

Surface des chablis et temps de renouvellement en forêt dense tropicale

B. Riera ⁽¹⁾ & D. Y. Alexandre ⁽²⁾

⁽¹⁾ ECOTROP, UA 1183, Laboratoire de botanique tropicale,
12, rue Cuvier, 75005 Paris.

⁽²⁾ ORSTOM, 213, rue Lafayette, 75010 Paris.

RÉSUMÉ

En forêt dense tropicale, les chablis ont un rôle déterminant dans la dynamique de la forêt. La surface totale des chablis plus ou moins refermés, mesurée à un instant donné, ne permet pas d'estimer ce dynamisme tant restent nombreuses les variables encore trop imparfaitement connues. Par contre le suivi d'une parcelle sur une période suffisante permet de mesurer la surface annuelle des nouveaux chablis. L'inverse de cette grandeur a été appelé "turnover rate" par HARTSHORN (1978) et serait sensé représenter le temps nécessaire pour que la totalité de la surface forestière soit balayée par les chablis. A l'évidence, comme l'a remarqué HLADIK (1982), ce modèle linéaire est incapable de représenter la réalité d'une forêt où la mortalité touche proportionnellement à peu près autant de très jeunes arbres que de très vieux. Nous envisagerons ici un modèle stochastique. Il a le mérite de la simplicité et donne, actuellement, une représentation acceptable de la réalité. L'étude fine des chablis actuellement poursuivie en forêt guyanaise montre cependant que des modèles markoviens, plus complexes, pourraient à l'avenir être rendus nécessaires.

MOTS-CLÉS : *Équilibre et renouvellement forestier - Age - Datation -
Espérance de vie - Demi-vie - Forêt tropicale.*

ABSTRACT

Gaps play an important part in tropical forest dynamic. This role may hardly be estimated through the measure of the total surface of more or less reclosed tree-falls, according to the numerous factors interacting and which are still unperfectly known. Nevertheless, the annual surface of new gaps occurring on a given area can be measured after long-term observations. The inverse of this value was called "turn-over rate" by HARTSHORN (1978), and should represent the minimum time duration necessary for tree-falls to cover the whole forest. Under natural conditions, where mortality affects in equal proportions both old and young individuals, this linear model obviously doesn't reproduce reality as it has been pointed out by HLADIK (1982). In this paper, the model proposed fits the best at the present time, what happens in a tropical forest, although it is a perfectly stochastic model. In a near future, more complex ones, of Markov's type, could be necessary, precise long-term field studies taking place in French Guiana.

KEY-WORDS: *Gaps - Turn-over rate - Datation - Forest dynamics - Half-life -
Tropical rain forest.*

Le chablis, dans une forêt naturelle, est à la fois la destruction d'une partie localisée du couvert et le point de départ de sa reconstitution. Il intervient donc dans les processus de renouvellement forestier permettant le maintien, la pérennité de la

forêt dans un équilibre dynamique. Les études de SCHULTZ (1960) ou de BAUR (1964) ont montré l'importance des chablis en forêt dense tropicale; mais c'est surtout à partir de l'étude d'OLDEMAN (1974) qui prend le mot « chablis » dans son acception la plus large, que les études sur la dynamique forestière ont accordé une place centrale au phénomène.

Selon le but poursuivi par les auteurs, l'accent a tantôt été mis sur l'étude floristique ou structurale, tantôt sur la démographie avec la mesure du nombre d'individus ou de la surface terrière qu'ils représentent. Mais le plus souvent, c'est le « volume » dégagé par les chablis qui a été considéré, avec la libération des ressources que cela amène : on a donc mesuré leur surface. En fait, les chablis font si bien partie de la forêt que la distinction forêt/chablis ne peut être que plus ou moins subjective. BROKAW (1982) a néanmoins tenté d'en donner une définition objective.

Dans son étude du dynamisme de la forêt de La Selva (Costa Rica), HARTSHORN (1978) a tenté d'expliquer la rareté des gros arbres par la rapidité du renouvellement forestier, le peu de temps qui sépare deux chablis au même endroit. Le mode de calcul de la vitesse de renouvellement qu'il utilise a été très souvent repris dans la littérature. Nous allons montrer que c'est un mode de calcul dangereux mais qui peut être facilement amélioré.

1. Le « turnover rate » selon HARTSHORN

HARTSHORN (*loc. cit.*) définit le « turnover rate » c'est-à-dire la vitesse de renouvellement de la forêt (« le nombre d'années nécessaires pour couvrir entièrement une parcelle par des chablis »), comme l'inverse du pourcentage moyen annuel de surface occupée par les chablis. Autrement dit, il admet, comme l'avait fait POORE (1968), que les chablis balayent régulièrement la surface forestière, comme le feraient les coupes dans une forêt aménagée. En terme de dynamique, on parlerait de cinétique d'ordre zéro ou encore de modèle linéaire. Il ajoute pourtant : « On doit noter que les nouveaux chablis recouvrent parfois les plus anciens. De tels événements ont été observés, mais nous n'avons compté comme surfaces de nouveaux chablis, pour la période d'observation, que celles qui ne se surajoutaient pas aux précédentes ». Les observations effectuées sur 3 parcelles de 4 ha lui permettent, au bout de 6 ans, de chiffrer ainsi la vitesse de renouvellement à 80 ans pour la plus « dynamique » et 138 ans pour la plus stable.

Nous citerons quelques auteurs utilisant le même mode de calcul.

Pour POORE (*loc. cit.*) observant la surface forestière occupée par une végétation encore immature, les trouées non occupées par les bambous (qui forment une végétation stable) représentent 8 % de la surface totale étudiée. En estimant qu'il faut en moyenne 25 ans pour reconstituer la voûte, il estime que la « vie moyenne » de la forêt pourrait être de 312 ans ($25 \cdot 100/8$).

En Côte-d'Ivoire, pour BONNIS (1981), le « turnover » varie de 75 à 417 ans, selon l'emplacement dans la toposéquence. Comme POORE, BONNIS se base sur la surface totale des chablis, mais il ne les estime visibles que pendant 10 ans.

FLORENCE (1981), au Gabon, calcule un « turnover rate » de 60 ± 3 ans. TORQUEBIAU (1981), au Mexique, donne, lui, un « turnover rate » de 97 ans.

BROKAW (1983) à Barro Colorado, à la suite d'une étude très détaillée portant sur 13,4 ha suivis régulièrement pendant 5 ans, indique que le « turnover rate » est de 112,7 ans si l'on considère les chablis à partir de 20 m², et de 126 ans si on les

considère à partir de 40 m². Il serait de 159 ans dans des parcelles portant la trace floristique et structurale de cultures un siècle auparavant (BROKAW, 1983).

LANG & KNIGHT (1983) et BECH (1983), cités par VOOREN (1985), utiliseraient également le modèle linéaire qui laisse peu de place à la diversité des forêts tropicales et amène à penser que les arbres y vivent peu de temps, alors que l'on sait que les plus gros arbres y dépassent 500 ans et peuvent y atteindre l'âge de 1 400 ans (HLADIK, 1982).

RIERA (1986), bien que critique, donne, à titre de comparaison, des « turnover rate » de 90,5 et 85 ans pour deux parcelles peu éloignées l'une de l'autre en forêt guyanaise.

Certains auteurs utilisent au lieu de la surface la mortalité.

LEIGH (1975) a estimé une durée de vie moyenne des arbres dans diverses forêts tropicales à partir de l'inverse de la mortalité moyenne annuelle. Il obtient ainsi des durées de vie allant de 45 ans à Barro Colorado Island, à 89 ans dans une forêt malaise.

PUTZ & MILTON (1982) utilisent également l'inverse de la mortalité moyenne annuelle pour calculer une sorte d'espérance de vie, « an expectation of further life ». Elle serait ainsi de 60 ans à Barro Colorado sur les 8 ha qu'ils ont suivis pendant 5 ans, avec 115 arbres morts sur les 1 383 repérés initialement.

HLADIK (1982) indique qu'« il faut envisager un modèle exponentiel inverse ». Elle ajoute que « la seule mesure du pourcentage annuel de surface de chablis est un bon outil de comparaison de la dynamique forestière ». Au cours de 7 années de mesure, elle observe la disparition de 24 individus sur 297 de circonférence plus grande que 15 cm, et de 6 sur 93 de circonférence supérieure à 94 cm, soit, par simple division : 1,15 et 0,92 % de pertes annuelles.

Enfin d'autres auteurs abordent de différentes manières cet aspect d'ouverture et de renouvellement de la forêt.

NIERSTRASZ (1975) ne donne pas d'estimation de la vitesse de renouvellement forestier mais montre bien, par contre, l'importance des chablis. Pour la forêt du Banco en Côte-d'Ivoire, elle a en effet pu estimer, en étudiant des photographies aériennes, que les trouées occupent en moyenne 1/6^e (16,04 %) de la surface.

HUC & ROSALINA (1981), en Indonésie, appliquent 2 fois un modèle linéaire, tout d'abord sur le nombre de gros bois morts, en supposant la durée moyenne de leur décomposition à 15 ans, ce qui leur permet de calculer un « sylvigenetic cycle » de 66 ans; ensuite, sur la surface totale des chablis supposés restés visibles 10 ans, ce qui leur permet d'estimer le « turnover » à 117 ans.

Enfin, LIEBERMAN *et al.* (1985) ont utilisé un modèle logarithmique pour l'étude de la démographie de 12,4 ha de forêt au Costa Rica, suivis pendant 13 ans. Au cours de cette période, 1 302 arbres sur 5 623 sont morts, soit une mortalité annuelle de 2,03 % et une demi-vie de 34 ans. LIEBERMAN *et al.* rappellent, sans le critiquer, l'emploi habituel d'un modèle linéaire pour les mesures de vitesse d'évolution basées sur la surface des chablis. En fait, comme nous venons de le voir, l'emploi du modèle linéaire est quasi généralisé dans la littérature sur les forêts denses tropicales. Il est pourtant difficilement soutenable.

2. Un modèle stochastique

HARTSHORN (1980) remarque lui-même que le « turnover rate » tel qu'il le calcule, ne rend pas compte de l'existence des arbres âgés. En admettant qu'il disparaît

chaque année une quantité de forêt égale à la surface annuelle de chablis, on oublie que les chablis nouveaux recouvrent partiellement des chablis plus anciens. On peut bien admettre qu'il y a, en tout, autant de chablis chaque année, bien que cela ne tienne pas compte des variations climatiques interannuelles, notamment des passages dévastateurs de vents très violents. Rien n'interdit donc de faire une moyenne sur plusieurs années pour accroître la précision sur un phénomène qui reste rare, à condition toutefois de compter chaque année la totalité de la surface de chablis, de ne pas exclure du calcul les zones touchées plus d'une fois depuis le début des observations. A condition aussi d'avoir évité le piège de choisir au départ une parcelle aussi peu touchée par les chablis qu'il s'en peut rencontrer. Ce serait certes correct mais n'apporterait que peu d'informations quant à la dynamique locale. Une population d'espèces annuelles peut être aussi stable qu'une forêt d'arbres très longévifs.

En fait, la façon d'opérer une mesure dépend des hypothèses que l'on cherche à tester, ou, en d'autres termes, du modèle auquel on assimile le phénomène.

Or, les chablis sont à la fois accidentels et complexes. Accidentels dans le sens de rares, mais aussi et surtout de phénomène touchant brutalement des arbres bien souvent sains. Ainsi VOOREN (*loc. cit.*) montre qu'environ 2/3 des troncs à terre proviennent d'arbres cassés. Ceux-ci sont pour beaucoup des arbres dont le diamètre est faible en regard de la hauteur et qui, comme tels, sont plus fragiles au vent.

Mais le vent n'est pas seul à l'origine des chablis. La chute d'un arbre peut en entraîner une autre. Souvent les arbres déracinés laissent voir un système racinaire rongé par les champignons et l'on sait que les attaques cryptogamiques touchent surtout les plantes déjà amoindries, soumises à un excès de compétition. La pluie, par la surcharge qu'elle occasionne ou par le ramollissement du sol, peut accroître les chablis. Dans les forêts où il est présent, l'éléphant peut déraciner des arbres... Bref, il existe des causes nombreuses, interactives, qui s'exercent sur un milieu complexe, diversifié.

Au total, le seul modèle qu'actuellement l'on soit raisonnablement capable de proposer est celui du hasard : la surface touchée par les chablis pendant un temps donné est en moyenne proportionnelle à la surface totale de forêt considérée, indépendamment de l'état de la végétation, de l'occurrence antérieure plus ou moins lointaine d'autres chablis.

Soit S la surface de forêt et t le temps, le signe — exprimant la diminution dans le temps de la surface non touchée par les chablis, on écrira :

$$dS/dt = -kS \quad (1)$$

C'est l'équation d'une exponentielle décroissante. La même forme d'équation décrit classiquement la distribution des diamètres dans une forêt en équilibre (ROULET, 1969).

3. Quelques développements du modèle

Intégrons (1)

$$dS/S = -k dt$$

$$\text{Log } S = -kt + \text{cste}$$

pour $t = 0$, $S = S_0$, on a $\text{Log } S_0 = \text{cste}$.

$$\text{Log } S - \text{Log } S_0 = -kt$$

$$\text{Log } S/S_0 = -kt$$

$$t = 1, S = S_1, -k = \text{Log } S_1/S_0$$

Si $S_1 \approx S_0 \text{Log } S_1/S_0 \approx -(S - S_1)/S_0$, $(S_0 - S_1)/S_0 = a$ ou surface annuelle de chablis

$$k = a$$

$$\text{Log } S/S_0 = -at \quad (2)$$

C'est-à-dire :

$\text{Log } (\% \text{ de forêt non encore perturbée}) = -$ (surface annuelle de chablis).
 t (temps) d'où l'on tire, en passant par l'exponentielle :

$$S/S_0 = e^{-at} \quad (2')$$

et en dérivant

$$d(S/S_0) = -a + e^{-at} + dt \quad (3)$$

A partir de ces formules on peut fixer à titre d'exemple quelques valeurs particulières dont :

— Le temps pour que les chablis couvrent la moitié de la parcelle, ou demi-vie, est donné par (2) : avec

$$s = 0,5; \quad \text{on a} \quad t_{0,5} = -\frac{\text{Log } 0,5}{a}$$

avec $a = 10^{-2}$ valeur moyenne observée sur le site étudié (RIERA, 1983).

On obtient $t_{0,5} = 69$ ans.

— La surface de nouveaux chablis de la $n^{\text{ème}}$ année est donnée par (3) :

Exemple : pour $t = 20$ ans et $a = 10^{-2}$ nous obtenons :

$$d(S/S_0) = 0,8 \%$$

— Les chances de survie pendant une période donnée sont données par (2), en admettant l'assimilation d'un arbre à 1 point, ce qui est justifié par la nature même du chablis :

$$P_n = e^{-an} \quad \text{où } n \text{ est le nombre d'années.}$$

Exemple : pour $n = 300$ ans et $a = 10^{-2}$.

$$P_{300} = 5 \%$$

— Inversement, l'âge possible d'individus très gros, rencontrés avec une très faible fréquence, est donné par :

$$t = -\frac{\text{Log } P}{a}$$

Exemple : si $P = 10^{-3}$ et $a = 10^{-2}$

$$t = 690 \text{ ans.}$$

— Le pourcentage théorique de chablis annuels peut être calculé à partir d'une mesure sur un intervalle de temps plus long, par :

$$a = -\frac{\text{Log } P}{t}$$

Exemple : HARTSHORN (1978), parcelle 1 :

$$S = 40\,000 \text{ m}^2 \quad \Delta S = 3\,017 \text{ m}^2 \quad t = 6 \text{ ans}$$

$$a = 1,31 \cdot 10^{-2}$$

Le calcul s'applique aussi à des effectifs. En effet comme le signale HLADIK (1982), on peut établir une correspondance entre pourcentage annuel de chablis et taux de mortalité annuel.

Exemple : HLADIK (1982) : effectif initial 297, mortalité 24, durée 7 ans.

$$a = 1,20 \cdot 10^{-2}$$

Dans les deux cas, la différence est négligeable par rapport aux moyennes arithmétiques (respectivement, 1,26 et 1,15 %) ce qui est évident sur la figure 1.

Autre exemple, on peut s'aventurer à comparer les observations de BONNIS (*loc. cit.*) sur la surface des chablis, en forêt de Taï, aux données recueillies par VOOREN (*loc. cit.*) sur la mortalité dans une zone très proche de celle étudiée par BONNIS. D'après BONNIS, les chablis occupent une moyenne de 5,5 % de la surface (recalculée à partir des données du tableau I) et seraient visibles 10 ans. On obtient par le calcul : $a = 0,57 \cdot 10^{-2}$, valeur un peu plus faible que les $0,61 \cdot 10^{-2}$ de mortalité mesurés par VOOREN, ce qui est conforme au fait que tous les arbres qui meurent ne font pas de trouées.

4. Discussion à partir d'un exemple

Depuis 1981, des observations sur les chablis et la dynamique forestière sont régulièrement conduites sur des bandes de 30 m de large sur 500 ou 1 000 m de long, totalisant 21,3 ha. Ces bandes sont prises sur un bassin versant de 100 ha de forêt primaire, choisi pour représenter l'ensemble des conditions pédologiques de la région (RIERA, 1983). Le dispositif est inclus dans le périmètre MAB-Ecérex situé en bordure de la piste de Saint-Elie, dans la région de Sinnamary, en Guyane. La forêt a été décrite par LESCURE *et al.*, 1983.

Le pourcentage de la surface annuelle touchée par les nouveaux chablis, calculé sur la base de l'ensemble de l'aire perturbée par les chutes d'arbres, quel que soit l'état de la végétation préexistante, a été de 1,1 % la première année (RIERA, 1983) et de 2,1 % pour l'ensemble des deux années suivantes. Ces deux observations sont voisines et du même ordre de grandeur que celles observées dans d'autres forêts tropicales (RIERA, 1983).

Grâce à la cartographie détaillée de la parcelle d'étude, il a été possible de mesurer la part des chablis qui réaffecte, au cours des années 2 et 3, une zone déjà touchée en première année ou, éventuellement, en deuxième année. Ainsi ce sont 14 % de la surface des nouveaux chablis qui se superposent à celle de chablis déjà cartographiés. C'est une proportion non négligeable et d'ailleurs bien supérieure aux quelque 3 ou 4 % qui seraient observés si le phénomène aléatoire était mesuré sur un échantillon suffisamment grand. C'est en effet quelque 800 m² de la surface de chablis qui sont réaffectés, contre seulement 70 m² si le modèle était strictement respecté.

Un tel facteur 10 s'explique difficilement par le simple jeu des variations aléatoires ou des erreurs de mesure. Il semble bien, en fait, et cela a déjà été signalé par d'autres, que les zones de forêt touchées par un chablis deviennent fragiles et sont plus susceptibles d'être le théâtre de nouveaux chablis. Ainsi, comme PUTZ & MIL-

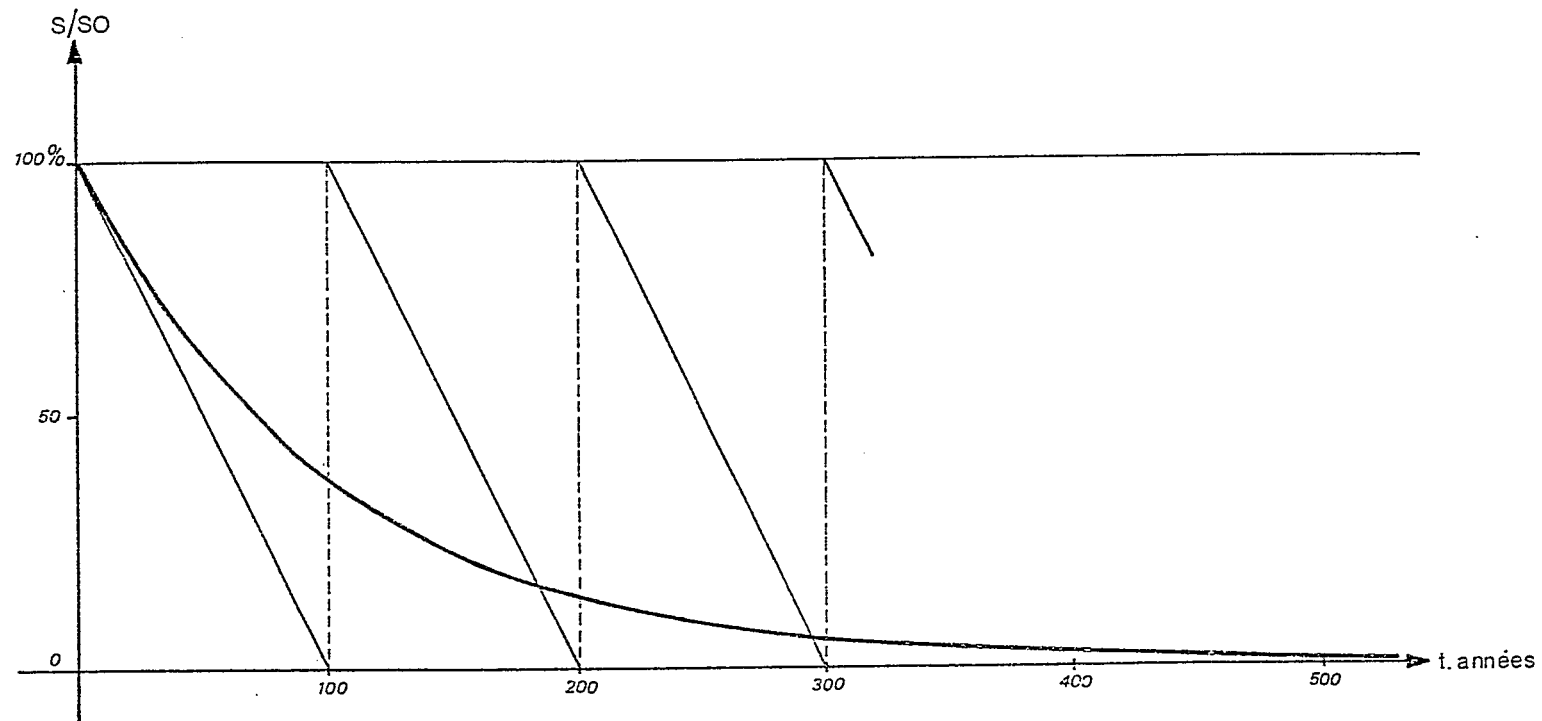


FIG 1. — Évolution théorique, au cours du temps du rapport : surface de forêt intacte (S)/surface de forêt affectée par les chablis (S_0), d'après la formule de HARTSHORN (— - - -) et la formule proposée (—), $\text{Log } S/S_0 = -at$, ou a = surface annuelle en % de chablis.

TON (1982) l'ont déjà noté, il ne semble pas que les forêts subissent dans leur ensemble des phases de destruction et de reconstruction mais bien que, localement, des zones limitées connaissent des périodes de forte mortalité suivies d'une longue phase d'équilibre.

Pour expliquer cet effet d'entraînement des chablis, on a invoqué notamment la croissance asymétrique des arbres de bordure. C'est « l'effet de rive » décrit par OLDEMAN (1972). Nos observations en Guyane indiquent que la situation dépend pour beaucoup de la hauteur des arbres de bordure. Les arbres très hauts se montrent fragiles et sensibles aux éléments perturbateurs comme la surcharge pondérale lors des pluies. Celle-ci double fréquemment le poids des houppiers. La surcharge hydrique, venant avec la diminution de la cohésion du sol, explique le pic observé dans la chute des arbres lors de la reprise des pluies (RIERA, 1983).

Les trouées très étroites se referment comme un diaphragme par élargissement des houppiers périphériques. Au contraire, à partir d'une certaine surface, un chablis

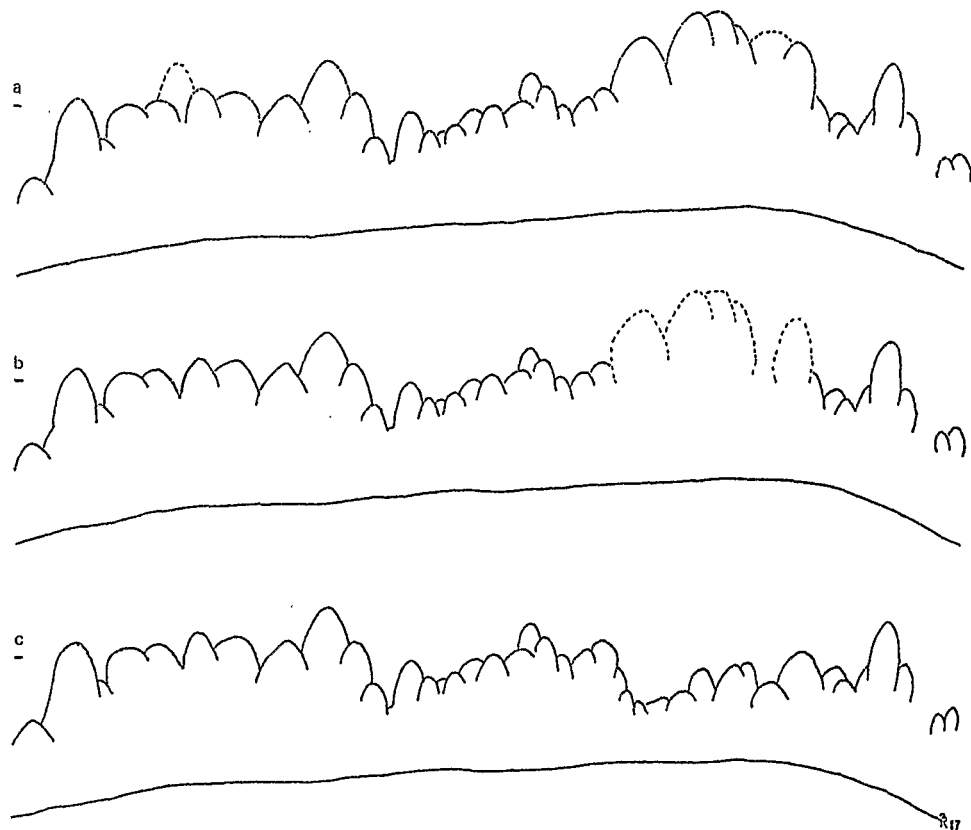


FIG. 2. — a) Profil forestier (transect 1, RIERA, 1983) en 1982, en pointillés, les chablis.

b) Évolution du profil forestier après 1982. À gauche : le chablis en forêt homogène ne s'étend pas. À droite : le chablis est en forêt hétérogène. Il va s'étendre jusqu'à la zone basse plus stable.
c) Profil supposé après stabilisation.

entouré d'arbres très hauts présente une grande instabilité sur ses bordures et le profil de la forêt évolue rapidement vers une diminution de la « rugosité aérodynamique de surface » (fig. 2).

CONCLUSION

Comme cela a été souligné depuis longtemps, la forêt dense est très hétérogène. Il y a donc intérêt à traiter séparément les zones qui ont un particularisme évident comme, par exemple, les bas-fonds qui diffèrent du reste de la forêt aussi bien par la structure, la floristique, la physionomie que par la dynamique. De même, chaque fois que c'est possible, il y a avantage à traiter à part les différentes parties de la toposéquence.

Cependant, au-delà de ces déterminismes immédiats, il reste, au sein des faciès « homogènes », de larges variations qui dépendent largement de l'historique de la forêt. Les précédents chablis, par leur taille, leur fréquence, leur ancienneté... ont déterminé les conditions de régénération et, par là, l'état actuel de la forêt. On doit donc chercher l'explication de la dynamique actuelle dans la dynamique passée et ce n'est qu'en prenant en compte cette dimension historique qu'on peut espérer aboutir à des modèles à valeur prédictive.

Il serait souhaitable qu'un modèle sylvigénétique prenne en compte les probabilités conditionnelles de passage d'une phase à une autre. Un tel modèle de Markov a été envisagé par ACEVEDO (1981) d'après HORN. Malheureusement, l'état actuel de nos connaissances sur le milieu forestier tropical ne permet pas de caractériser et de définir ces phases et leur évolution. Le modèle aléatoire proposé ici reste le plus fonctionnel, avec, pour caractériser la dynamique forestière, le taux annuel de chablis qui s'exprime également par la « demi-vie ». Il faudrait y associer le taux de mortalité qui permet de quantifier un autre aspect de la dynamique.

En conclusion, on ne peut que souligner l'importance d'intensifier les recherches sur les chablis qui sont un des moteurs de la sylvigénèse, comme l'a décrit OLDEMAN (1979).

BIBLIOGRAPHIE

- ACEVEDO M. F., 1981. — On Horn's markovian model of forest dynamics with particular references to tropical forest. *Theoretical Pop. Biol.*, 19 (2), 230-250.
- BAUR G. N., 1964. — Rainforest treatment. *Unasylva*, 18 (1), 18-28.
- BECH N. J., 1983. — *La durée du cycle sylvigénétique en Forêt de Taï, Côte-d'Ivoire*. Thèse Univ. Wageningen.
- 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 p.
- BROKAW N. V. L., 1982. — The definition of treefall gap and its effects on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 14 (2), 158-160.
- BROKAW N. V. L., 1983. — Treefalls: frequency, timing and consequences. In: E. G. LEIGH, Jr., D. M. WINDSOR & A. S. RAND (eds.), *The ecology of a tropical forest*, Smithsonian Institution Press, Washington D. C., 101-108.
- FLORENCE J., 1981. — *Chablis et sylvigénèse dans une forêt humide sempervirente du Gabon*. Thèse de 3^e cycle, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 261 p.
- HARTSHORN G. S., 1978. — Tree falls and tropical forest dynamics. In: P. B. TOMLINSON & M. H. ZIMMERMANN (eds.), *Tropical trees as living systems*, Cambridge Univ. Press, 617-638.
- HARTSHORN G. S., 1980. — Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, 12 (2), suppl., 23-30.

- HLADIK A., 1982. — Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 3 (3), 373-392.
- HUC R. & ROSALINA U., 1981. — *Chablis and primary forest dynamics in Sumatra*. Biotrop T. F. R. 1-2-2, 13 p., Bogor, Indonésie.
- LANG G. E. & KNIGHT D. H., 1983. — Tree growth, mortality, recruitment and canopy gap formation during a 10-years period in a tropical moist forest. *Ecology*, 64, 1075-1080.
- LEIGH E. G., Jr., 1975. — Structure and climate in tropical rain forest. *Ann. Rev. Ecol. and Syst.*, 6, 67-86.
- LESCURE J. P., PUIG H., RIERA B., LECLERC D., BEEKMAN F. & BENETEAU A., 1983. — La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 4, 237-251.
- LIEBERMAN D., LIEBERMAN M., PERALTA R. & HARTSHORN G. S., 1985. — Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *J. Ecol.*, 73 (3), 915-924.
- NIERSTRASZ E., 1975. — *Clairières et chablis en forêt naturelle*. Rapport ORSTOM Adiopodoumé, 21 p.
- OLDEMAN R. A. A., 1972. — L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. *Adansonia*, sér. 2, 12 (2), 253-265.
- OLDEMAN R. A. A., 1974. — *L'architecture de la forêt guyanaise*. Mémoire ORSTOM, n° 73, ORSTOM, Paris, 204 p.
- OLDEMAN R. A. A., 1979. — Quelques aspects quantifiables de l'arborigenèse et de la sylvigenèse. *Oecol. Plant.*, 14, 289-312.
- POORE M. E. D., 1968. — Studies in Malaysian rain forest. I. The forest of triassic sediments in Jengka forest reserve. *J. Ecol.*, 56, 43-96.
- PUTZ F. E. & MILTON K., 1982. — Tree mortality rates on Barro Colorado Island. In: E. G. LEIGH Jr., D. M. WINDSOR & A. S. RAND (eds.), *Ecology of a tropical forest, Seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., 95-100.
- RIERA B., 1983. — *Chablis et cicatrization en forêt guyanaise (piste de Saint-Élie)*. Thèse de 3^e cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse, 191 p.
- RIERA B., 1986. — A propos des chablis en forêt guyanaise. *Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle*, série A, Zoologie, 132, 109-114.
- ROLLET B., 1969. — *Études quantitatives d'une forêt dense sempervirente de la Guyane vénézuélienne*. Thèse de Doctorat d'État, Faculté des Sciences de Toulouse, 619 p.
- SCHULZ J. P., 1960. — Ecological studies in rain forest in Northern Suriname. *Verhand. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk.*, 2, 53 (1), 1-267.
- TORQUEBIAU M., 1981. — *Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Vera Cruz), Mexique*. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 185 p.
- VOOREN A. P., 1985. — *Patterns in tree and branch-fall in a West African rain forest*. Wageningen Agricultural University, Rapport, 33 p.