

PHÉNOLOGIE ET SAISONNALITÉ DE LA FLORAISON ET DE LA FRUCTIFICATION EN FORÊT DENSE GUYANAISE

Daniel SABATIER * et Henri PUIG **

*Institut de Botanique, rue Auguste Broussonnet, 34000 MONTPELLIER.

**Laboratoire de Botanique tropicale, 12 rue Cuvier, 75005 PARIS.

SUMMARY

Firstly we propose a model of flowering and fruiting for the trees of the French Guyana rain forests. Flowering and fruiting can be: continuous, discontinuous, pluriannual and regular or irregular. In any of these patterns, flowering is generally synchronous for individuals of a same species.

Secondly we analyse and discuss the characteristics of seasonality, its relationships to the biological types and fruit dissemination patterns.

Flowering is at its height during the long dry season (August - November), fruit production at a maximum in the middle of the rainy season (March - April). No difference in the timing of fruit production was found between canopy and understory species. If we consider solely the canopy trees, Anemochorous and specially Autochorous species are more seasonal in their fruit production than Zoochorous species.

Il est classique de reconnaître qu'en forêt dense humide, on observe des floraisons et des fructifications tout au long de l'année, principalement dans les régions où la saison sèche n'est pas très marquée. Cependant, quel que soit le type de forêt considéré, floraison et fructification ne sont pas uniformes et présentent des variations saisonnières parfois importantes.

Cette constatation ressort de travaux relativement épars et hétérogènes par les méthodologies employées, parmi lesquels on peut citer:

— pour les forêts denses de basse altitude, AUBREVILLE (1959), DE LA MENSBRUGE (1966), ALEXANDRE (1980) en Côte d'Ivoire; McCLURE (1966), MEDWAY (1971) en Malaisie, dans une forêt à *Dipterocarpaceae*; JANZEN (1967), DAUBENMIRE (1972), FRANKIE *et al.* (1974) au Costa Rica; CROAT (1969); SMYTHE (1970), FOSTER (1973) au Panama (Barro Colorado); KLINGE et RODRIGUES (1963) en Amazonie brésilienne. SCHOMBURCK (*in* SCHNELL, 1970) signale que les floraisons sont, en forêt guyanaise, plus abondantes au début et à la fin de la «petite saison sèche» et au début de la «grande saison sèche». CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981), dans leur étude d'une «vieille forêt secondaire» de l'île de Cayenne, constatent une forte saisonnalité des fructifications;

— pour les forêts denses de montagne à forte pluviométrie, NEVLING (1971) à Porto-Rico; HILTY (1980) en Colombie.

Nos travaux ont porté sur une forêt «primaire» située au nord de la Guyane sur la piste de St. Elie, à 20 km au sud-ouest du village de Sinnamary.

MÉTHODE

Nos résultats correspondent à deux séries d'observations :

1) De 1978 à 1981, 1130 individus (DBH \geq 5 cm) répartis sur trois parcelles de 2500 cm² ont été suivis par des observations directes à la jumelle à certaines périodes de l'année (février-mars et août à octobre). De plus, des collecteurs de litière disposés dans ces parcelles (60 collecteurs de 1 m² par hectare) ont permis, grâce à l'analyse de leur contenu, de suivre toute l'année la saisonnalité de la floraison et de la fructification.

2) Durant la période juin 1980 à avril 1982, des relevés ont été effectués toutes les deux semaines sur un dispositif de layons de 1 m de large environ. La première année, ces layons s'étendaient sur 1000 m, la seconde (mars 1981 à mars 1982) sur 1500 m; nos observations ont pu ainsi être vérifiées dans l'espace et dans le temps. A chaque relevé étaient notés : fleurs, fruits mûrs, fruits immatures, graines, individus en fleurs ou en fruits. Après chaque relevé, les layons étaient ratissés afin de faciliter la récolte suivante. L'ensemble du dispositif interceptait une population d'environ 1900 individus (DBH \geq 2 cm).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. — Phénologie

Une grande hétérogénéité des types phénologiques a déjà été décrite par plusieurs auteurs :

— CORNER (1951) en Malaisie, classe les arbres en deux grands groupes :

- espèces à floraison et fructification continues,
- espèces à floraison et fructification discontinues.

— MEDWAY (1972) en Malaisie également, dénombreait, sur 44 espèces à floraison discontinue, seulement 10 espèces à cycle régulier saisonnier.

TABLEAU I. — Nombre d'individus ayant fleuri et fructifié (entre 1978 et 1982) par rapport au nombre total d'individus de l'espèce : *Eperua falcata* et *Virola michelii*.

<i>Eperua falcata</i>		CAESALPINIACEAE									
DBH	N	floraison 78 sept.oct.	fructific. 79 fév.mars	floraison 79 oct.nov.	fructific. 80 mars-avril	floraison 80 nov.déc.	fructific. 81 fév.mars	floraison 81 juin	fructific. 81	floraison 81 oct.	fructific. 82 mars-avril
2 - 9,9	21										
10 -19,9	16	1/6	1/6	.76	.76	2/15	2/15			2/9	1/9
20 -29,9	13	5/8	5/8	.78	.78	4/13	2/13			5/5	4/5
30 -39,9	13	1/5	1/5	2/5	2/5	3/13	2/13	1		6/8	6/8
40 -49,9	13	1/4	1/4	2/4	2/4	6/13	3/13			8/9	4/9
50 -59,9	11	1/3	1/3	1/3	1/3	6/11	4/11	1		8/8	6/8
60 -69,9	11	2/4	2/4	1/4	1/4	6/10	1/10	1		7/7	5/7
70 -79,9	4	2/3	2/3	1/4	1/4	1/3	1/3			1/1	1/1
80 -89,9											
Total	102	13/33	13/33	7/33	7/33	28/78	15/78			37/58	27/58

<i>Virola michelii</i>		MYRISTICACEAE									
DBH	N	floraison 78 août	fructific. 79 février	floraison 80 août	fructific. 81 février	floraison 81 avril	fructific. 81	floraison 81 sept.oct.	fructific. 82 déc.mars	floraison 81	fructific. 81
2 - 9,9											
10 -19,9											
20 -29,9	3	.1	.1	1/2	1/2			1/1	1/1		
30 -39,9	2	1/1	1/1			1/1	.1	1/1	.1		
40 -49,9	4	1/1	1/1	4/4	2/4			3/3	1/3		
50 -59,9											
60 -69,9	1			1/1	1/1			1/1	1/1		
70 -79,9											
80 -89,9											
Total	10	2/3	2/3	6/7	4/7	1/1	.1	6/6	3/6		

- CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981), pour la forêt secondaire de Cabassou, près de Cayenne, distinguaient :
- espèces à cycles de fructification irréguliers,
 - espèces à cycles de fructification réguliers,
 - espèces à cycles de fructification étalés,
 - espèces à cycles de fructification asynchrones.

Qu'en est-il en forêt dense «primaire» de la piste de St. Elie?

. Floraison et fructification continues, au sens strict du terme, n'existent pas pour les grands arbres de la forêt. Cela les oppose à certaines espèces de régénération telles que *Cecropia obtusa* ou *Solanum subinerme*. On pourrait cependant rattacher à ce type continu certains petits arbres du sous-bois comme *Anaxagorea dolichocarpa* dont la floraison est étalée sur presque toute l'année dans les conditions édaphiques particulières des sols hydromorphes qui atténuent la saisonnalité climatique.

. Floraison et fructification discontinues annuelles régulières sont assez communes pour les grands arbres de la forêt. Se rattachent à ce type, des espèces comme *Symphonia globulifera*, *Virola michelii*, *Eperua falcata*¹, *Parahancornia amapa*. Pour *Symphonia globulifera*, la floraison peut être plus ou moins étalée sur environ six mois avec un maximum entre juillet et septembre. La fructification qui lui succède est maximale en février-mars (Tabl. I).

. Floraison et fructification discontinues semestrielles régulières représentent deux productions au cours de la même année. On peut citer en exemple *Dendrobangia boliviana* et *Virola surinamensis*; ce dernier fleurit en mars et en septembre. Remarquons que ce modèle correspond plus à un comportement individuel à l'intérieur d'une espèce, que totalement spécifique.

. Floraison et fructification discontinues biennales régulières correspondent à une production tous les deux ans. L'illustration peut en être fournie par *Platonia insignis* (Tabl. II) dont les individus ont un rythme biennal, mais dont l'espèce fleurit et fructifie chaque année.

. Floraison et fructification discontinues irrégulières constituent un type phénologique relativement commun. Les productions ont lieu sans périodicité fixe. Ainsi :

— *Sandwithia guianensis*, fleurit à l'instar du caféier, lorsque les pluies reprennent après une période de relative sécheresse. Le phénomène n'intéresse qu'une partie de la population à chaque fois. Chaque année, plusieurs floraisons ont lieu.

— *Vouacapoua americana* n'a fleuri et fructifié qu'une seule fois en trois ans. La quasi-totalité des individus, en «âge» d'être fertile, ont fleuri en février 1980 puis fructifié en mars-avril de la même année. Ce comportement rappelle les phénomènes de floraison grégaire (NG, 1978) et de fructification en masse (JANZEN, 1974) chez les *Dipterocarpaceae* asiatiques.

TABLEAU II. — Nombre d'individus ayant fleuri et fructifié (entre 1979 et 1982) par rapport au nombre total d'individus de l'espèce: *Platonia insignis*.

		<i>Platonia insignis</i>		CLUSIACEAE			
DBH 80 cm	N	floraison	fructific.	floraison	fructific.	floraison	fructific.
		79 Sept. Oct.	80 Mars - Mai	80 Sept. - Oct.	81 Mars.- Mai	81 Sept. Oct.	82 Mars... 82
A	1	1/1	1/1	0/1	0/1	1/1	1/1
B	1	1/1	1/1	0/1	0/1	1/1	1/1
C	1	1/1	0/1	1/1	1/1	0/1	0/1
D	1	1/1	0/1	1/1	1/1	0/1	0/1
total	4	2/4	2/4	2/4	2/4	2/4	2/4

¹ La phénologie et la saisonnalité de cette espèce (floraison, fructification, défoliation, accroissement) ont été décrits par PUIG (1981).

TABLEAU III. — Nombre d'individus ayant fructifié par rapport au nombre total d'individus des deux genres *Eschweilera* et *Lecythis* (entre 1979 et 1982).

DBH	N	Eschweilera spp. et Lecythis spp.		LECYTHIDACEAE							
		floraison	fructific. Fév.-Avr.79	floraison	fructific. Fév.-Avr.80	floraison	fructific. Fév.-Avr. 81	floraison	fructific. Fév.-Avr.82	floraison	fructific.
2 - 9,9											
10 -19,9	150		5/62		5/62		0/150		19/150		
20 -29,9	80		6/26		10/26		0/80		27/80		
30 -39,9	38		4/17		1/17		0/38		23/38		
40 -49,9	19		4/8		4/8		0/19		11/19		
50 -59,9	6		0/1		0/1		0/6		5/6		
60 -69,9	2		1/1		0/1		0/2		1/2		
70 -79,9	1						1/1		0/1		
80 -89,9											
Total	296		20/115		20/115		1/296		86/296		

— Les genres *Eschweilera* et *Lecythis* présentent un comportement irrégulier qui se manifeste par une absence occasionnelle des floraisons et fructifications, certaines années, sur l'ensemble de la population. Cela a été le cas en 1981 où la quasi-totalité des *Eschweilera* et *Lecythis* n'ont pas fleuri (Tabl. III).

Quel que soit le modèle phénologique ou l'espèce considérée, nous avons observé, piste de St. Elie, un comportement synchrone ou partiellement synchrone des individus d'une même espèce. HOLTUM (1940), puis MEDWAY (1972) signalent, au contraire, en Malaisie, une faible proportion d'espèces manifestant un tel comportement. RUIZ ZAPATA et KALIN ARROYO (1978) ont montré, pour une forêt secondaire vénézuélienne, une très forte proportion d'espèces à fécondation croisée obligatoire; ce résultat peut expliquer la forte proportion d'espèces à floraison synchrone observée piste de St. Elie.

Chez les *Ficus*, HLADIK et HLADIK (1969), CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) ainsi que chez *Hymenaea courbaril*, JANZEN (1976), CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981), l'asynchronisme des individus semble de règle. Un échantillonnage incomplet de certaines espèces, notamment des *Ficus*, peut expliquer cette absence de comportement synchronique, piste de St. Elie.

TABLEAU IV. — Equitabilité des ligneux érigés, lianes et épiphytes ligneux au cours des cycles annuels.

		1000 m - 1 ^o cycle (juin 81 - juin 82)	1000 m - 2 ^o cycle (mars 81 - mars 82)	1500 m - 2 ^o cycle (mars 81 - mars 82)
Ligneux érigés	DBH < 44,9 cm	0,9461	0,9234	0,9403
	DBH > 45 cm	0,8030	0,8701	0,9065
	ensemble des espèces	0,9233	0,9295	0,9417
Lianes		0,8663	0,8537	0,9515
Epiphytes ligneux		0,9656	0,9443	0,9443

2. — Saisonnalité

La phénologie des espèces n'est qu'incomplètement décrite si l'on considère seulement l'aspect périodique des phénomènes; l'époque de l'année où ils se produisent doit également être envisagée. La figure 1 présente deux «pics» de production, l'un en février qui correspond essentiellement à une production de fruits, l'autre en octobre étant principalement une production de fleurs. La figure 2 détaille ce comportement saisonnier, d'après les observations sur les layons. Cependant, ces périodes de floraison et fructification maximales n'occulent pas totalement le fait que l'on puisse trouver des fleurs et des fruits tout au long de l'année.

En ce qui concerne les floraisons, l'amplitude du phénomène paraît assez variable d'une année à l'autre. En effet, sur les layons, le pic saisonnier est beaucoup plus net lors du second cycle (cf. Fig. 2). Cela se traduit par une équitabilité des floraisons en nombre d'espèces, plus faibles au second cycle :

- . premier cycle (juin 1980-juin 1981) 1000 m de layon, $E = 0,9811$
- . second cycle (mars 1981-mars 1982) 1000 m de layon, $E = 0,9616$
- . second cycle (mars 1981-mars 1982) 1500 m de layon, $E = 0,9610$

Au second cycle, la prise en compte d'un échantillon de 50 % plus grand n'a pas modifié le phénomène.

Les fructifications, au contraire, présentent chaque année un maximum saisonnier dont l'amplitude est toujours très grande. Il est curieux de constater qu'au cours du premier cycle, une faible amplitude des floraisons est suivie d'une forte amplitude des fructifications. D'une manière générale, la saisonnalité semble plus accentuée pour les fructifications que pour les floraisons, ce qui se traduit par des équitabilités du nombre d'espèces en fruits toujours plus faibles :

- . premier cycle (juin 1980-juin 1981) 1000 m de layon, $E = 0,9496$
- . second cycle (mars 1981-mars 1982) 1000 m de layon, $E = 0,9379$
- . second cycle (mars 1981-mars 1982) 1500 m de layon, $E = 0,9583$

FIG. 1—Production moyenne de matière sèche totale, de feuilles, fleurs et fruits et pluviométrie de 1978 à 1980.

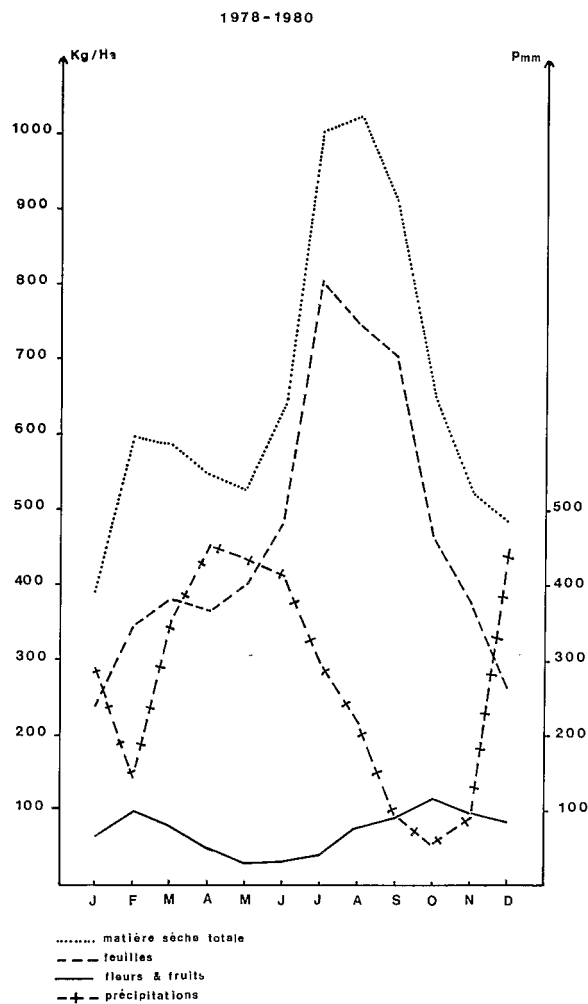


Fig. 2. — Floraison et fructification de l'ensemble des espèces ligneuses et pluviométrie (juin 1980-avril 1982).

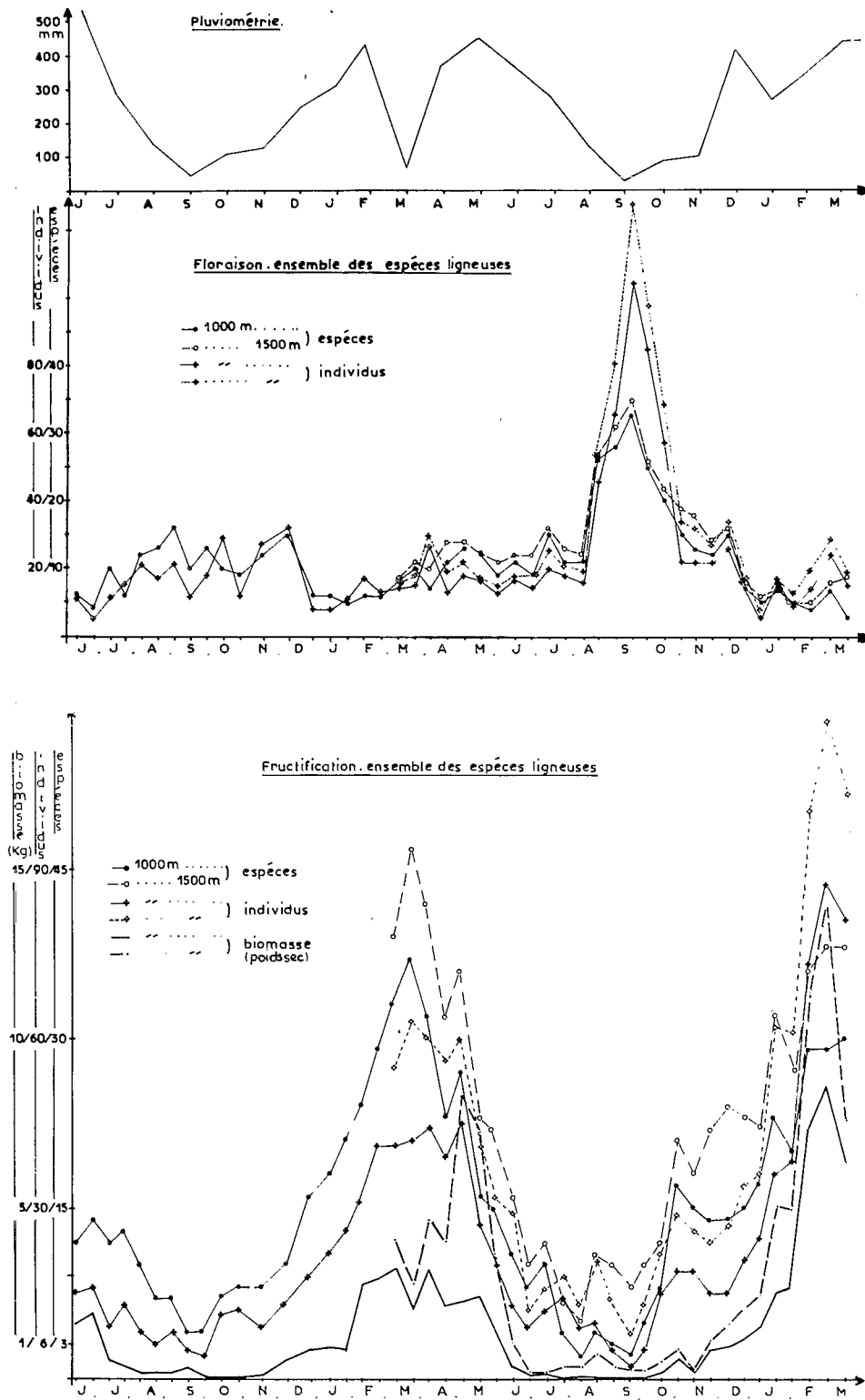
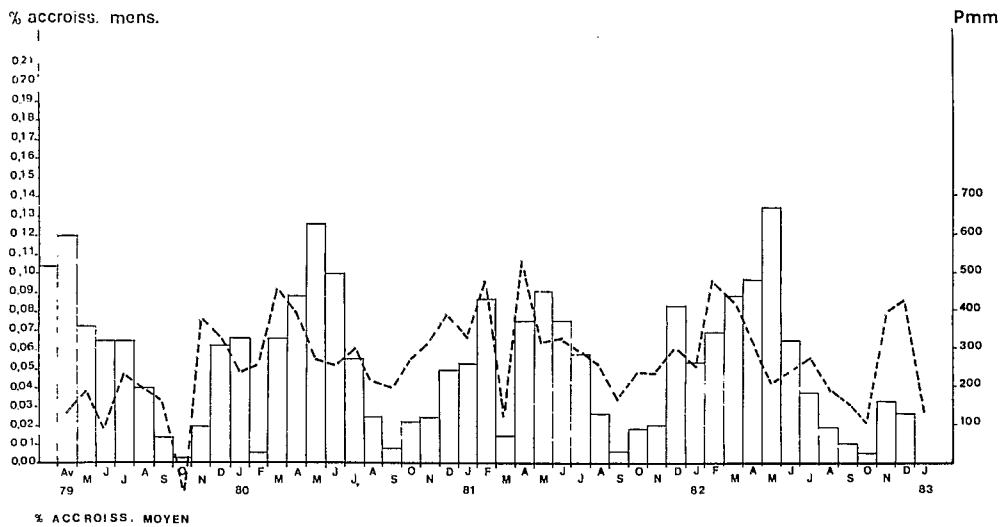


FIG. 3. — Pourcentages d'accroissement moyens mensuels (en diamètre) pour 60 arbres de forêt d'avril 1979 à janvier 1983.



Au second cycle, l'équitabilité augmente si l'échantillon pris en compte est plus grand, mais sans en modifier la signification.

En biomasse de fruits mûrs, la saisonnalité est bien plus marquée encore, ce qui se traduit par des équitabilités plus faibles :

- . premier cycle 1000 m, $E = 0,9090$
- . second cycle 1000 m, $E = 0,9233$
- . second cycle 1500 m, $E = 0,8739$

Notons, au second cycle, une forte hétérogénéité en fonction de la taille de l'échantillon.

Pour les floraisons comme pour les fructifications, on constate un parallélisme très net entre les courbes en nombre d'espèces et en nombre d'individus, avec concordance des maxima (cf. Fig. 2). Les productions de fruits en biomasse montrent un certain retard lors de la reprise, par rapport au nombre d'espèces ou d'individus mais, là encore, les maxima sont concordants.

Des figures 1 et 2 se dégage également un synchronisme entre saisonnalité climatique et biologique. Les floraisons atteignent leur maxima en grande saison sèche (août à novembre) alors que les fructifications sont à leur apogée en milieu de saison des pluies (mars-avril); cette période correspond parfois à une petite saison sèche, c'est le cas au premier cycle.

Si le caractère saisonnier des floraisons et fructifications est mis en évidence avec une grande constance dans tous les types de forêts tropicales, l'expression de cette saisonnalité n'en est pas moins très variable. En premier lieu, il semble que l'amplitude saisonnière est d'autant plus marquée que le climat est contrasté. Ainsi, les forêts d'altitude sous climat particulièrement constant présentent-elles des pics peu prononcés (NEVLING, 1971; HILTY, 1980).

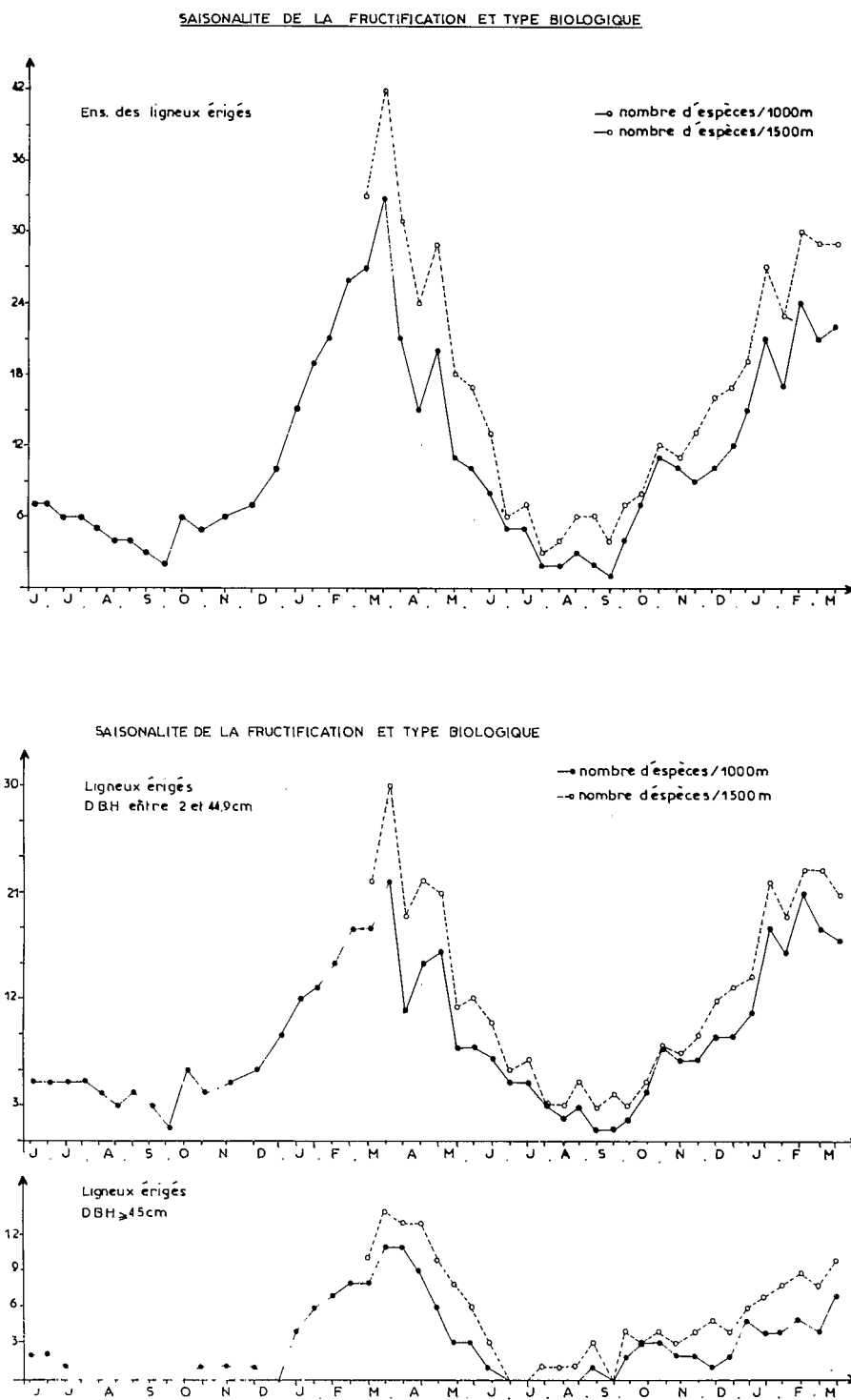
En second lieu, le synchronisme avec les phases climatiques n'est pas toujours du même ordre. Il semble que la tendance soit pour les fructifications :

- . à un climat pluvieux correspond un maximum de fructification en saison des pluies;
 - . au contraire, à un climat plus sec peut être associé un maximum de fructification en saison sèche.
- Par contre, en forêt dense, les floraisons semblent toujours être plus abondantes en saison sèche.

Les données bibliographiques montrent que cette loi n'est pas absolue.

En forêt guyanaise, si nous prenons en considération la saisonnalité des phases végétatives, on constate que :

FIG. 4.—Saisonnalité de la fructification et types biologiques pour l'ensemble des ligneux érigés (A), pour les ligneux érigés de DBH compris entre 2 cm et 49,9 cm (B) et de DBH 45 cm (C) de juin 1980 à avril 1982.



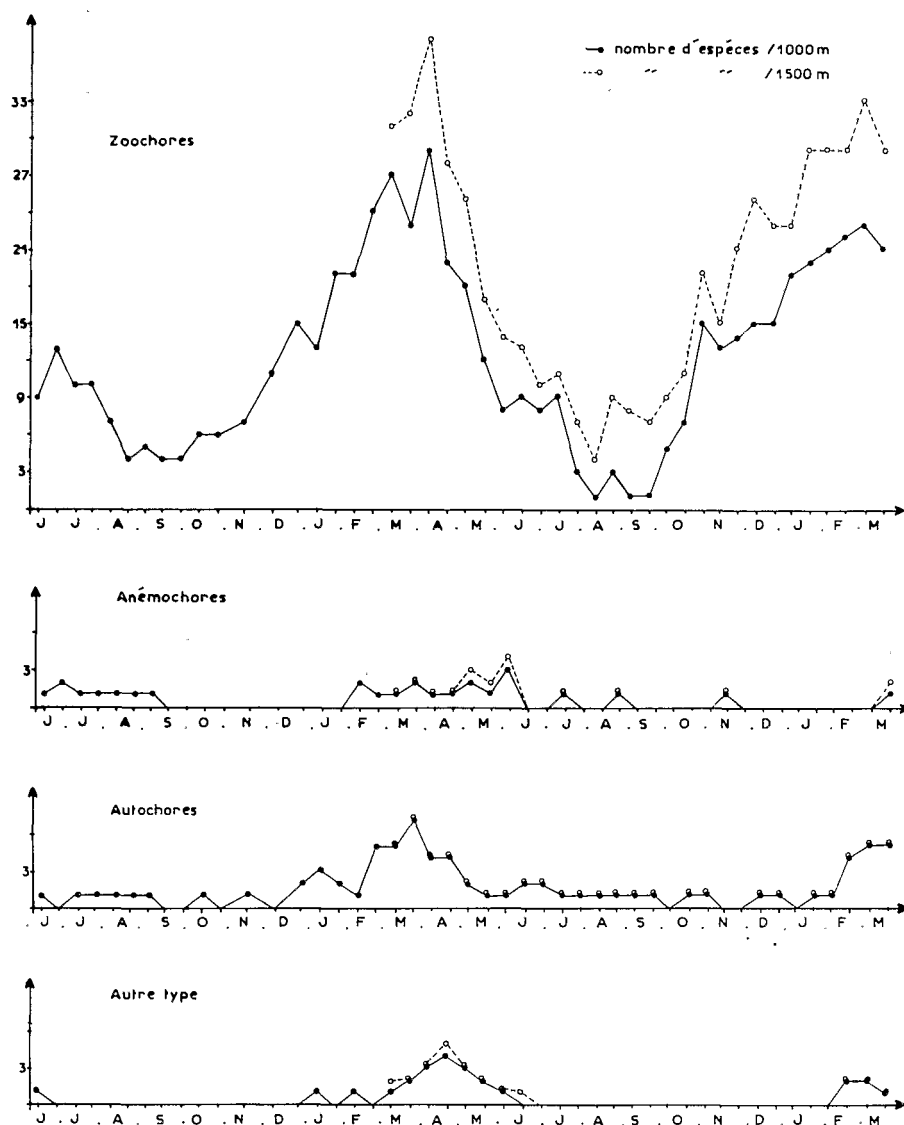
Au pic de floraison (septembre-octobre, «grande saison sèche») et au pic de fructification (mars «petite saison sèche») correspondent les pourcentages d'accroissement en diamètre les plus faibles (cf. Fig. 3).

Cependant, après la saison sèche, les pourcentages d'accroissement redeviennent vite importants; c'est à cette période qu'a lieu la maturation des fruits. On ne peut donc pas invoquer ici une compétition entre phénomènes végétatifs et reproductifs (cf. JANZEN, 1967).

La figure 1 montre une défoliation maximale en fin de saison des pluies (juillet, août, septembre) et minimale en début de saison des pluies. On peut donc supposer que le renouvellement foliaire est maximum entre ces deux périodes, ce qui coïncide avec le pic de floraison. Ce phénomène a déjà été observé en forêt dense humide (KOLMEYER, 1959, à Sri Lanka et FRANKIE, 1974, au Costa-Rica).

La saisonnalité de la fructification peut également être envisagée en fonction des types biologiques ou encore des types de fruits ou de dissémination.

Fig. 5.— Saisonnalité de la fructification et types de dissémination pour l'ensemble des espèces de juin 1980 à avril 1982.



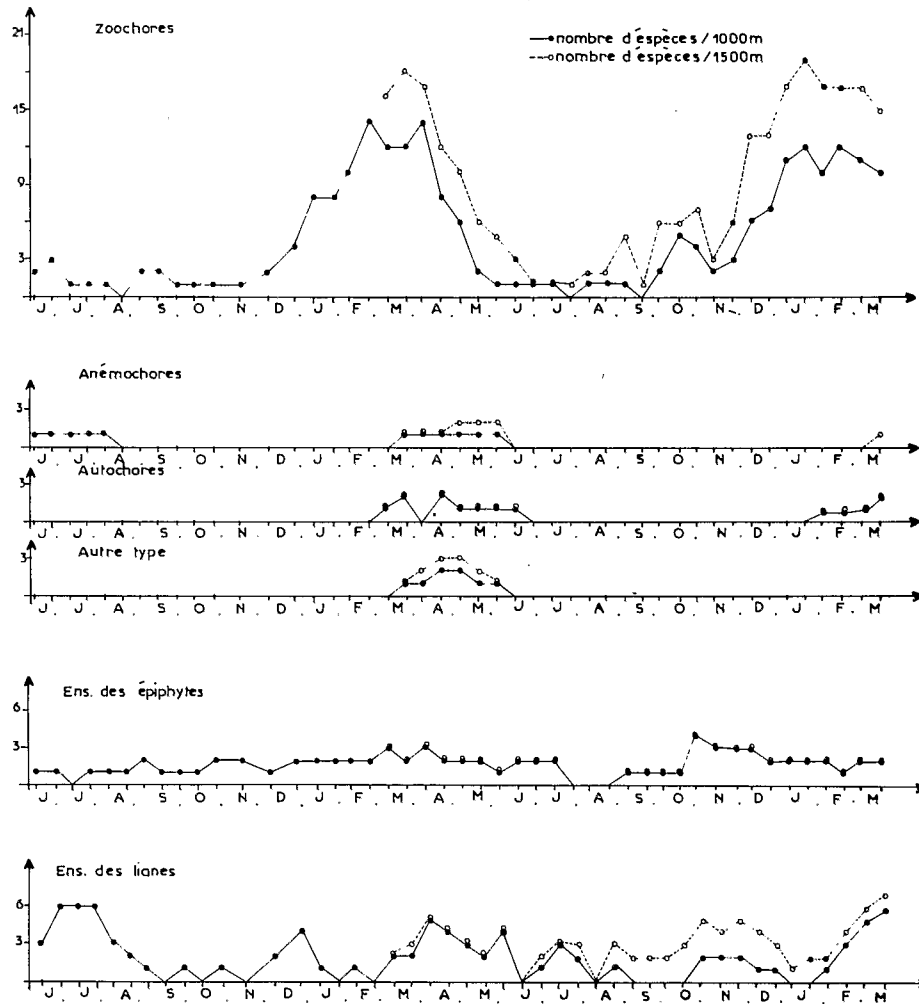
Saisonnalité de la fructification et types biologiques

La figure 4 montre que, quel que soit le type biologique envisagé, il existe toujours une saisonnalité. Ces phénomènes se produisent avec un remarquable parallélisme, mais leur amplitude est très variable, comme le montre l'analyse des équitabilités du nombre d'espèces en fruits au cours des cycles annuels (cf. Tabl. IV).

Il apparaît très nettement que les ligneux érigés de faible diamètre (espèces du sous-bois) ainsi que les épiphytes, ont une fructification plus équitablement répartie au cours du cycle annuel. Les lianes, et surtout les arbres de fort diamètre (espèces des strates supérieures) présentent des amplitudes saisonnières très marquées, avec notamment, chez les arbres, des périodes où les fructifications sont absentes. Notons au second cycle, pour les lianes, une grande variation en fonction de la taille de l'échantillon. Ce problème d'échantillonnage incite à être prudent quant à l'interprétation des résultats pour ce type biologique.

Nous ne retrouvons pas en Guyane (Fig. 4) le déphasage entre fructification des espèces des strates supérieures et inférieures que signalent plusieurs auteurs: FRANKIE *et al.* (1974), HILTY (1980) et FOSTER (1973), ce dernier suggérant, pour ce phénomène, un déterminisme biotique. Le comportement des lianes et des épiphytes ligneux est rarement détaillé dans la littérature.

FIG. 6. — Saisonnalité de la fructification et types de dissémination pour les ligneux érigés de DBH > 30 cm de juin 1980 à avril 1982.



Saisonnalité de la fructification et types de dissémination (Fig. 5 et 6)

Les espèces à fruits charnus, dissémination zoochore dominante, sont largement majoritaires aussi bien pour les grands arbres que pour l'ensemble des espèces, avec la même saisonnalité que celle de la totalité des ligneux. Bien que saisonnière, leur production est néanmoins continue; ce fait est généralement reconnu dans la littérature. Les Zoochores représentent 83 % des espèces ayant été fertiles.

Les Anémochores sont bien plus saisonnières que les Zoochores, en particulier si l'on considère uniquement les grands arbres. En forêt dense guyanaise, leur production a lieu en fin de saison des pluies, ce qui est très surprenant, puisque de nombreux auteurs, DAUBENMIRE (1972), FRANKIE *et al.* (1974), ALEXANDRE (1980) et CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) décrivent une saisonnalité des Anémochores bien marquée, avec un maximum en saison sèche ou fin de saison sèche. Les Anémochores ne correspondent qu'à 6,8 % des espèces ayant été fertiles.

Les Autochores présentent une saisonnalité très nette dans le cas des grands arbres, mais moins marquée si l'on considère l'ensemble des espèces. En effet, de nombreuses espèces du sous-bois présentent une dissémination autochore et ont des productions qui s'étalent tout au long de l'année; le cas le plus typique est celui de *Sandwithia guianensis* (*Euphorbiaceae*). Pour les grands arbres, les productions se situent entre petite saison sèche et fin de saison des pluies. ALEXANDRE (1980), en Côte d'Ivoire, constate pour les grands arbres autochores une production des fruits durant la transition saison sèche-saison pluvieuse. L'alternance d'humidité et de sécheresse atmosphérique qui caractérise cette période serait particulièrement favorable à la déhiscence explosive des fruits. Une interprétation semblable peut valoir pour les grands arbres autochores de la forêt guyanaise; l'étalement des productions des espèces du sous-bois irait donc de pair avec leur isolement relatif du macroclimat. Les Autochores ne sont plus que 4,9 % des espèces ayant été fertiles.

La catégorie «autre type de dissémination» regroupe les espèces ne présentant aucune adaptation évidente à un type de dissémination. Pour la plupart, ce sont des espèces à grosses graines riches en réserves (*Carapa procera*, *Meliaceae*; *Eperua grandiflora*, *Vouacapoua americana*, *Caesalpinaceae*, chez les arbres; *Clathrotropis brachypetala*, *Papilionaceae*, chez les lianes, en sont des exemples typiques). On constate, aussi bien pour l'ensemble des espèces que pour les grands arbres de ce groupe, une production de fruits très saisonnière qui a lieu en fin de saison des pluies. Ces espèces bénéficient certainement du comportement de mise en réserve caractéristique des Caviomorphes forestiers d'Amérique du Sud (cf. MORRIS, 1962). En Guyane, l'Agouti (*Dasyprocta agouti*) et l'Acouchi (*Myoprocta acouchi*) sont très actifs dans ce domaine (G. DUBOST, comm. pers. et observations pers.). L'apparition d'un tel comportement lorsque les disponibilités alimentaires sont excédentaires pourrait expliquer le regroupement de ces productions de fruits. C'est, en quelque sorte, l'hypothèse que SMYTHE (1970) généralise à l'ensemble des espèces à grosses graines. Cette catégorie représente seulement 4,9 % des espèces ayant été fertiles.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE (D. Y.), 1980. — Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte d'Ivoire. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34: 335-359.
- AUBRÉVILLE (A.), 1959. — La flore forestière de Côte d'Ivoire. C.T.F.T., n° 15, 3 tomes.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), ATRAMENTOWICZ (M.), CHARLES-DOMINIQUE (M.), GÉRARD (H.), HLADIK (A.), HLADIK (C. M.) et PRÉVOST (M. F.), 1981. — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue Ecol. (Terre Vie)*, 35: 342-435.
- CORNER (E. J. H.), 1951-1952. — *Wayside trees of Malaya*, vol. I, 772 p. et vol. II, 228 p., 2^e éd. Government printing office, Singapour.

- CROAT (T. B.), 1969. — Seasonal flowering behavior in Central Panama. *Ann. Mi. bot. Grdn.*, 56: 295-307.
- DAUBENMIRE (R.), 1972. — Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in North Western Costa Rica. *J. Ecol.*, 60: 147-170.
- FOSTER (R.), 1973. — Seasonality of fruit production and seed fall in a tropical forest ecosystem in Panama. Ph.D. Duke University, Durham, NC.
- FRANKIE (G. W.), BAKER (H. G.) et OPLER (P. A.), 1974. — Comparative phenological studies of trees in tropical lowlands wet and dry forest sites of Costa Rica. *J. Ecol.*, 62: 881-919.
- HLADIK (A.) et HLADIK (C. M.), 1969. — Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 23: 25-117.
- HILTY (S. L.), 1980. — Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*, 12: 292-306.
- HOLLTUM (R. E.), 1940. — Periodic leaf-change and flowering of trees in Singapore II. *Garden's Bull. str. Sett.*, 11: 119-175.
- JANZEN (D. H.), 1967. — Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-637.
- 1974. — Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the *Dipterocarpaceae*. *Biotropica*, 6: 69-103.
- 1976. — Seeding patterns of tropical trees. In P. P. TOMLINSON and M. H. ZIMMERMAN (eds.), *Tropical trees as living systems*, pp. 83-128. Cambridge Univ. Press, New York.
- KLINGE (H.) et RODRIGUES (W. A.), 1968. — Litter production in an Amazonian terra firme forest. *Amazoniana*, 1: 287-302.
- KOLMEYER (K. O.), 1959. — The periodicity of leaf change and flowering in the principal forest communities of Ceylon. *Ceylon Forester*, 4: 157-180/308-364.
- MCCLURE (H. E.), 1966. — Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. *Malayan Forester*, 29(3): 182-203.
- MEDWAY (F. L. S.), 1972. — Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4: 117-146.
- MENSBRUGE (G. DE LA), 1966. — La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire. C.T.F.T., N° 26, 389 p.
- MORRIS (D.), 1962. — The behavior of the Green Acouchi (*Myopracta pratti*) with special reference to scatter hoarding. *Zool. Soc. London, Proc.*, 139: 701-732.
- NEVLING (L. I. Jr.), 1971. — The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 16: The flowering cycle and an interpretation of its seasonality. *J. Arnold Arbor.*, 52: 586-613.
- NG (F. S. P.), 1978. — Gregarious flowering of Dipterocarps in Kepong, 1976. *Malayan Forester*, 40: 126-137.
- PUIG (H.), 1979. — Production de litière en forêt guyanaise. Résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t. 115, fasc. 3-4: 338-346.
- 1981. — Rythmes de floraison, de fructification et de défoliation d'*Eperua falcata* Aubl. en forêt guyanaise. 106 *Congr. Nat. Soc. Savantes*, Perpignan, 1981, fasc. II: 139-148.
- RUIZ ZAPATA (T.) et KALIN ARROYO (M. T.), 1978. — Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10: 221-230.
- SCHNELL (R.), 1970. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. t. I, vol. 1, 499 p., Gauthier-Villars, Paris.
- SMYTHE (N.), 1970. — Relationships between fruiting seasons and seeds dispersal methods in a Neotropical forest. *Am. Nat.*, 104: 25-35.

Les auteurs remercient l'ORSTOM et plus particulièrement nos Collègues botanistes et le Directeur du Centre de Cayenne pour toute l'aide qu'ils nous ont apportée lors de nos séjours en Guyane. Une partie de ce travail a été réalisée alors que D. SABATIER était VAT dans le cadre du Centre ORSTOM de Cayenne.

EXTRAIT

MÉMOIRES

du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie
TOME 132

Entretiens du Muséum

**VERTÉBRÉS ET FORÊTS TROPICALES HUMIDES
D'AFRIQUE ET D'AMÉRIQUE**

Paris, Décembre 1982

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e)

1986

ORSTOM Fonds Documentaire
N° : 25170 ex 1 M
Cote : B 82
Date : 880713