

8

Incidents climatiques et modifications de l'écosystème forestier, depuis 3 000 ans en Guyane française

PIERRE CHARLES-DOMINIQUE, MARIE-LUCIA ABSY, DENIS LARPIN,
MARIE-PIERRE LEDRU, BERNARD RIÉRA, MICHEL SERVANT,
CORINNE SARTHOU, CHRISTOPHE TARDY, BRUNO TURCO

Introduction

La répartition des grands types de végétation d'Amérique tropicale est assez bien corrélée avec les valeurs de la pluviométrie et la durée de la saison sèche : (1) forêts sempervirentes humides, très grossièrement situées autour de l'équateur, entre les parallèles 6° N et 4° S, mais incluant deux « noyaux hyper-humides », l'un à l'ouest, appuyé sur le piémont andin, entre les bassins du Rio Negro, du Putumayo et du Marañon, et l'autre à l'est dans la partie sub-côtière des Guyanes ; (2) forêts plus sèches, au nord et au sud de cette zone (incluant le couloir sec amazonien qui traverse la zone humide selon un axe nord-ouest, sud-est, entre les deux blocs de forêts hyperhumides) ; (3) formations ouvertes (cerrado, savanes arborées, etc.), situées encore plus au nord et plus au sud. Ces formations ouvertes, tout comme les forêts sèches, occupent des étendues bien plus grandes dans la partie sud du bassin amazonien que dans sa partie nord. Les zones les plus arrosées hébergent les formations dont la richesse spécifique est maximum, la biodiversité décroissant en fonction d'un gradient de durée et d'intensité des périodes sèches. Cette diminution concerne plus particulièrement certaines formes biologiques comme les lianes, les épiphytes, où certaines plantes de sous-bois qui sont plus sensibles aux variations de l'hygrométrie (Gentry, 1982).

Deux sites répartis dans les limites Nord et Sud de l'Amazonie (Roraima 3° N, 61° W, Carajas 6° 20' S, 50° 20' W), et deux autres dans les zones les plus humides (Guyane à l'Est, et Pérou à l'Ouest), apportent, à partir d'enregistrements sédimentaires et pédologiques des 3 000 dernières années, des informations complé-

mentaires sur les principaux événements passés. L'exemple de la Guyane sera plus particulièrement discuté, dans la mesure où nous disposons, pour ce site ECOFIT, de données botaniques plus nombreuses.

Les forêts tropicales humides sont composées d'une mosaïque de petites unités juxtaposées les unes à côté des autres, chacune représentant un stade de maturation plus ou moins avancé. Le point initial de ces éco-unités correspond à la chute accidentelle d'un gros arbre, ou chablis, considéré comme le « moteur » de la régénération forestière. C'est à partir de cette ouverture ainsi créée qu'un nouveau cycle d'installation et de croissance démarre, faisant d'abord intervenir des espèces pionnières héliophiles à vie relativement brève, suivies d'espèces de la forêt mature (Hallé *et al.*, 1978 ; Oldeman, 1990 ; Whitmore, 1990). L'évolution de ces unités tend vers une structuration architecturale, du sous-bois à la voûte, liée à la pénétration de la lumière (Riéra, 1983 ; Riéra et Alexandre, 1988 ; Van der Meer, 1995). En outre, à l'occasion de la mort sur pied de certains gros arbres émergents, des mécanismes de substitution plus discrets que ceux impliqués après la formation du chablis peuvent se dérouler (Pascal, 1995 ; Durrieu de Madron, 1993 ; Van der Meer, 1995). L'analyse des peuplements végétaux des forêts naturelles traduit assez bien, dans son ensemble, les mécanismes de cette sylvigénèse qui est donc basée sur l'occurrence de petits accidents plus ou moins régulièrement répartis dans le temps et dans l'espace. Cependant, un certain nombre d'anomalies ne trouvent pas d'explications satisfaisantes sur la seule base des mécanismes de la dynamique interne de la forêt, observables à une échelle

séculaire. Ces anomalies concernent aussi bien la répartition de formations végétales, la distribution des espèces, la structure des peuplements, que celle des populations. La réaction des végétaux étant, selon les espèces considérées, plus ou moins lente à se réajuster aux perturbations, il apparaît possible d'analyser « l'empreinte » d'événements majeurs, même très lointains, qui auraient laissé une trace dans la végétation actuelle. On peut donc envisager l'hypothèse d'événements relativement anciens, de bien plus grande ampleur que les chablis, et qui auraient perturbé les écosystèmes forestiers en y laissant des traces longues à disparaître.

L'hypothèse des paléoincendies, qui s'appuie sur les découvertes récentes des pédologues et des géologues (Soubiès, 1980 ; Servant *et al.*, 1989) permet d'aborder les mécanismes de la régénération forestière et de sa structure sous un nouvel angle, ce qui nous amène à prendre en considération d'autres phénomènes que les chablis, qui apparaissent de façon plus aléatoire, et surtout à une échelle de temps et d'espace bien supérieure. L'analyse qui en découle offre également une meilleure base pour interpréter les enregistrements sédimentaires.

Enregistrement d'événements anciens par la végétation actuelle

Les savanes sur roche

Les formations ouvertes sur roches, appelées localement « savanes roches » sont localisées pour la plupart dans le Sud du pays, entre 100 et 300 km de la côte, souvent en association à des inselbergs (mais quelques unes existent à 20 km du littoral). Leur étude par de Granville (1982) et Sarthou (1992) met en évidence certaines espèces communes aux savanes côtières, mais aussi d'autres espèces qui leur sont propres et qui sont strictement liées à ces formations.

Globalement, dans la période humide actuelle, la forêt est en cours d'expansion et gagne du terrain sur la savane-roche, principalement en périphérie de celle-ci. La reprise forestière est cependant très lente, retardée, voire bloquée, dans les zones de fortes pentes où le ruissellement est intense. Par ailleurs, la savane-roche constitue un écosystème original possédant ses propres règles de fonctionnement dynamique : colonisation du rocher par des cyanobactéries fixatrices d'azote (Sarthou *et al.*, 1995) qui participent à la formation des premiers sols (Sarthou et Grimaldi, 1992), permettant ainsi l'installation d'une couverture végétale à tendance xérique, jusqu'à un stade arbustif (Sarthou, 1992).

Il est difficile d'estimer l'âge de ces formations ouvertes, mais il est vraisemblable qu'elles existent depuis très longtemps (dans la mesure où elles hébergent des espèces qui leur sont propres) et qu'elles ont dû connaître des extensions variables au cours du temps. Les épisodes glaciaires ont dû certainement correspondre à leur maximum d'extension, en favorisant le décapage des sols forestiers préexistants jusqu'à la roche mère, sur de plus grandes surfaces qu'actuellement. Après la reprise forestière, des phases plus récentes d'érosion, correspondant probablement à des épisodes

de sécheresse/incendies, ont dû raviver périodiquement ces formations ouvertes, et donc en maintenir un grand nombre qui, sans ce type d'événement, auraient probablement déjà été remplacées par la forêt dense depuis la fin de la dernière époque glaciaire.

Les forêts basses

Les forêts basses, appelées parfois « forêts de transition » sont des formations à physionomie originale, le plus souvent installées à la périphérie des « savanes sur roches ». Elles sont installées sur des sols où les contraintes hydriques sont plus importantes que dans la forêt dense humide environnante (Larpin, 1993). Leur étude dynamique montre une tendance à la colonisation de la savane-roche, impliquant l'activité d'animaux disséminateurs de graines, précisément des oiseaux (Larpin, 1993 ; Théry et Larpin, 1993). Cette tendance est contrebalancée dans certains points par des perturbations de lisières, plus favorables au développement de la végétation de la savane-roche. De même, en arrière de la forêt basse, la haute forêt dense tend à gagner du terrain, ce processus dynamique étant probablement très lent. Les forêts basses ont une composition floristique originale ; par exemple, près de 200 espèces leur sont propres sur le site des Nouragues. Ceci indique qu'il s'agit d'écosystèmes à part entière, et non d'un gradient de transition. Ces forêts, bien adaptées à certaines contraintes de sécheresse, auraient pu avoir une extension plus importante dans le passé et représenteraient, dans leur répartition actuelle, des poches relictuelles, au même titre que les savanes incluses existant dans les zones limitrophes des grands blocs forestiers.

Deux autres types de formations végétales, les forêts à lianes et les formations à bambous, appelées localement « cambrouzes », et qui montrent des situations de blocage de leur évolution (Blanc et Kahn, 1996), sont peut-être à classer dans cette catégorie. Mais, faute de données précises sur leur dynamique, il est difficile de s'avancer pour l'instant et une origine anthropique ancienne n'est pas non plus à exclure, au moins pour les « cambrouzes » (Gasc et Sastre, 1978).

Par ailleurs, l'analyse des faunes mammaliennes (en particulier les chiroptères) montre la présence de plusieurs espèces jumelles ne différant que par des caractères subtiles comme la présence d'un cuspidé sur une molaire ou l'atrophie d'une dent. Ces espèces, difficiles à distinguer, ont une biologie pratiquement identique si ce n'est que, pour chaque « paire » considérée, l'une vit en grande forêt, et son homologue dans les zones marginales comme les bordures des savanes côtières ou de marécages côtiers, ou bien encore certaines forêts basses, (Brosset *et al.*, 1995). Ces milieux actuellement « marginaux » existeraient donc depuis suffisamment longtemps pour avoir permis une telle spéciation.

Zoochorie et autochorie

Une grande partie des espèces végétales guyanaises ont un mode de dissémination par zoochorie, processus faisant intervenir des vertébrés frugivores capables de transporter leurs graines à grande distance. La composition floristique actuelle fait plutôt penser à des forêts

fréquemment perturbées, formées pour l'essentiel de plantes capables de reconquérir rapidement du terrain. Il existe cependant un petit nombre d'espèces arborées, à faible vitesse de recolonisation, non associées à des animaux frugivores (plantes autochores). Ces espèces sont le plus souvent distribuées de façon agrégatives, très hétérogènes, ce qui ne peut pas être expliqué à la lumière des seuls mécanismes de la régénération forestière observés aujourd'hui. L'hypothèse retenue est que ces arbres, à l'occasion des derniers paléocendres, auraient été éliminés sur de grandes surfaces et seraient actuellement en phase d'extension, à partir de « microrefuges » épargnés par le feu. Le travail de cartographie des arbres, sur 1 km², entrepris à la station des Nouragues (80 ha déjà répertoriés), met en évidence des zones qui pourraient correspondre à d'anciens « microrefuges » (bas-fonds humides et proximité des sources émergeant des points hauts de l'inselberg). Des études plus fines sur les structures de populations d'*Eperua falcata* (Cesalpiniaceae) montrent que les vieux individus sont situés au centre de ces agrégats, et les plus jeunes, principalement en périphérie, comme si l'on assistait à une recolonisation du plateau à partir des zones basses plus humides qui auraient servi de refuges (Riera et Joly, 1996). L'espèce a pourtant été présente dans les parties hautes de ce plateau où elle n'existe pas actuellement, comme en témoignent des charbons identifiés par leur anatomie (Tardy *et al.*, 1996). Une certaine sensibilité de cette espèce à la sécheresse, associée à quelques épisodes climatiques très contraignants pouvant induire des incendies dans les secteurs les plus exposés à la sécheresse, pourrait expliquer la corrélation existant entre les répartitions actuelles de cet arbre et la nature des sols et de leurs capacités hydriques (Sabatier et Grimaldi).

Les grandes perturbations de la forêt et leurs conséquences

L'érosion sous forêt

Dans l'état actuel de l'écosystème forestier on n'observe pas de phénomènes d'érosion mécanique des sols. En effet, l'importante couverture végétale, stratifiée sur 30 à 45 m d'épaisseur, amortit considérablement les fortes pluies qui arrivent sans force en sous-bois. En outre, les sols forestiers sont envahis par un chevelu racinaire qui se développe dans les couches superficielles jusqu'au contact de la litière, formant un immense « filtre » arrêtant les particules. Une partie seulement du drainage se fait en surface, le reste circulant au travers des sols dont l'érosion est essentiellement chimique (Grimaldi et Grimaldi, 1996). Lors des fortes pluies qui augmentent notablement le débit des petits cours d'eau, très peu de matériaux solides arrivent en provenance des sous-bois et ce sont essentiellement des sédiments anciens qui sont remaniés par les courants. En aucun cas des sédiments grossiers ne sont arrachés aux sous-bois forestiers pour être entraînés dans les lits des cours d'eau. Pourtant, des études récentes faites à la station des Nouragues (Charles-Dominique et Servant, ce volume), mettent en évidence, tout le long d'un petit cours d'eau traversant la zone d'étude, les restes de terrasses alluviales qui n'ont

pu se former qu'à la faveur d'intenses érosions, impossibles à imaginer dans la situation actuelle de couverture végétale. Une première terrasse (basse terrasse, d'1 m de hauteur) repose sur des lits d'argile et de sable contenant des petits morceaux de charbon, des graines, et des fragments de feuilles mortes datées de 530 ± 70 ans BP (Beta 89824). L'analyse des graines révèle une grande abondance d'espèces pionnières : *Henriettea* spp., *Miconia* spp. (Melastomataceae), *Cecropia obtusa*, *C. sciadophylla* (Cecropiaceae), *Goupia glabra* (Celastraceae), etc., signe de perturbations importantes de la forêt durant la période de formation de ces alluvions. Une deuxième terrasse, plus haute (environ 3 m) et plus ancienne ne peut être datée pour l'instant.

L'analyse d'une « pinotière » perchée, sorte de tourbière située plus en amont de ce cours d'eau, à mi-hauteur d'un plateau, montre également les traces de plusieurs épisodes de forte érosion. Dans ce cas, il s'agit de couches de sable et de gravier de quelques centimètres d'épaisseur, retrouvées incluses dans le sédiment argilo-organique ou tourbeux. La reconstitution des profils met en évidence jusqu'à trois de ces couches en superposition, montrant toujours une légère déclivité des bords vers le centre, signe d'un transport par ruissellement. L'une de ces couches, dont la partie supérieure atteint 85 cm de profondeur, a été estimée à peine inférieure à 1 390 ans BP (UT86 YYY). Une autre couche située entre 140 et 131 cm de profondeur (Ledru *et al.*, 1997), aurait 3 000 ans BP (OBDY 1416). Pour expliquer de telles alluvions, alors qu'actuellement cette zone marécageuse ne reçoit aucun dépôt d'éléments grossiers pendant les fortes pluies, il faut envisager des destructions massives et simultanées du couvert forestier, créant de larges ouvertures susceptibles d'entraîner une fragilisation des sols et leur érosion sur de vastes surfaces. Il en va de même pour les alluvions accumulées plus en aval dans le lit des ruisseaux. De tels processus d'érosion/dépôts ne peuvent donc être expliqués que par une déforestation de grande ampleur que des incendies pourraient expliquer.

Feu et saison sèche

Dans l'ensemble des forêts tropicales humides le taux d'humidité reste toujours élevé, si bien que les incendies ne peuvent s'y développer. L'agriculture traditionnelle y est basée sur la technique de l'essartage, c'est-à-dire l'abattage préalable d'une parcelle, suivi du brûlage d'une partie du bois mort en fin de saison sèche. Parfois, quand la saison sèche n'est pas suffisamment marquée, l'agriculteur ne parvient pas à brûler son abattis qui est donc perdu. Inversement, lors d'années exceptionnellement sèches, les feux d'abattis peuvent se propager dans les alentours, comme dans le Sud de l'Amazonie en 1988, où plus de 80 000 km² furent détruits (Ronchail, comm. pers.). Mais, de mémoire d'homme, ce genre d'événement n'a jamais été observé dans les forêts hyperhumides, comme en Guyane française. Les travaux récents menés dans le cadre du programme ECOFIT (Tardy *et al.*, 1996) montrent pourtant que des incendies et destructions de forte amplitude s'y sont produits, et ceci à plusieurs reprises, jusque dans un passé relative-

ment proche. Il faut rappeler que c'est pendant la saison sèche (très ensoleillée en Amérique du Sud) que le déficit hydrique est le plus prononcé. C'est donc pendant cette période que les arbres souffrent de pertes en eau et peuvent devenir susceptibles de brûler en cas d'assèchement ou de baisse importante des nappes phréatiques. Les incendies enregistrés en Guyane traduiraient donc des anomalies de la saison sèche, vraisemblablement prolongée sur un plus grand nombre de mois, et cela pendant plusieurs années consécutives pour que les réserves hydriques du sol diminuent.

Paléoincendies

Les couches de charbons enfouis dans les sols constituent les premiers indicateurs de paléoincendies. Mises en évidence pour la première fois par Soubiès (1980) dans le Sud de l'Amazonie, de telles couches ont été récemment découvertes en Guyane en de très nombreux sites. Il semble bien qu'elles soient indépendantes des niveaux d'occupation humaine, et Tardy (*comm. pers.*), a pu démontrer l'existence de niveaux de paléoincendies parfois sous-jacents à des couches d'occupations humaines, mais à plusieurs dizaines de centimètres de profondeur et distants de plusieurs milliers d'années des restes humains. Si la présence de l'homme en Amérique remonte au moins à 30 000 ans, et les débuts de l'agriculture à 6 000 ans BP (Grand Atlas de l'Archéologie, 1990), l'évidence d'une agriculture en forêt tropicale humide n'est attestée qu'à partir de 2 500 ans BP pour la méso-amérique (Linares, 1984), et pour la Guyane, les fouilles archéologiques pourtant intensives menées dans la région de Petit-Saut (275 sites archéologiques, Puaux, 1993) ne montrent pas d'occupations humaines antérieures à 2 000 ans BP. En Guyane, les niveaux de paléoincendies apparaissent bien avant cette époque, principalement échelonnés entre les périodes 10 000-8 000 BP, 6 000-4 000 BP, et 2 000 BP à l'actuel.

Pour que de tels incendies aient pu se propager dans des forêts hyper-humides, quelles que soient leurs causes, naturelles ou humaines, il a bien fallu que la saison sèche atteigne un niveau exceptionnel pour que la perte en eau rende la végétation inflammable.

La végétation passée

La nature de la végétation passée a pu être évaluée par une analyse palynologique (Ledru *et al.*, 1997) et une analyse des graines (Charles-Dominique et Servant, ce volume, chapitre 7) faites à partir de carottages pratiqués dans une zone marécageuse. En outre, l'analyse anatomique des charbons de bois a permis de faire des identifications au niveau de la famille, du genre, et parfois de l'espèce selon les taxons, sur une période de 10 000 ans (Tardy, *comm. pers.*). Les carottages de la tourbière remontent à 3 000 ans BP pour les pollens et 1 400 BP pour les graines. Globalement, de 3 000 à 2 000 ans BP, la forêt semble plus humide qu'actuellement, avec une plus grande richesse en taxons. Entre 1 800 et 1 200 ans BP, la tourbière marque un certain assèchement, associé à de grandes ouvertures forestières favorables au développement des plantes pionnières, notamment *Cecropia* spp., *Solanum* spp., et *Piper* spp.,

culminant entre 1 600 et 1 300 ans BP. Entre 1 200 et 900 ans BP, la forêt semble se reconstituer progressivement. Entre 900 et 600 ans BP, on assiste à de nouvelles perturbations du couvert forestier favorisant différents cortèges de plantes pionnières, en particulier les Melastomataceae, (avec une diminution progressive de la tendance entre 600 et 300 ans BP). Enfin, depuis les 300 dernières années, les spectres polliniques et de graines sont identiques à ceux de la période actuelle.

Aucune trace de plantes herbacées de type graminées ou Cyperaceae (signature des formations ouvertes, comme par exemple les savanes arborées) n'a pu être mise en évidence dans le profil palynologique. En outre, l'analyse anatomique des charbons de bois indique toujours, depuis 10 000 ans, la présence d'espèces forestières. Cependant, pour les deux périodes anciennes, 8 000-7 000 et 6 000-4 000 ans BP, le spectre de diversité spécifique est bien plus réduit que pour les charbons obtenus à partir de 2 000 ans BP (Tardy *et al.*, 1996). Sur la seule base des analyses de pollens et de graines, il semble bien que, durant les 3 000 dernières années, la forêt ait subi d'importantes perturbations, et ceci à deux périodes différentes : d'une part entre 1 800 et 1 200 ans BP, et d'autre part entre 900 et 600 ans BP, la seconde phase semblant cependant moins marquée.

Incendies et plantes pionnières

Les incendies se sont-ils produits de façon répétitive au cours de longues périodes, ou bien s'agit-il d'événements brefs et rares ? En effet, les charbons servant à doser le taux de C¹⁴, quand il proviennent d'une forêt mature, correspondent à du bois formé et stocké sur pied durant une période d'au moins 200 ans. Si l'on ajoute à ces 200 ans d'incertitude l'écart statistique de la mesure, il devient difficile de savoir s'il s'agit d'un événement ponctuel unique, ou bien s'il s'agit de plusieurs incendies survenus pendant ce laps de temps.

L'apparition de plantes pionnières pendant plusieurs siècles consécutifs fait penser, pour chaque période, à une série d'incidents brefs, répétés au moins tous les 10 à 30 ans. En effet, les situations observées actuellement après colonisation d'une trouée par les plantes pionnières, montrent que ces espèces arborées à vie relativement brève sont supplantées en quelques décennies par les arbres de la grande forêt qui les remplacent progressivement. Seuls des accidents répétés peuvent donc permettre le maintien d'un grand nombre de plantes pionnières pendant plusieurs siècles.

Cause des incendies : climatiques ou humaines ?

La question se pose de savoir si l'homme a profité de perturbations climatiques favorisant les incendies, pour pénétrer en forêt et y développer une agriculture (hypothèse n° 1), ou bien si les incendies et la prolifération de plantes pionnières ne seraient pas uniquement la conséquence d'une agriculture sur brûlis, intense, corrélative d'une forte démographie entre 2 000-1 400 BP et 900-600 BP (hypothèse n° 2). Les événements antérieurs à 3 000 ans (sans présence agricole évidente en Guyane) montrent que des processus naturels peuvent très bien

aboutir à des incendies de la forêt pluvieuse. En outre, pour expliquer l'importance des dépôts sédimentaires contemporains de l'homme, il faut envisager des ouvertures du couvert forestier à grande échelle ayant pu entraîner une fragilisation des sols et leur érosion sur de vastes surfaces. Actuellement, même dans les régions de Guyane où l'agriculture traditionnelle sur brûlis est pratiquée, les sols sont peu exposés à l'érosion. Il est donc vraisemblable qu'à l'époque précolombienne, où l'usage de haches de pierre devait limiter l'étendue des abattis (Harris, 1977), l'impact de l'agriculture sur l'érosion devait être encore plus réduit qu'aujourd'hui. Il est donc plus vraisemblable que des destructions massives et simultanées du couvert forestier, seuls événements capables d'entraîner de telles formations sédimentaires, aient eu pour origine des paléoincendies, ce qui milite en faveur de l'hypothèse n° 1.

Conclusion et discussion

L'ensemble de ces données, qu'elles reposent sur l'analyse des couches de charbons dans les sols, les traces d'érosion et de dépôt, ou bien sur l'analyse palynologique et des graines de plantes pionnières, suggèrent qu'après la fin du dernier épisode glaciaire, dans une région pourtant actuellement très humide comme la Guyane française, la forêt aurait subi d'importantes perturbations climatiques de type sécheresses. L'ampleur de tels phénomènes exclut une action uniquement anthropique, surtout pour les périodes antérieures à 2 000 ans, et une cause climatique paraît la plus vraisemblable. Au vu des données obtenues dans d'autres régions de l'Amazonie, il semble bien qu'il ne s'agisse pas de phénomènes locaux, mais bien d'événements apparus à une échelle continentale. À Carajas (6° sud), dans le couloir sec amazonien, les couches de charbons dans les sols sont datés entre 2880 et 2080, et des lits de microcharbons ont été retrouvés dans les sédiments lacustres entre 900 et 600 ans BP (Soubiès *et al.*, 1989). Dans le Roraima, au delà des limites Nord de la forêt humide, les analyses palynologiques indiquent, vers 2 000 ans BP, une transformation du milieu, de la forêt semi-décidue vers le système mixte actuel composé d'une mosaïque forêts sèches-savanes (Absy, 1985). Enfin, au Pérou, dans la zone de forêts hyper-humides du piémont andin, Dumont et Fournier (1996), par une analyse géomorphologique, conclut pour les 3 000 dernières années, à une diminution du débit des fleuves aux environs de 1 900-1 500 ans BP d'une part, et 900-600 ans BP d'autre part.

L'interprétation de tels incidents fait appel à des mécanismes allongeant la saison sèche, fragilisant les forêts jusqu'à ce qu'elles atteignent un seuil de combustibilité. Les comparaisons qui ont pu être faites entre l'Amazonie et l'Afrique de l'Ouest montrent une différence fondamentale entre les modalités de saisons sèches régnant dans chacune de ces régions :

- ▷ en Amazonie, saison sèche très ensoleillée, correspondant à la période de stress hydrique maximum pour la végétation ;
- ▷ en Afrique de l'Ouest (en particulier Sud Cameroun, Gabon, Congo), saison « sèche », ou plus exactement saison non pluvieuse, avec couverture nuageuse et

présence de brouillards qui protègent les plantes de la dessiccation (Maley, 1996). Cette différence dans la nature des saisons sèches régnant dans ces deux régions pourrait expliquer que l'on trouve de très nombreux restes d'incendies dans les sols d'Amazonie brésilienne et de Guyane, alors qu'en Afrique de l'Ouest les charbons sont rares et le plus souvent, associés à des sites d'occupation humains (Schwartz, comm. pers.).

Références

- Absy, M. L. 1985. Palynology of Amazonia ; the history of the forests as revealed by the palynological records. Dans : G. T. Prance et T. E. Lovejoy (dir. publ.), *Amazonia Key Environments*. Oxford, Pergamon Press, p. 72-82.
- Blanc, P. ; Kahn, F. 1996. Critères biologiques et histoire des massifs forestiers indicateurs des changements climatiques passés dans les écosystèmes forestiers vivants. « Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux ». p. 47-51.
- Brosset, A. ; Cosson, J. F. ; Gaucher, P. ; Masson, D. 1995. Les chiroptères d'un marécage côtier de Guyane ; composition du peuplement. *Mammalia*, **60** : 480-497.
- Charles-Dominique, P. ; Servant, M. Reconstitution des perturbations anciennes d'une forêt humide de Guyane par l'étude des dépôts sédimentaires et l'analyse des graines de plantes pionnières d'une carotte. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. Paris, (Ce volume).
- Charles-Dominique, P. ; Blanc, P. ; Larpin, D. ; Ledru, M. P. ; Riéra, B. ; Sarthou, C. ; Servant, M. ; Tardy, C. 1998. Forest perturbations and biodiversity during the last ten thousand years in French Guiana. *Acta Oecologica* (in press).
- Dumont, J. F. ; Fournier, M. 1996. Apport des études morphostructurales à la connaissance des mosaïques forestières des grandes plaines alluviales (Ucayali inférieur, Pérou). Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », p. 57-58.
- Durrieu de Madron, L. 1993. Mortalité, chablis et rôle des trouées dans la sylviculture avant et après exploitation sur le dispositif d'étude de paracou. Guyane Française. Thèse de Doctorat ENGREF.
- Gasc, J. P. ; Sastre, C. 1978. Les formations ouvertes à graminées babusiformes (cambrouzes) sont-elles en Guyane Française le signe d'un ancien peuplement humain ? 10^e Congrès national des sociétés savantes. *Sciences*, **1** : 98-103.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolution Biology*, **15**, 1-84.
- Grand Atlas de l'Archéologie*, 1990. Larousse, The Time.
- Granville de, J. J. 1982. Rain forest and xeric flora refuges in French Guyana. Dans : G. T. Prance (dir. publ.), *Biological diversification in the tropic..* New York, Columbia Univ. Press, p. 159-181.

- Grimaldi, C. ; Grimaldi, M. ; Boulet, R. 1992. Étude d'un système de transformation sur schiste en Guyane française. Approches morphologique, géochimique et hydrodynamique. Dans : J. M. Wackermann (dir. publ.), *Organisation et fonctionnement des altérites et des sols* Paris, ORSTOM. p. 81-98.
- Hallé, F. ; Oldeman, R. A. A. ; Tomlinson, P. B. 1978. *Tropical trees and forest*. Berlin, Springer.
- Harris, D. 1977. Alternative pathways toward agriculture. Dans : C. R. Reed (dir. publ.), *Origins of agriculture*, La Haye, Mouton, p. 179-244.
- Larpin, D. 1993. Les formations ligneuses sur un inselberg de Guyane française : étude floristique, structurale et dynamique. Thèse de Doctorat de l'Université Paris VI (spécialité biologie végétale tropicale), 15 décembre 1993.
- Ledru, M. P. ; Blanc, P. ; Charles-Dominique, P. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Riéra, B. ; Tardy, C. 1997. Reconstitution palynologique de la forêt guyanaise au cours des 3 000 dernières années. *C.R. Acad. Sci. Paris Sér. II a*, **324**, 469-476.
- Linares, O. F. 1984. Conclusions. *Adaptative radiations in prehistoric Panama*, Peabody Museum Monographs n° 5. Cambridge, Massachusetts, Harvard Univ., p. 233-247.
- Maley, J. 1996. Fluctuations majeures de la forêt dense humide africaine au cours des vingt derniers millénaires. Dans : C. M. Hladik, A. Hladik, H. Pagézy, O. Linares, G. J. A. Koppert, et A. Froment (dir. publ.), *L'alimentation en forêt tropicale, interactions bioculturelles et perspectives de développement* : Paris, UNESCO/MAB, p. 31-52.
- Oldeman, R. A. A. 1990. *Forests: elements of silvology*. Heidelberg, Springer-Verlag.
- Pascal, J. P. 1995. Quelques exemples de problèmes posés à l'analyste et au modélisateur par la complexité de la forêt tropicale humide. *Revue d'Écologie (Terre Vie)*, **50**, 237-249.
- Puaux, O. 1993. Sinnamary, barrage de Petit-Saut. Dans : G. Mazière (dir. publ.), *Bilan scientifique de la région Guyane*. DRAC, Service régional de l'Archéologie, p. 31-43.
- Riéra, B. 1983. Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise. Thèse de troisième cycle. Toulouse, Université Paul Sabatier.
- Riéra, B. ; Alexandre, D. Y. 1988. Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale. *Acta oecologica, Oecologia generalis*, **9**, 211-220.
- Riéra, B. ; Joly, A. 1996. *Eperua falcata*: un cas de distribution spatiale en relation avec les changements climatiques récents. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », p. 247-248.
- Sabatier, D. ; Prévost, M. F. 1989. Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers de Guyane Française. *Bois et forêts des Tropiques*, **217**, 31-55.
- Sarthou, C. 1992. Dynamique de la végétation pionnière sur un inselberg en Guyane Française. Thèse de Doctorat de l'Université Paris VI.
- Sarthou, C. ; Grimaldi, C. 1992. Mécanismes de colonisation par la végétation d'un inselberg granitique en Guyane française. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)*, **47**, 329-349.
- Sarthou, C. ; Thérézien, Y. ; Couté, A. 1995. Cyanophycées de l'inselberg des Nouragues (Guyane Française). *Nova Hedwigia*, **61**, 85-109.
- Servant, M. ; Fournier, M. ; Soubiès, F. ; Suguio, K. ; Turcq, B. 1989. Sécheresse holocène au Brésil (18°-20° lat. S.). Implications météorologiques. *C.R. Acad. Sci., Paris*, **309**, 153-156.
- Soubiès, F. 1980. Existence d'une phase sèche en Amazonie brésilienne, datée par la présence de charbons dans les sols (-5000 -3000 ans B.P.). *Cahiers ORSTOM, série Géologie*, **XI**, 133-148.
- Soubiès, F. ; Suguio, K. ; Martin, L. ; Leprun, J. C. ; Servant, M. ; Turcq, B. ; Fournier, M. ; Delaune, M. T. ; Sifeddine, A. 1989. Quaternary lacustrine deposits of the Serra dos Carajas (State of Parra, Brasil) : age determinations and preliminary results. *Int. Symp. Global Change in South America during the Quaternary, special publication n° 1*, Sao Paulo, Univ. Sao Paulo, p. 125-128.
- Tardy, C. ; Vernet, J. L. ; Solari, M. E. ; Wengler, L. ; Fournier, M. ; Leprun, J. C. ; Pessenda, L. C. R. ; Servant, M. ; Sifeddine, A. ; Soubiès, F. ; Turcq, B., 1996. Feux, sols et écosystèmes forestiers tropicaux. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », p. 101-103.
- Théry, M. ; Larpin, D. 1993. Seed dispersal and vegetation dynamics at a cock-of-the-rock's lek in the tropical forest of French Guiana. *J. Trop. Ecol.*, **9**, 109-116.
- Van der Meer, P. J. 1995. Canopy dynamics of a tropical rain forest in French Guiana. Thesis Landbouwniversiteit Wageningen.
- Whitmore, T. C. 1990. *An introduction to tropical rain forests*. Oxford, Clarendon Press.

Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux

MICHEL SERVANT, SIMONE SERVANT-VILDARY,
ÉDITEURS SCIENTIFIQUES



IRD

UNESCO

MAB

CRS



Les responsables d'édition adressent leurs sincères remerciements à
Christian Levêque, Samy Mankoto, Bernard Riéra et Léo Rona-Beaulieu.

Ouvrage publié avec le soutien de :

Centre national de la recherche scientifique, Programme Environnement,
vie et sociétés, 3, rue Michel-Ange, F-75016 Paris

UNESCO, 7 place de Fontenoy, F-75007 Paris
Programme sur l'Homme et la Biosphère (MAB)
Projet PNUD ZAI/97/001-ERAIFT

Ministère des affaires étrangères
Comité MAB France

IRD (Institut de recherche pour le développement),
313, rue Lafayette, F-75010 Paris

ISBN 92-3-203753-X
Mise en page : Valérie Herman
Impression : Imprimerie Jouve
Photo de couverture : Lac Tabéré, Adamaoua, Cameroun

© UNESCO 2000