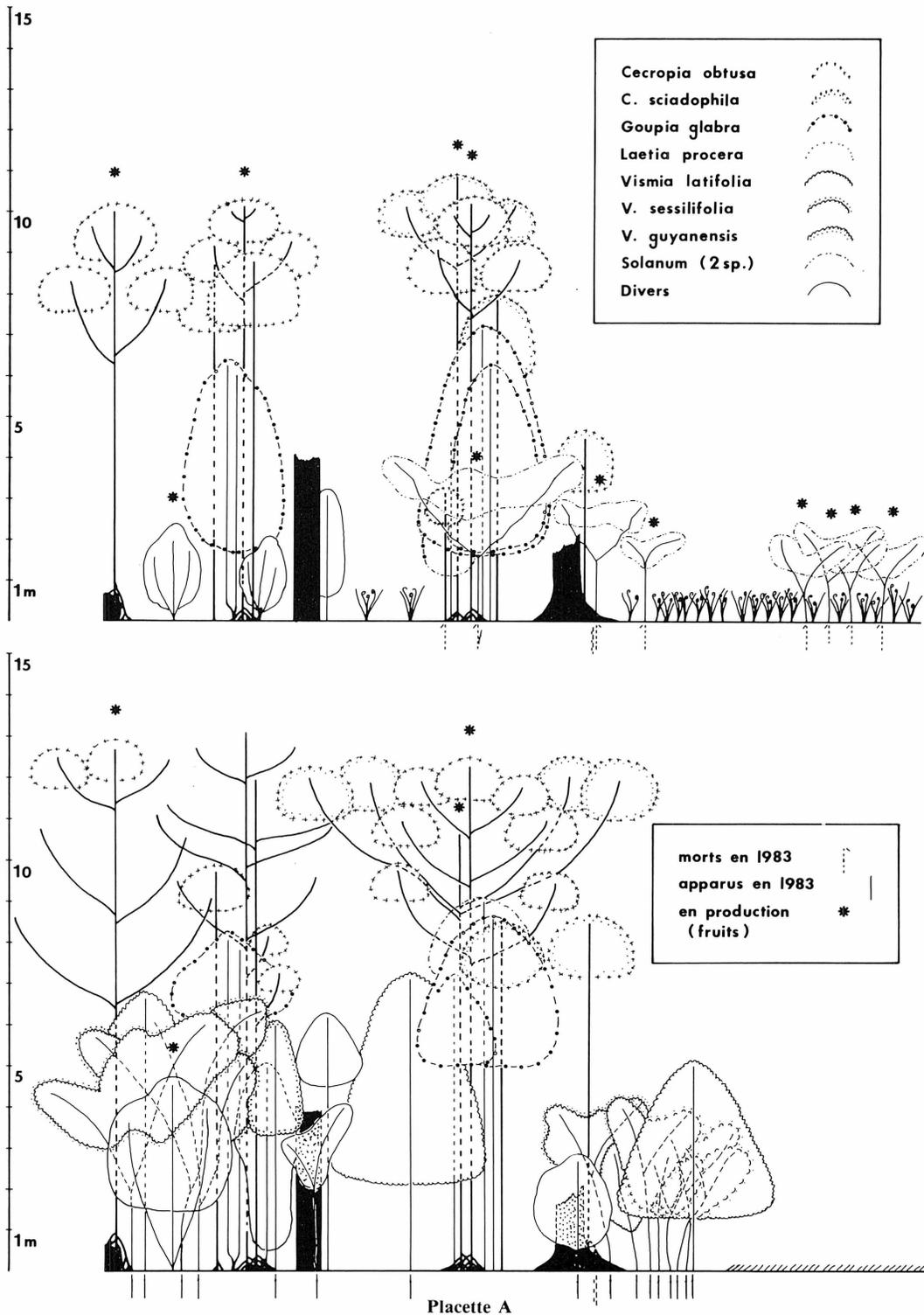
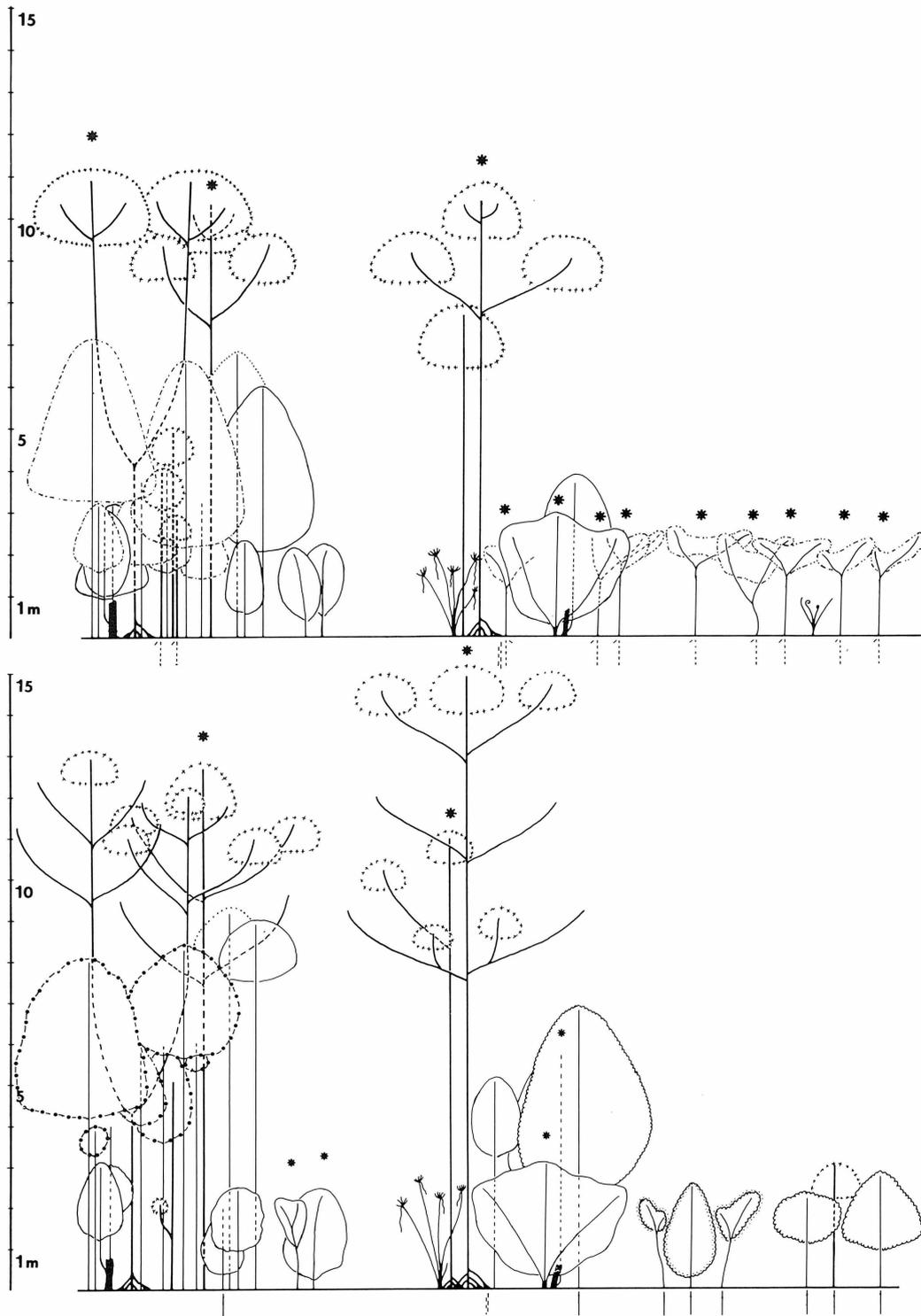


Figure 1. — Profils schématiques réalisés sur deux placettes 20 m × 2 m à 3 ans 1/2 et 6 ans 1/2 sur ARBOCEL.

La partie droite des deux profils (A) et (B) offre un exemple de remplacement successional marqué. Les *Solanum* spp. (et les *Pityrogramma colomelanos*, A) qui avaient colonisé les zones fortement brûlées, disparaissent et sont remplacés par des *Vismia* spp., espèces représentées jusqu'alors par de nombreux individus localisés dans les zones peu brûlées. Les graines de *Solanum* spp. et des *Vismia* spp. sont dispersées par les mêmes espèces de chauves-souris, principalement *Carollia perspicillata* et *Sturnira lillium*.



Placette B

Figure 1 (suite)

Dans la partie gauche on note la faible croissance en hauteur des arbres sous le couvert de *Cecropia* spp. (profil B) ; certains de ces *Cecropia*, notamment *C. obtusa*, commencent à mourir sur pied. Les trouées lumineuses ainsi créées permettent la germination et le développement de nouveaux pionniers et principalement de *Vismia* spp. (profil A).

ciné : essentiellement des herbacées anémochores telles la fougère *Pityrogramma calomelanos* (L.) Liuh. ou des

arbustes rudéraux chiroptérochores comme *Solanum rugosum*, *S. osperum*, ou *S. Subinerme*.

Structures et évolutions de la végétation pionnière

Tout en gardant à l'esprit l'existence de variations locales — sur lesquelles nous ne possédons que trop peu de renseignements —, on peut réduire l'évolution structurale du recrû à deux voies principales, fonction des caractéristiques de la colonisation initiale, et par conséquent de celles du défrichement.

Stock de graines du sol dominant : c'est le cas des défrichements simples (bord de piste, exploitation forestière intensive sans compactage du sol, zones non brûlées des abattis), où la composition initiale du potentiel séminal édaphique définit de façon quasi univoque l'évolution structurale et floristique du recrû : sur la piste de Saint Elie par exemple, la densité, très forte au début, diminue régulièrement au cours du temps en raison de la compétition — sur environ 200 graines viables par m², 50 environ vont germer ; il ne reste que 35 plantules à 3 mois, 25 à 6 mois et à 3 ans, on ne trouve plus qu'environ 2 arbres par m².

Les individus survivants croissent en hauteur, mais à des vitesses différentes, de sorte que dès 3 ans apparaît une stratification des feuillages qui reste marquée pendant plusieurs années (fig. 1) : les *Cecropia* forment une strate continue qui s'établit entre 7 et 10 m et monte ensuite lentement jusqu'à 15-20 m vers 10-12 ans, les autres espèces surcimées au début, constituent entre 3 et 6 m une strate nette vers 3 ans, qui se différencie vers 6 ans en 2 strates — 4 à 6 m formées par les *Loreya*, *Isertia spiciformis*, *Palicounea guyanensis*, *Rollinia* : 8 à 10 m formée par les *Vismia byrsonima*, *Miconia fragilis*, et surtout *Xylopia*, *Laetia* et *Goupia* —, la strate supérieure rejoignant bientôt les *Cecropia*. Ces derniers dépérissent (certains individus pourtant dominants commencent à s'étioler dès 5-6 ans) et la végétation sera dès 15-20 ans et pour de nombreuses années dominée par les arbres pionniers à vie longue — les zones forestières riches en Goupi résultent certainement de ce type de processus.

Dans le cas d'un défrichement « simple » la succession au sein de la phase pionnière correspond donc fidèlement au « modèle » de la composition floristique initiale » (8).

Potentiel extérieur dominant : c'est ici essentiellement le cas des coupes forestières suivies de brûlis ou d'agriculture.

Les petits défrichements (de l'ordre de 0,5 à 1 ha), caractéristiques de l'agriculture sur brûlis traditionnelle (19, 33), sont généralement envahis par une phase herbacée qui disparaît rapidement avec la fermeture du couvert formé par les plantes cultivées et les arbres pion-

niers issus des graines dispersées par les oiseaux, les chauve-souris et l'homme — Cas des *Inga spp.* (33).

Bien que légèrement retardée, l'évolution du recrû suit schématiquement les mêmes voies que dans le cas précédent, cependant, les pionniers à vie longue sont en général plus rares. Ce sont des arbres forestiers ayant pu s'installer et se développer progressivement à l'abri des plantes cultivées du recrû qui succèdent aux arbres pionniers à mesure de leur dépérissement (15-30 ans).

Les recherches menées sur la parcelle Arbocel (25 ha) permettent de caractériser l'évolution extrêmement hétérogène des grands défrichements (11, 12, 13, 14, 15, 39).

Dans les zones fortement perturbées par le feu qui a suivi la coupe, se développe tout d'abord une végétation herbacée basse dominée par les *Pityrogramma* ; cette fougère subsiste pendant 3-4 ans et peut être remplacée, soit par d'autres herbacées héliophiles soit, et c'est le cas le plus général, par un fourré arbustif bas (2 m) quasi exclusivement formé de *Solanum spp.* Ces derniers dépérissent en masse 3-4 ans plus tard et sont alors remplacés par une ou deux autres espèces pionnières, principalement des *Vismia spp.* qui présentent un fort pouvoir d'invasion et dont les graines sont consommées et dispersées par les mêmes chauve-souris que les *solanum*.

Ce processus rarement évoqué de successions imbriquées de plusieurs phases pionnières (fig. 1) peut être expliqué par le fait que chacune de ces phases n'est constituée que d'un peuplement équiennement régulier d'une ou deux espèces pionnières de même durée de vie qui ne laissent aucune autre espèce s'installer sous son couvert. A la mort du peuplement, le terrain privé de préexistants, ne peut être recolonisé que par des pionniers.

On ne peut prédire avec certitude l'issue de cette succession — pourquoi pas d'autres phases pionnières ? — mais, quoi qu'il en soit, **ce processus souligne les risques de blocage de la reconstitution dans les grands défrichements, par « auto-entretien » de la végétation pionnière.**

Les grands défrichements posent aussi le problème de l'installation des espèces forestières. En Guyane, la très grande majorité des graines des arbres de forêt primaire sont dispersées à faible distance, par barochorie — c'est le cas d'un « Wapa », *Eperua grandiflora* (Aubl.) Benth. — par autochorie — un autre « Wapa » *Eperua falcata* Aubl. — par anémochorie l'« Angélique », par exemple, *Dicorynia guyanensis* Amsh — la plupart des espèces étant zoochores (54). Ces caractéristiques de dissémination entraînent un corollaire d'importance : **globallement, la vitesse de colonisation par les arbres de forêt primaire varie en raison inverse de la surface de défrichement.**

TABLEAU 1

PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES DES ESPÈCES PIONIÈRES (ARBRES ET ARBUSTES)
LES PLUS ABONDANTES DANS LA RÉGION DE LA PISTE DE SAINT-ELIE

Colonne 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

La végétation pionnière : quelques enseignements pratiques

En Guyane, avant toute exploitation forestière de grande envergure, les points suivants devraient être largement pris en considération :

- Les défrichements entièrement mécanisés à l'aide d'engins lourds laissent des conditions très défavorables à l'installation de la végétation, occasionnant un retard de la colonisation initiale d'au moins 8 à 10 ans.

- Le feu entraîne un retard considérable de la dynamique successionnelle, pouvant mener à une auto-perpétuation de la végétation pionnière dans les grands défrichements.

- Le feu peut avoir un effet positif dans le cas où des plantations d'espèces héliophiles à croissance rapide sont envisagées, en raison de la destruction du stock de graines du sol et de la réduction corrélative de la compétition entre arbres pionniers et arbres plantés.

- Plus les défrichements occupent une surface d'un seul tenant importante, plus la colonisation par les arbres forestiers est lente, l'installation des phases avancées de la reconstitution pouvant être ainsi retardée de plusieurs dizaines d'années. Par conséquent, une exploitation forestière intensive, qui laisserait à la régénération naturelle le soin de reconstituer la forêt, devrait être conçue sous forme de petites parcelles élémentaires de

l'ordre de 1 ha, séparées entre elles par des bandes suffisamment larges (100 m environ) de forêt non perturbée.

- Le fait que la biomasse d'une forêt secondaire de faible étendue et entourée de forêt primaire se reconstitue rapidement, pour devenir sensiblement égale à celle de la forêt initiale vers 80 ans, ne doit pas masquer le danger que représenterait l'extension abusive des surfaces de végétation secondaire en regard de l'appauvrissement floristique grave qu'elle entraînerait.

Enfin, et c'est un point positif pour l'avenir, dans les zones non perturbées par le feu, les conditions micro-climatiques et édaphiques permettent, dès 3-4 ans, la croissance des arbres de la forêt primaire. Ce fait important devrait susciter une expérimentation sylvicole visant à permettre l'utilisation de la végétation pionnière pour la plantation des bois d'œuvre locaux.