LA DYNAMIQUE DE LA FORÊT NATURELLE

par Bernard RIERA*,
Henri PUIG*,
Jean-Paul LESCURE**

PHOTO 3. — *Plantules d'*Eperua falcata, Dicorynia guianensis *et d'*Eschweilera sp *présentes au moment de la formation d'un chablis.*

SUMMARY

DYNAMICS OF THE NATURAL FOREST

Apart from the pioneer species mentioned above, the dynamics involves scarry or nomadic plants and dryas, or sedentary, structuring and support species.

The forest mosaic depends on the successive phases of this mosaic, but also on some processes, the most important of which being dissemination and growth dynamics which express themselves naturally when windthrows occur.

* Université Paris VI, ** ORSTOM.

RESUMEN

DINAMICA DEL BOSQUE NATURAL

Ademas de las especies pioneras mencionadas anteriormente, la dinámica hace intervenir las plantas cicatrizales o naturalizadas y las dríadas o especies sedentarias, estructurales y de apoyo.

El mosaico forestal depende de las etapas sucesivas de este mosaico, pero también de diversos procesos, siendo los más importantes la diseminación y la dinámica del crecimiento, que se expresan naturalmente cuando intervienen los árboles descuajados.

Depuis une dizaine d'années, à la suite des travaux d'OLDEMAN (41), de WHITMORE (61), d'HARTSHORN (23), les recherches sur l'aspect dynamique de la forêt tropicale ont été intensifiées particulièrement en Guyane française. La forêt primaire n'apparaît plus comme une unité immuable mais bien comme une population végétale en perpétuel renouvellement mettant en jeu des processus de régénération qui apparaissent dans des conditions naturelles à la faveur de chutes d'arbres.

Chaque année, les chablis ainsi créés affectent, en Guyane, environ 1 % de la surface forestière. Les mécanismes de reconstitution du couvert végétal, aussi bien physionomiques que floristiques, qui vont s'y manifester, aboutissent à la réalisation d'une véritable mosaïque ; la forêt peut donc s'analyser comme une vaste imbrication de surfaces boisées d'âges différents, théoriquement reconnaissables à leur architecture et à leur cortège floristique. L'observation de la forêt sous cet angle théorique mène donc à une conception dynamique de celle-ci, qui cherche à mettre en évidence les caractéristiques, la place et le rôle de chacune des phases de reconstitution suggérées par HALLÉ, OLDEMAN et TOMLINSON (22) (fig. 1), dans l'ensemble d'une population forestière hétérogène. Elle fait appel aux concepts précédemment exposés auxquels s'en rajoutent un certain nombre d'autres, liés au comportement des espèces en jeu, que nous exposerons ci-après.

LES COMPORTEMENTS ÉCOLOGIQUES

Les espèces qui interviennent dans les processus de régénération de la forêt naturelle peuvent être classées en trois groupes, dont les limites tracées dans des continuum de caractères biologiques tels que la vitesse de croissance, le besoin de lumière, la longévité, la rapidité du cycle reproductif, etc. restent parfois arbitraires ou mal définies.

Les pionniers ont été définis ci-dessus dans leur acception la plus générale, comme les plantes susceptibles de participer les premières à la reconstitution d'un couvert végétal, sans en assurer la stabilité, et douées pour jouer ce rôle, d'une capacité de germer dans des conditions de lumière forte, et d'une grande rapidité de croissance leur assurant un avantage sur leurs voisines. Leur position systématique et leurs caractéristiques biologiques ont été évoquées ci-dessus. Dans le cadre de cet article, le terme de pionnier ne s'appliquera qu'aux espèces à vie courte.

Deux autres catégories de plantes vont intervenir dans la mosaïque forestière : les cicatricielles ou nomades, et les dryades ou espèces sédentaires, structurantes ou de soutien.

Les cicatricielles ou nomades

D'autres espèces germant à la lumière mais présentant une croissance moins rapide peuvent dans certains cas jouer le rôle de pionnières, bien qu'elles n'en présentent pas toutes les caractéristiques. Ce groupe comprend, pour une part, les pionniers à vie longue décrits ci-dessus, et, pour une autre part, des essences moins héliophiles. Toutes ces espèces sont capables de cicatriser le couvert végétal perturbé d'où leur nom de cicatricielles ; par ailleurs, en se disséminant à la faveur des chablis, elles constituent une classe de plantes largement réparties dans la population forestière mais généralement isolées les unes des autres, cette répartition étant à l'origine de leur qualificatif de nomades. Selon la taille de la perturbation et les caractéristiques de son environnement, elles peuvent parfois concurrencer sérieusement les pionniers *sensu-stricto*. Ce cas a été observé par exemple dans les friches du Haut Oyapock après agriculture sur brûlis, où les *Inga edulis,* disséminés par l'homme, concurrencent les *Cecropia* ou encore dans le bassin D du programme ECEREX, sur la piste de Saint Elie, où les goupis *(Goupia glabra)* ont dominé les premiers stades de la régénération.

Elles sont caractérisées par des besoins identiques à ceux des pionnières pour assurer leur germination, mais elles en diffèrent par une durée de vie plus longue, une fructification plus tardive et plus saisonnière (1) une croissance souvent rapide au début pouvant ralentir par

(1) MANGENOT (38) et Van STEENIS (56).

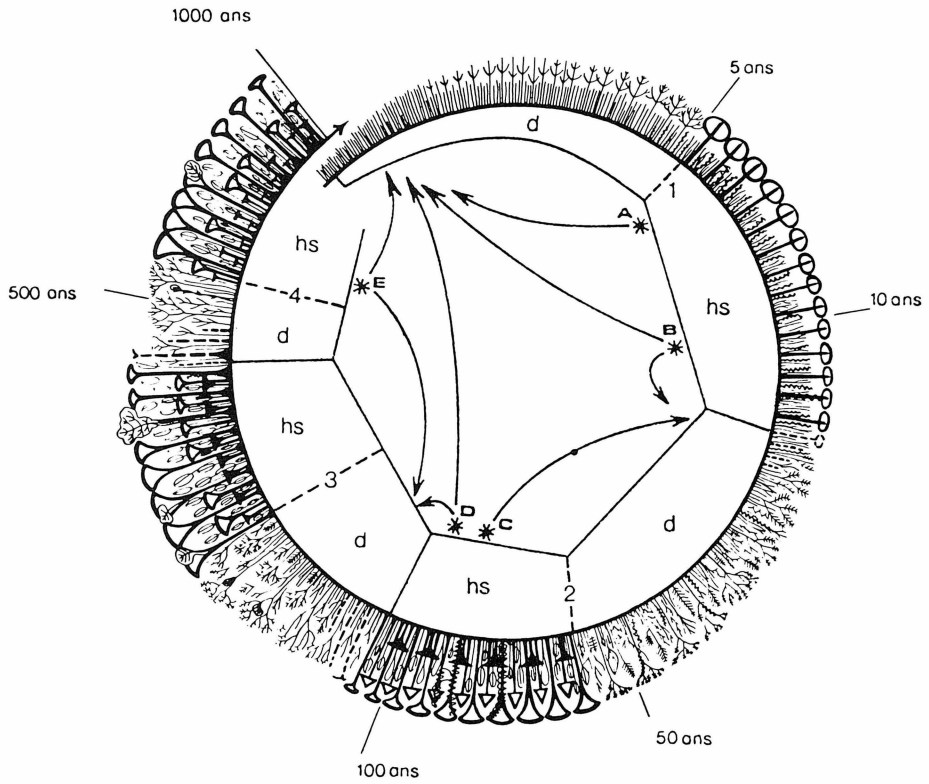


FIG. 1. — *Cycles sylvigénétiques* (d'après HALLÉ *et al.*, 1978).

la suite, un port plus ramifié avec de très nombreuses branches horizontales et des feuilles plus petites, un bois de densité plus élevée comme chez *Xylopia, Laetia, Goupia.* Autour de ces caractéristiques très générales, on peut observer un certain nombre de variations : le port peut par exemple rester identique à celui des pionniers *sensu-stricto* comme chez *Bagassa guianensis, Pourouma spp., Schefflera paraensis, Dydimopanax morototoni, Isertia coccinea, Palicourea guianensis* ou *Sterculia spp.* dans ses phases juvéniles. La taille des graines peut varier, de quelques millimètres chez *Vismia spp., Goupia glabra, Laetia procera* à quelques centimètres comme chez *Pourouma, Protium, Cordia, Mouriri, Casearia, Sterculia, Inga.* Celles-ci sont généralement dispersées par les animaux mais d'autres peuvent l'être par le vent : *Jacaranda copaia, Sclerolobium sp., Bombax sp., Tachigalia sp.* ; certaines enfin sont barochores (2) comme celles d'*Apeiba spp.* et *Eperua grandiflora.*

Parmi ces nomades on rencontre de nombreuses essences commerciales qui participent à la formation de la voûte et de l'étage des émergents. Nous citerons, entre autres, *Dicorynia guianensis, Caryocar glabrum, Virola spp., Bagassa, Goupia,* les *VOCHYSIACEAE* (quali), *Eperua spp.* (wapa) etc.

Les dryades (1) ou espèces sédentaires, structurantes ou de soutien

Elles ont généralement une durée de vie longue, et donnent à la forêt son aspect organisé dans tous les ensembles structuraux, du sol à la voûte. Leur bois dense et dur est apprécié en ébénisterie comme dans le Boco *(Bocoa)* ou le bois de lettre moucheté *(Brosimum sp.)*. Leur ramification, profuse chez les individus adultes, porte des feuilles de taille modeste ; la fructification est rythmique et n'apparaît que chez des sujets âgés. Les

(1) Van STEENIS (56).

(2) Transports par le vent (anémochores), par la pesenteur (barochores), par les animaux (zoochores), par les chauve-souris (chitopterochores) etc.

graines sont plus grosses avec un pouvoir de conservation faible bien que la germination puisse en être différée, notamment pour certaines *CHRYSOBALANACEAE (Couepia, Parinari)*. La taille des graines et les modes de dispersion, souvent barochores, ne favorisent pas de longs trajets pour ces diaspores qui germent généralement au pied ou au voisinage de l'arbre semencier. La germination s'effectue sous le couvert de la végétation déjà existante et le développement des plantules est lié à la réalisation de leurs exigences lumineuses et thermiques à la faveur de modifications de leur environnement (51). Là encore on observe qu'il est difficile de tracer une limite nette entre certaines nomades et les dryades. Dans ce groupe, pour les arbres, trois familles sont importantes : *LECYTHIDACEAE, CHRYSOBALANACEAE et CAESALPINIACEAE*. Pour le sous-bois, ce sont les *VIOLACEAE, ANNONACEAE, EUPHORBIACEAE, RHIZOPHORACEAE, DICHAPETALACEAE* qui dominent le paysage floristique. Les proportions de ces différentes familles varient énormément sur des petites surfaces avec parfois des aspects de peuplements denses d'une espèce pour un ensemble structural donné. Cette grégarité constitue l'un des caractères importants de ces dryades.

La compréhension de la mosaïque forestière ne se satisfait pas uniquement de ces distinctions catégorielles ; elle passe aussi par la connaissance d'un certain nombre de processus dont nous ne parlerons ici que des plus importants : la dissémination et la dynamique de croissance.

LES PROCESSUS DE DISSÉMINATION

La dissémination à grande distance constitue un élément fondamental de la régénération en forêt tropicale, du fait de la grande diversité floristique et de la faible densité des espèces. Il faut qu'une espèce possède des moyens de dissémination efficaces pour qu'elle puisse se propager et trouver des conditions favorables à sa régénération. La présence d'une faune importante et variée est essentielle, les espèces guyanaises étant zoochores à plus de 80 % (54). Les animaux disséminent les diaspores surtout dans les chablis, lieux de passage et de repos privilégiés pour les mammifères et les oiseaux, mais aussi les plus favorables à la régénération.

Sept pour cent des espèces forestières ont des diaspores anémochores ; mais l'importance de ce mode de dispersion est en réalité réduite par la faible densité de ces espèces, sauf dans le cas de *Dicorynia guianensis*.

Les espèces autochores (5 %), quoique les moins nombreuses, sont très importantes dans le paysage forestier où dominent *Eperua falcata* et, dans le sous-bois, *Rinorea spp*. Parmi les autres types de dissémination il est à noter que le type barochore peut évoluer vers la zoochorie dans le cas de la mise en réserve des graines par des rongeurs (agoutis, acouchis). Ce cas s'observe par exemple pour le Carapa *(Carapa guianensis)* et le Wacapou *(Vouacapoua americana)*.

LA DYNAMIQUE DE LA CROISSANCE

Le développement des arbres relève des croissances en hauteur et en diamètre, qui ne sont pas nécessairement concomitantes. OLDEMAN (41) a montré que chez les jeunes arbres, conformes à leur modèle initial, la hauteur est généralement supérieure ou égale à 100 fois le diamètre et devient inférieure lorsque l'individu atteint sa maturité et émet de nombreuses réitérations. Cette relation ne doit pas être entendue comme une droite de régression procédant d'une analyse statistique de deux paramètres mais comme le résultat d'une analyse morphologique cas par cas. Elle varie en fonction de la vigueur des individus ; ainsi les arbres juvéniles ont tendance à croître plus rapidement en hauteur afin d'atteindre la lumière ; installés dans la voûte, la croissance en épaisseur prendra le relais assurant une meilleure exploitation de l'espace occupé.

La croissance en hauteur reste difficile à mesurer dans les forêts tropicales, c'est pourquoi l'essentiel des observations concerne des augmentations de diamètre.

La croissance en diamètre moyenne varie en fonction des classes de diamètre selon une courbe généralement en cloche, dont le maximum passe par les classes de 40 à 60 cm (fig. 2). Les arbres de cette taille ont atteint la voûte et privilégient alors la croissance en diamètre ; les plus petits privilégient encore la recherche de la lumière, donc la croissance en hauteur ; les plus vieux sont entrés dans une phase de sénescence et voient leurs performances diminuer.

L'accroissement moyen sur le diamètre en forêt naturelle non perturbée est estimé à moins de 1,6 mm par an. Dans une phase de régénération, comme celle observée dans deux parcelles du Bafog situées dans la région de

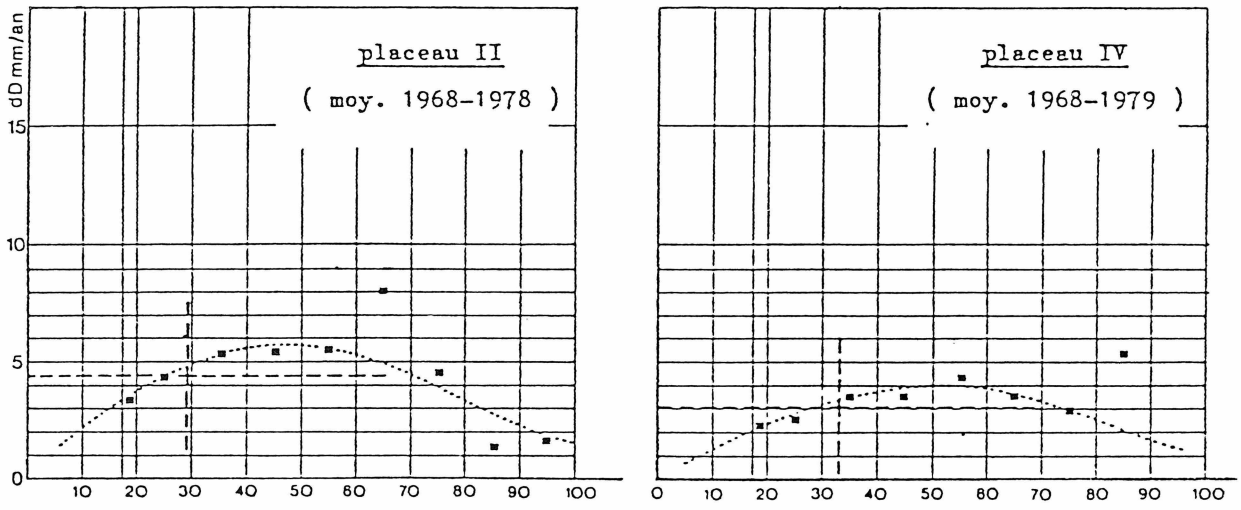


FIG. 2. — *Vitesse de croissance en diamètre (mm/an), moyennes par classes de diamètre, toutes espèces confondues* (d'après GAZEL, 1983).

Saint Laurent, dont le bois d'œuvre avait été exploité en 1948, GAZEL (18) a observé des accroissements moyens sur 10 ans variant de 3 à 4,4 mm par an pour la population supérieure à 15 cm de diamètre. Il faut cependant noter que les croissances moyennes ne sont pas représentatives de la dynamique des individus ; en effet, dans les petites classes de diamètres, la faible croissance moyenne est due, entre autres raisons, à la grande rapidité de croissance de quelques individus associée à la forte mortalité de nombreux jeunes arbres. Les croissances moyennes mesurées par espèce varient de 0,5 mm pour le *Bocoa* à 30 mm/an pour les *Cecropia.*

Les variations intraspécifiques et interspécifiques peuvent également être importantes selon les conditions du milieu.

On retrouve ici la distinction faite précédemment entre espèces pionnières, nomades et dryades. Les premières montrent des différences de croissance importantes suivant l'âge : de 10 à 50 mm/an pendant les 3 premières années, cette croissance tombe dès 6 ans à 13 mm/an avec de fortes mortalités chez *Cecropia obtusa ; C. sciadophylla* présente une plus grande longévité mais une croissance plus faible au départ.

Parmi les espèces nomades telles que nous les avons définies, certaines comme *Didymopanax morototoni, Tapirira guianensis, Jacaranda copaia, Simarouba amara, Xylopia nitida, Laetia procera, Fagara pentandra, Inga spp., Sterculia pruriens,* ont des croissances pouvant atteindre 30 mm/an dans leur jeunesse, mais elles présentent une forte mortalité et peuvent, dans certaines conditions écologiques, avoir entièrement disparu au bout de 6 à 8 ans. Dans les parcelles du Bafog exploitées en 1948, GAZEL (18) signale des croissances de 3 à 6 mm/an pour *Jacaranda,* de 2 à 3 mm/an pour *Laetia,* et de 4 mm/an pour *Tapirira.* Certaines espèces peuvent croître rapidement jusqu'à 20 ou 30 ans par exemple 15 mm/an pour *Erisma incinatum, Vochysia guianensis, Qualea rosea, Sclerolobium melionii, Inga coriacea,* ou 10 à 13 mm/an pour *Virola melinonii, Inga bourgouni, Parkia nitida, Newtonia suaveolens* et *Macrosamanea sp.* Au-delà de trente ans leur vitesse de croissance se ralentit.

D'autres espèces présentent une vitesse de croissance constante au cours du temps. C'est le cas de *Dicorynia guianensis* et de *Goupia glabra* avec 10 mm/an. En se basant sur des hypothèses de croissance linéaire pour certaines espèces, GAZEL (18) envisage de sélectionner dès 10 ou 15 ans, les arbres les plus intéressants, tout en soulignant qu'il faut toutefois rester prudent car les propriétés mécaniques de ces bois sont variables d'un individu à l'autre et dépendent certainement des conditions et de la vitesse de croissance.

Les dryades ont des bois durs qui résultent d'une vitesse de croissance lente et régulière, par exemple : 3 à 4 mm/an pour *Eschweilera odora,* 2 mm/an pour *E. corrugata,* 0,5-1 mm/an pour *Bocoa prouacensis.* Pour ces dernières espèces, l'accroissement des arbres présente une périodicité qui est rythmée sur la pluviométrie (50). Certaines espèces ou certains individus peuvent même présenter des constrictions lors des saisons sèches (50).

Avec une grande quantité de lumière, certaines espèces, dont les pionnières, présentent des taux élevés d'accroissement. Dans le cas contraire, elles disparais-

sent mais elles sont parfois capables de fort allongement à la recherche de lumière. La répartition de toutes ces espèces est essentiellement liée au mode de dispersion de leurs diaspores et aux conditions qu'elles rencontrent.

LES CHABLIS

Le terme de chablis désigne aussi bien l'arbre tombé au sol que la perturbation qui lui est associée. On distingue, plusieurs types de chablis suivant que la perturbation est créée par :

— la chute d'une branche : volis,
— un seul arbre : chablis élémentaire,
— plusieurs arbres simultanément : chablis multiple,
— des chutes décalées dans le temps : chablis complexe.

La mesure de ce phénomène reste très difficile puisqu'en fait le chablis correspond à la libération d'un biovolume, difficile à délimiter. Ce sont donc des surfaces qui sont estimées pour quantifier ces phénomènes.

Les observations effectuées en forêt guyanaise sur le site de la piste de Saint Elie permettent d'estimer à 1,1 % le pourcentage de surface forestière affectée annuellement par les chablis ce qui correspond en moyenne à 0,75 chablis/ha/an. Pour la forêt de la piste de Saint Elie, on dénombre en moyenne 10 chablis non cicatrisés par ha et 28 traces de chablis. La perturbation est décelable 10 ans après la chute alors que les traumatismes s'observent aisément pendant 30 ans.

Les vents relativement faibles en Guyane ne semblent pas influencer les chutes des arbres, plus fréquentes lors de la reprise des pluies en Décembre. Trente-trois pour cent des chablis observés sont dus à des déracinements (ce taux atteint 60 % dans les bas fonds), les arbres cassés correspondant à 67 %. Les bas et hauts de pentes présentent le maximum de chutes dont 60 % s'effectuent dans le sens de la pente.

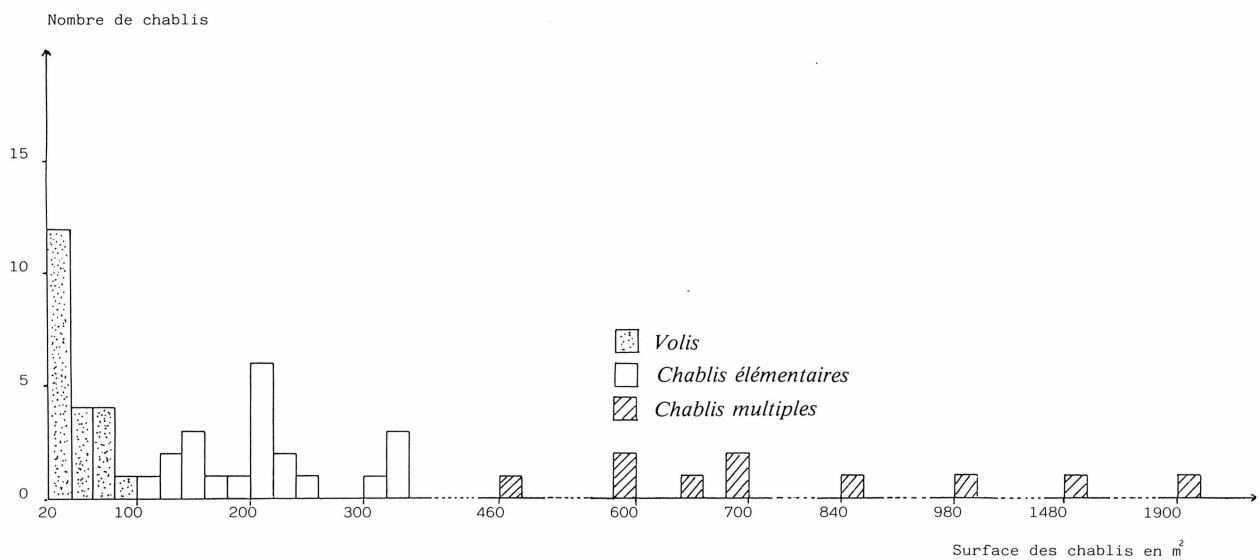
Des volis aux chablis multiples et complexes, la taille croît de 20 à près de 2.000 m^2, avec une moyenne de 300 m^2 par chablis (fig. 3). Les catastrophes occasionnelles sont très rares en Guyane ; plusieurs hectares dévastés par une tempête en 1982 sur le bassin du fleuve Kourou constituent un exemple exceptionnel, et la sylvigénèse s'exprime essentiellement à partir de trouées de petite taille.

Dans ces trouées, tous les points ne sont pas écologiquement équivalents et l'on peut distinguer dans le chablis plusieurs ensembles (fig. 4) (4, 10, 43).

En ce qui concerne la régénération, le comportement des espèces est très différent dans ces ensembles. Dans les pôle distal, lieu de chute du houppier, les plantules, arbustes et arbres sont brisés et éliminés par l'accumulation de branchages et débris organiques. De plus cette accumulation va empêcher toute régénération. Ni les graines de la banque du sol, ni les diaspores de l'apport exogène ne pourront germer, les unes étant trop enfouies, les autres trop loin du sol et soumises à un effet de dessication trop important (51).

Par contre, au niveau du pôle proximal, correspon-

FIG. 3.



dant à la surface de projection au sol de l'ancien houppier, ce sont essentiellement les espèces du potentiel végétatif qui vont bénéficier des conditions de lumière liées à l'ouverture, et accentuer leur avance déjà acquise, notamment au niveau de la butte de déracinement (52). Des espèces situées sur les bords du chablis, ou parfois dans l'aire médiane entre les deux pôles, peuvent également profiter de ces nouvelles conditions.

Il ressort donc de ces quelques observations qu'une trop forte accumulation de débris organiques nuit autant à la régénération qu'un décapage du sol.

La mortalité, autre facteur permettant de mesurer l'activité sylvigénétique, n'y a pas encore été mesurée. Dans la région de Saint-Laurent, GAZEL (18) donne pour deux parcelles installées en 1945 par le B.A.F.O.G. à la suite de coupes de bois d'œuvre et de feu, puis laissées en régénération, des taux de mortalité annuelle de 1,5 % à 1,25 %, suivant l'importance de la coupe d'exploitation ; cet auteur rapporte des taux voisins de 1,2 % pour des forêts primaires de différents pays. Le taux de mortalité pour de jeunes recrus est plus élevé que celui d'une forêt intacte, le pourcentage de surface affectée annuellement évolue de manière inverse ; en effet, bien que moins fréquente, la mortalité en forêt intacte induit des chablis plus grands.

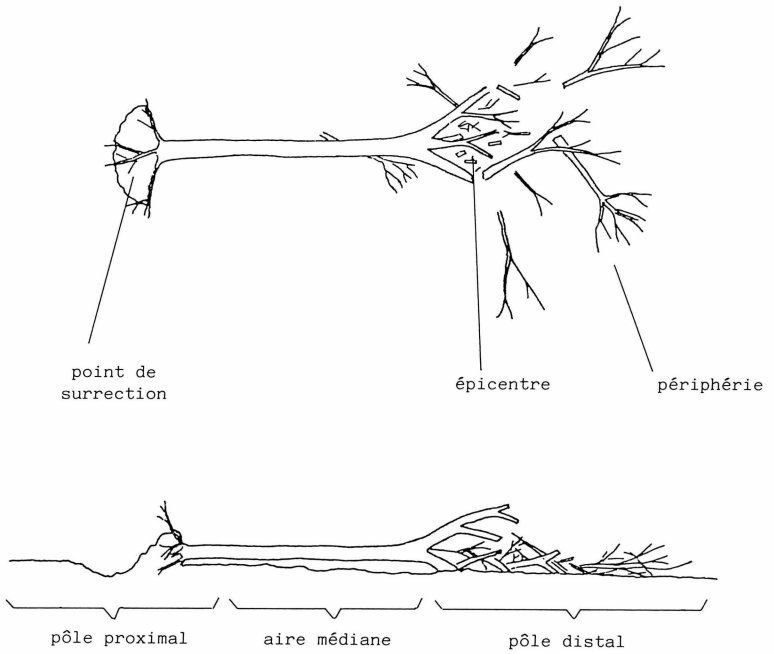


FIG. 4. — *Division au sein du chablis.*

Conditions microclimatiques au sein du chablis

L'ouverture de la voûte s'accompagne d'une modification des conditions microclimatiques.

Ainsi le rayonnement lumineux global incident passe de 1 à 3-5 % avant l'ouverture, à 5-13 % dans le cas d'un chablis de taille moyenne (300 m^2), et à 25 % ou plus pour des grands chablis (1.000 m^2). Ces modifications s'accompagnent aussi d'une augmentation de l'amplitude thermique journalière qui passe de 2° à 8° dans le centre de chablis moyens (52). Cela se traduit par le dessèchement d'espèces qui ne sont pas aptes à supporter ces conditions, tandis que la croissance d'autres espèces est plus ou moins favorisée.

En ce qui concerne l'humidité, l'évaporation entre 50 et 100 mm mesurée à l'évaporomètre Piche et l'humidité relative (de 80 à 100 %) sont voisines de celles observées en forêt. Dans de grandes ouvertures l'évaporation peut atteindre 250 mm/an, et l'humidité relative 60 %.

Suivant la taille des chablis, et du bord vers le centre, il existe une modification de l'environnement végétal qui se superpose aux gradients microclimatiques. Cette gradation se retrouve aussi au niveau de la répartition et de l'importance respective des trois potentiels floristiques décrits (fig. 5). Ainsi le potentiel végétatif, qui peut être constitué de rejets d'arbres, d'espèces de sous bois mais aussi d'espèces pionnières préalablement installées, est important dans les petits chablis et en lisière de forêt. La vigueur des rejets présente des variations intra et interspécifiques. Il faut cependant noter que l'activation du potentiel végétatif en lisière de chablis, entraînant un accroissement dissymétrique des cimes, peut provoquer un agrandissement du chablis (chablis multiple).

La banque de graines du sol ne prend une grande importance que dans le centre des grands chablis et surtout dans les zones déboisées. Toutefois, les buttes de déracinement favorisent, comme toutes les zones où le sol a été mis à nu, l'expression du potentiel séminal édaphique (52).

Tous ces mécanismes permettent le passage en douceur d'une forêt perturbée à une forêt cicatrisée, et cela dans un laps de temps de l'ordre de 25 à 30 ans. Mais

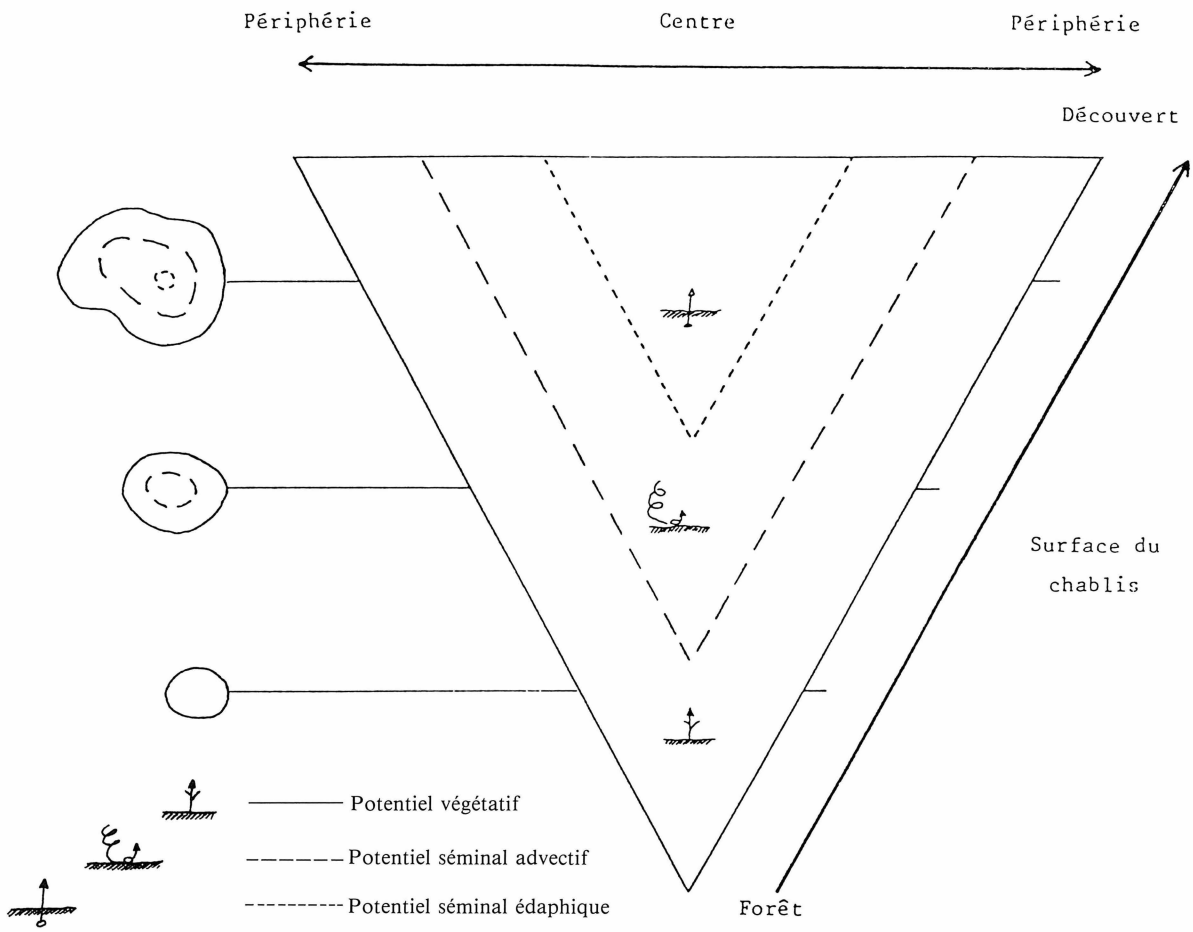


FIG. 5. — *Importance de la réactivation des différents potentiels en fonction de la taille du chablis et de la localisation dans le chablis.*

cette forêt cicatrisée ne retrouve une biomasse équivalente à celle de la forêt initiale qu'au bout d'une centaine d'années alors qu'il faut plus longtemps pour un retour à des conditions floristiques équivalentes (18, 53) ; ce délai reste à préciser, des durées de 500 ans et plus sont avancées (18, 53). Aucune donnée n'ayant pu être réunie sur d'aussi longs intervalles de temps, les mécanismes de cette transformation n'ont pu être décrits. Toutefois on peut émettre l'hypothèse qu'il s'agit de réajustements lents et progressifs à partir de la végétation mise en place juste après la formation du chablis. Dans le cas de petits chablis les réajustements seront limités à la croissance parfois très lente de quelques individus, ce qui explique les très longs délais. Pour des chablis plus grands, on pourra assister à des remaniements plus ou moins importants impliquant la disparition de certains individus et le recrutement de nouveaux.

La juxtaposition de ces différents stades donne à la forêt l'aspect en mosaïque qu'on lui connaît. Des essais de cartographie d'un exemple de cette mosaïque ont été réalisés sur le site de la piste de Saint Elie, mais son interprétation reste encore difficile car les relevés ne prirent en compte qu'un certain nombre de caractères structuraux.

Conclusion

La forêt naturelle et ses mécanismes de reconstitution dépendent étroitement des interactions entre populations animales et végétales. Du fait de sa diversité tant floristique que faunistique et de la complexité des liens qu'entretiennent ces populations entre elles, la forêt tropicale reste un milieu très fragile que de grands déboisements ou défrichements peuvent modifier de manière irréversible, par la disparition des animaux dissémina-

teurs et des plantes du cortège floristique qui leur est associé, ou encore, par lessivage de sols naturellement pauvres les rendant inaptes à supporter une flore autre que celle des pionniers.

Les mécanismes passés en revue ci-dessus permettent de penser qu'une exploitation de cet écosystème fragile et complexe pourrait être envisagé sous forme de parcelles de petite taille particulièrement bien adaptées à la forêt tropicale puisqu'elle en reproduirait le schéma classique de la régénération naturelle issue du chablis et de la diversité biologique. Les effets d'exploitations de grande envergure sont étudiés par H. de FORESTA.

BIBLIOGRAPHIE

(1) ALEXANDRE (D. Y.), 1982. — Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte-d'Ivoire. *Candollea,* 37 : 573-588.

(2) BAZZAZ (F. A.) et PICKETT (S. T. A.), 1980. — Physiological ecology of tropical succession. A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.,* 11 : 287-310.

(3) BETSCH (J. M.), KILBERTUS (G.), PROTH (J.), BETSCH-PINOT (M. C.), COUTEAUX (M. M.), VANNIER (G.) et VERDIER (B.), 1980. — Effets à court terme de la déforestation à grande échelle de la forêt dense humide en Guyane française sur la microfaune du sol. *Proc. VII Intern. Coll. Soil Zool., Washington :* 472-490.

(4) BONNIS (G.), 1981. — Étude des chablis en forêt dense humide sempervirente naturelle de Taï (Côte-d'Ivoire). Aspects quantitatifs. D.E.A., Université de Paris XI (Orsay), 43.

(5) BRINKMAN (W. L. F.) et VIEIRA (A. N.), 1971. — The effect of burning on germination of seeds at different soil depths of various tropical tree species. *Turrialba,* 21 : 77-82.

(6) CHARLES-DOMINIQUE (P.), ATRAMANTOWICZ (M.), CHARLES-DOMINIQUE (M.), GÉRARD (H.), HLADIK (A.), HLADIK (C. M.) et PRÉVOST (M. F.), 1981. — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes de la forêt guyanaise : inter-relations plantes-animaux. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie),* 35 (3) : 341-435.

(7) CROW (T. R.), 1980. — A rain forest chronicle : a 30 years record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica,* 12 : 45-55.

(8) EGLER (F. E.), 1954. — Vegetation science concepts : Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio,* 4 : 412-418.

(9) FITTKAU (E. J.) et KLINGE (H.), 1973. — On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica,* 5 (-) : 2-14.

(10) FLORENCE (J.), 1981. — Chablis et sylvigénèse dans une forêt humide sempervirente du Gabon. Thèse de 3e cycle, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 261 p.

(11) FORESTA (H. de), 1981. — Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide. Arbocel, Guyane française. Thèse de 3e cycle, USTL, Montpellier, 114 p.

(12) FORESTA (H. de), 1983. — Hétérogénéité de la végétation pionnière en forêt tropicale humide : exemple d'une coupe papetière en forêt guyanaise. *Acta Oecologica* (Oecol. Appl.), 4 : 221-235.

(13) FORESTA (H. de), 1984. — Heterogeneity in early tropical rain forest regeneration after cutting and burning : Arbocel, French Guiana. Tropical rain forest ; the Leeds Symposium : 243-253.

(14) FORESTA (H. de), 1984. — Agriculture sur brûlis en forêt tropicale humide. A propos du rôle du feu dans la compétition entre espèces cultivées et espèces pionnières. Turrialba, 34 (4) : 537-542.

(15) FORESTA (H. de), CHARLES-DOMINIQUE (P.), ERARD (C.) et PRÉVOST (M.), 1984. — Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie),* 39 : 369-400.

(16) FORESTA (H. de) et PRÉVOST (M. F.), 1986. — Végétation pionnière et graines du sol en forêt guyanaise. Biotropica (sous presse).

(17) GARWOOD (N. C.), JANOS (D. P.) et BROKAW (N.), 1979. — Earthquake caused landslides : a major disturbance to tropical forest. Science, 205 : 997-999.

(18) GAZEL (M.), 1983. — Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale de Guyane. Rapport O.N.F., 302 p.

(19) GELY (A.), 1984. — L'agriculture sur brûlis chez quelques communautés d'Amérindiens et de Noirs Réfugiés de Guyane française. J.A.T.B.A., 31 (1-2) : 43-70.

(20) GOMEZ-POMPA (A.), 1971. — Possible papel de la vegetación secundaria en la evolución de la flora tropical. *Biotropica,* 3 (2) : 125-135.

(21) GOMEZ-POMPA (A.) et VAZQUEZ-YANES (C.), 1974. — Studies on the secondary succession of tropical lowlands : the life cycle of secondary species. Proc. of 1st. Int. Cong. Ecol., The Hague, Netherlands : 336-342.

(22) HALLE (F.), OLDEMAN (R. A. A.) et TOMLINSON (P. B.), 1978. — Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, 441 p.

(23) HARTSHORN (G. S.), 1978. — Tree falls and tropical forest dynamics. In : TOMLINSON (P. B.) et ZIMMERMANN (M. H.) (Eds.) : Tropical trees as living systems, Cambridge Univ. Press : 617-638.

(24) HOLTHUIJZEN (A. M. A.) et BOERBOOM (J. H. A.), 1982. — The Cecropia seed-bank in the Surinam lowland rain forest. *Biotropica,* 14 : 62-68.

(25) JENNY (H.), GESSEL (S. P.), BINGHAM (F. T.), 1949. — Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. Soil Sciences, 68 : 419-432.

(26) KLINGE (H.) et HERRERA (R.), 1978. — Biomass studies in amazon caatinga forest in southern Venezuela. 1 : Standing crop of composite root mass. Tropical Ecology, 19 (1) : 93-110.

(27) KLINGE (H.) et RODRIGUES (W. A.), 1968. — Litter production in a area of amazonian terra firme forest, part 1 et 2. Amazoniana 1 : 287-302, 303-310.

(28) KLINGE (H.) et RODRIGUES (W. A.), 1974. — Phytomass estimation in a central amazonian rain forest. In : I.U.F.R.O. Biomass studies, Orono, Maine, Univ. Press : 339-350.

(29) KLINGE (H.), RODRIGUES (W. A.), BRUNIG (E.) et FITTKAU (E. J.), 1974. — Biomass and structure in a central Amazonian rain forest. In : MEDINA (E.) et GOLLEY (F.) (eds), Trends in tropical ecology : 115-122, Springer Verlag, New-York.

(30) LEMEE (G.), HUTTEL (C.) et BERNHARD-REVERSAT (F.), 1975. — Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte-d'Ivoire. Revue d'Écologie (La Terre et la Vie), 29 : 169-264.

(31) LEPART (J.) et ESCARRE (J.), 1983. — La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. Bull. Ecol., 14 (3) : 133-178.
(32) LESCURE (J. P.), 1978. — An architectural study of the vegetation's regeneration in French Guiana, Vegetatio, 37 (1) : 53-60.
(33) LESCURE (J. P.), 1986. — La reconstitution du couvert végétal après agriculture sur brûlis chez les Wayapi du Haut Oyapock, Guyane française. Thèse de l'Université de Paris VI, 142 p.
(34) LESCURE (J. P.), PUIG (H.), RIERA (B.), LECLERC (D.), BEECKMAN (F.) et BENETEAU (A.), 1983. — La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Oecologica* (Oecol. Gener.), 4 : 237-251.
(35) LESCURE (J. P.) et BOULET (R.), 1985. — Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica,* 17 (2) : 155-164.
(36) LOPEZ-QUILES (M.) et VASQUEZ-YANES (C.), 1986. — Estudia sobre la germinacion de semillos en condiciones naturales controlados. In : GOMEZ-POMPA (A.) et VASQUEZ-YANES (C.) (Eds.) : Regeneracion de selvas : 250-262.
(37) MARGALEF (R.), 1968. — Perspectives in ecological theory. Univ. Chicago Press, 111 p.
(38) MANGENOT (G.), 1956. — Les recherches sur la végétation dans les régions tropicales humides de l'Afrique Occidentale. In : Study of tropical vegetation ; proceeding of the Kandy Symposium, UNESCO, Paris, 115-226.
(39) MAURY-LECHON (G.), 1982. — Régénération forestière en Guyane française sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide (Arbocel). *Bois et Forêts des Tropiques,* 197 : 3-21.
(40) OHLER (F. M. J.), 1980. — Phytomass and mineral content in untouched forest. CELOS rap. n° 132, Univ. Suriname, 43 p.
(41) OLDEMAN (R. A. A.), 1974. — L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire ORSTOM n° 73, ORSTOM, Paris, 204 p.
(42) OLDEMAN (R. A. A.), 1975. — Bioarquitectura y floristica en el bosque tropical. Rap. MAG-ORSTOM, Quito, 21 p.
(43) OLDEMAN (R. A. A.), 1978. — Architecture and energy exchange of dicotyledonous trees in the forest. In : TOMLINSON (P. B.) et ZIMMERMANN (M. H.) (Eds.) : Tropical trees as living systems, Cambridge Univ. Press : 535-560.
(44) ORSTOM-UNESCO, 1983. — Ecosystèmes forestiers tropicaux d'Afrique. UNESCO, Paris, 473 p.
(45) PONCY (O.), 1981. — Le Genre Inga (Légumineuses-Mimosoïdées) en Guyane française. Floristique, morphologie, principalement des formes juvéniles ; écologie. Thèse de 3e cycle, Univ. Paris VI.
(46) PRÉVOST (M. F.), 1981. — Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de la forêt primaire en Guyane. Turrialba, 31 : 121-127.
(47) PRÉVOST (M. F.), 1983. — Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie),* 38 : 121-145.
(48) PRÉVOST (M. F.) et PUIG (H.), 1981. — Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Adansonia,* 2 : 147-171.
(49) PUIG (H.), 1979. — Production de litière en forêt guyanaise : résultats préliminaires. *Bul. Soc. Hist. Nat.* Toulouse, 115 (3-4) : 338-346.
(50) PUIG (H.) et PRÉVOST (M. F.), 1986. — Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane. Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle, Ser. A, Zoologie, tome 132 : 149-171.
(51) RIERA (B.), 1983. — Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise (piste de Saint Elie). Thèse de 3e cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse, 191 p.
(52) RIERA (B.), 1985. — Importance des buttes de déracinement dans la régénération forestière en Guyane française. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie),* 40 : 321-329.
(53) RIERA (B.) et ALEXANDRE (D. Y.), 1986. — Les chablis : le calcul de la dynamique forestière en Guyane française : Rapport ORSTOM Cayenne, 8 p.
(54) SABATIER (D.), 1983. — Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse de 3e cycle, U.S.T.L., Montpellier, 338 p.
(55) SCHULZ (J. P.), 1960. — Ecological studies in rain forest in northern Suriname. Verhand. Kon. Ned. Akad. Wetensh. Afd. Natuurk., 2, 53 (1) : 1-267.
(56) STEENIS (C. G. J.) (Van), 1956. — Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types. The biological nomad theory. Proc. of the Symp. on Humid Tropics Vegetation, Kandy ; UNESCO, Paris, 212-215.
(57) ULH (C.), CLARK (K.), CLARK (H.) et MURPHY (P.), 1981. — Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon bassin. *J. Ecol.,* 69 : 631-649.
(58) UHL (C.) et CLARK (K.), 1983. — Seed ecology of selected Amazon basis successional species. Bot. Gaz., 144 : 419-429.
(59) VAQUEZ-YANES (E.), 1980. — Notas sobre la autoecologia de los arboles pioneros de rapido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Tropical Ecology, 21 : 103-112.
(60) WHITMORE (T. C.), 1974. — Change with time and the role of cyclones in tropical rain forest on Kolombangara Solomon Islands. Institute Paper, Commonwealth Forestry Institute, Univ. Oxford, 46, 92 p.
(61) WITHMORE (T. C.), 1975. — Tropical rain forest of the far East. Clarendon Press, Oxford, 282 p.
(62) WHITMORE (T. C.), 1983. — Secondary succession from seed in tropical rain forest. Comm. For. Bur., Forestry Abstracts, Review Article, 44 (12) : 767-779.