

### Resumen

*Se sometió a prueba experimental la presencia de semillas de especies colonizadoras. Se enumeraron más de 60 semillas por m<sup>2</sup> de suelo. Estas reservas están constituidas mayormente por *Cecropia* spp., *Laetia procera*, *Goupia glabra*, y de semillas de *Melastomaceae* las cuales aparecen más tarde. Los bejucos son *Passifloraceae* y *Cucurbitaceae*. Después de cinco meses la mortalidad de las plántulas llega a 14%.*

### Introduction

La végétation pionnière qui apparaît après coupe, culture ou perturbation naturelle de type chablis, est la phase la plus courte du cycle sylvigénétique assurant la reconstitution de la forêt. Por Richards (25) cette reconstitution demande plusieurs siècles en zone tropicale.

Un petit nombre d'espèces arborées caractérise cette végétation Budowski, (5) où dominent quelques familles: Tiliaceae, Euphorbiaceae, Melastomaceae, Solanaceae, Moraceae. . . Whitmore (37).

Certains genres sont communs aux végétations pionnières des trois continents tropicaux: *Croton* (Euphorbiaceae), *Ficus* (Moraceae), *Solanum* (Solanaceae), *Trema* (Ulmaceae), et la vicariance des *Cecropia* américains avec le parasolier d'Afrique *Musanga cecropioides* R. Br. est souvent citée Schnell, (26).

Aubreville (3) parle des espèces de première installation, et van Steenis (27, 28) les définit comme des "biological nomads" qu'il appose aux "stationary species." Pour Mangenot (18) il s'agit de cicatricielles "espèces héliophiles de lisières et de friches".

La phase pionnière n'excède pas dix années pour Budowski (5, 12) qui étudie en détail les successions forestières à Panama et au Costa-Rica: jeune forêt secondaire relayée par une forêt plus âgée. . . jusqu'à la forêt climacique.

\* Reçu pour publication le 15 décembre 1981.

\*\* Laboratoire de Botanique. ORSTOM, Boite Postale 165 97 301 Cayenne Cédex. Guyane Française

Les caractéristiques qu'il en donne peuvent se résumer très brièvement comme suit:

- espèces arborées héliophiles, souvent à grandes feuilles, à croissance rapide (bois tendre), cycle court (mais il y a aussi les pionnières à vie longue), produisant un grand nombre de graines de petite taille.
- herbacées nombreuses.
- lianes représentées par de nombreux individus d'un petit nombre d'espèces.
- épiphytes absents.

Ajoutons avec NG (20) que la germination est épigée, les cotylédons chlorophylliens permettant le développement rapide des plantules.

Les agents disséminateurs de fruits et de graines de ces espèces sont bien connus: oiseaux, chauves-souris et petits mammifères.

— les oiseaux: parmi l'abondante littérature sur ce sujet, citons les travaux de Eisenman (8), Olson et Blum (21), Trero Pérez (30) et Macedo (7). Eisenman dénombre treize espèces se nourrissant à Panama des infrutescences de *Cecropia* spp. On peut constater avec Trero Pérez que "some secondary species in zones perturbed by man probably owe their success to systems of seed dissemination by birds".

— les chauves-souris: en plus de l'excellente monographie de van der Pijl (12), rappelons les travaux de Vázquez-Yanes *et al.* (36) au Mexique, où *Artibeus jamaicensis* se nourrit en abondance de *Cecropia*



*obtusifolia* Bertol., *Piper auritum* H. B. K., *Ficus* spp. et *Solanum* spp.

— les marsupiaux: Eisenman (8) signale la présence de *Philander opossum* dans *Cecropia*; des graines de *Vismia* spp. (Guttiferae) ont été trouvées dans l'intestin de *Marmosa murina* très fréquent à Cabassou, vieille forêt secondaire de l'île de Cayenne (M. Atramentowicz et A. Hladik com. pers.).

Comment expliquer l'apparition rapide de la végétation pionnière après perturbation du milieu? Deux hypothèses sont à envisager:

- 1) les graines sont apportées rapidement après coupe par les disséminateurs naturels,
- 2) les graines préexistent dans le sol de forêt primaire dans l'attente des conditions favorables à leur germination.

La plupart des auteurs s'accordent sur cette dernière hypothèse: la présence de graines d'espèces secondaires dans les sols forestiers est connue et mise en évidence par de nombreux auteurs: Symington (29) en Malaisie, Aubreville (3) en Côte d'Ivoire, Key (13) au Nigeria, Kellman (14) aux Philippines. . .

Ce sont ces expériences que nous avons reprises en Guyane où la forêt sempervirente recouvre encore 90% des 90 000 km<sup>2</sup> du territoire de Granville, (10).

#### Lieu de l'étude

Nos observations ont été conduites à 120 km de Cayenne, près de Sinnamary, au lieu dit *Piste de St Elie*. La forêt climacique est caractérisée par les parles *Lecythidaceae*, *Lecythis*, *Eschweilera*, *Caesalpinia-ceae*, *Eperua*, *Vouacapoua* et les *Rosaceae*, *Licania*, *Couepia* Puig (23). Nous sommes situés à 10 km de la lisière forêt-savanes côtières. (Fig. 1).

La température moyenne est "pratiquement constante au cours de l'année entre 25 et 27°C Boyé et al. (6) in Atlas de la Guyane (4).

La pluviométrie annuelle a varié au cours des trois dernières années entre 3 200 et 3 500 mm. Pour 1979, elle se détaille comme suit, avec une grande saison sèche bien marquée de Septembre à Novembre et une petite saison sèche en Février.

J	F	M	A	M	J	J	A
250	157	521	604	360	324	324	202
	S	O	N	D	Total		
	80	14	99	311	3 240 mm		

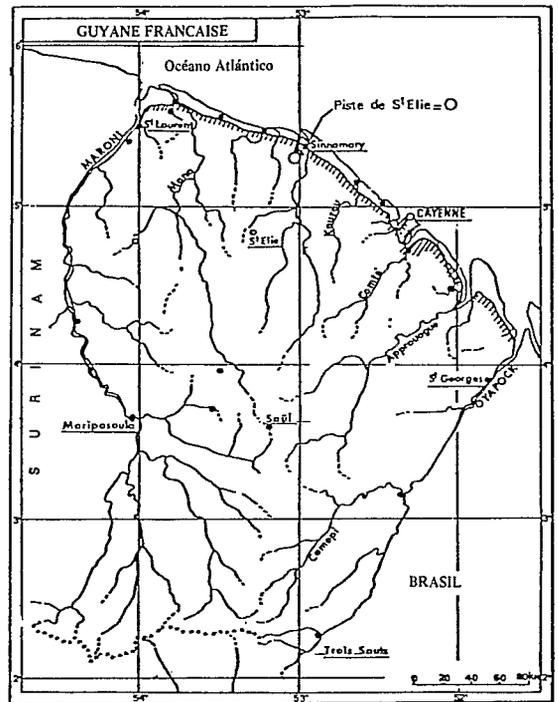


Fig. 1. Carte de la Guyane limite forêt-savane  
Map of French Guiana limit forest-savanna

#### Techniques et méthodes

La mise en évidence des graines d'espèces pionnières est effectuée — soit par comptage direct de graines dans le sol Aubreville (3); Alexandre (1).

- soit en déplaçant de la terre de forêt et après exposition à la lumière et arrosage, observation des germinations (Guevara et Gómez-Pompa, (11); Liew, (16); Holthuijzen et Boerboom (12).

Dans nos expériences, la terre prélevée en forêt (1 m<sup>2</sup> sur 15 cm d'épaisseur) est exposée au centre d'une surface récemment défrichée. Chaque m<sup>2</sup> est divisé en quatre parts recueillies dans des caissons de 50 x 50 x 25 cm; deux d'entre eux sont recouverts d'une fine toile moustiquaire (maille de 1 mm) pour éviter un apport éventuel extérieur de graines et laisser cependant passer pluie et lumière (Fig. 2).

L'expérience est répétée simultanément 5 fois.

L'apparition des germinations est régulièrement suivie pendant cinq mois; chaque individu est graphiquement localisé afin d'en noter la disparition possible.

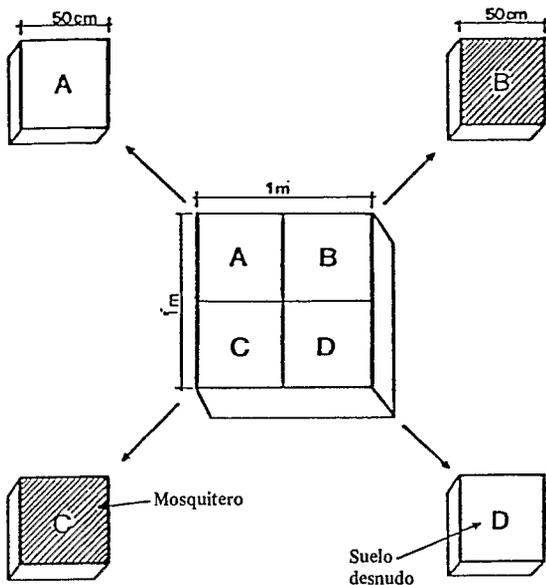


Fig. 2. Dispositif expérimental  
Pattern of the experiment

### Résultats

— il n'existe pas de différence entre les surfaces nues et protégées comme le montre le tableau I. Les quadrats ( $1/4$  de  $m^2$ ) les plus riches, avec respectivement 26 et 27 individus, sont, l'un nu, l'autre recouvert. Le minimum observé, 5 plantules, l'est sur sol nu.

— le nombre de graines stockées est important il dépasse 300, soit environ 60 graines par  $m^2$ . (Fig. 4).

— les premières germinations apparaissent quinze jours à trois semaines après la mise en place de l'expérience et dès le troisième mois, 85% des graines se sont développées. Quelques unes continuent à apparaître au cours du cinquième mois; elles sont localisées aux surfaces protégées où la moustiquaire assure une protection efficace contre les insectes (fourmis).

Tableau 1: Germination des graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire ( $5 m^2$ ).

	18 j.	1 mois	2 mois	3 mois	4 mois	5 mois
sol nu ( $2.5 m^2$ )	29	63	96	122	134	134
sol moustiquaire ( $2.5 m^2$ )	31	64	119	143	157	168
total	60	127	215	265	291	302

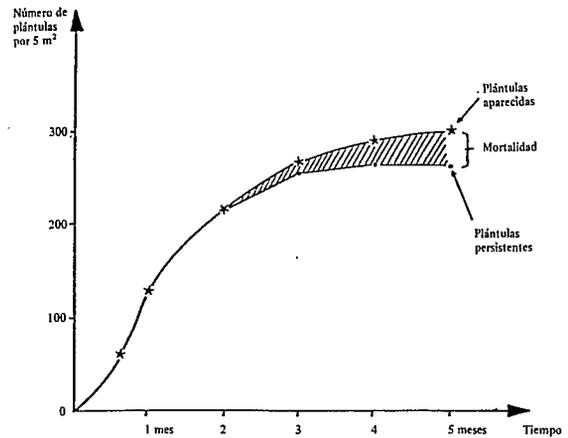


Fig. 4. Apparition et maintien des plantules.  
Apparition and persistence of the seedlings.

— l'inventaire floristique est établi (Tableau II) en séparant les arbres et arbustes des lianes et des herbacées. La détermination spécifique des deux "boiscanons", *Cecropia obtusifolia* Tréc. et *C. sciadophylla* Mart. est délicate dans ces jeunes stades, aussi le genre seul est-il retenu. Les Melastomaceae non détaillées, développent plusieurs genres, *Loreya*, *Minonia*, *Bellucia*. . . Ce relevé correspond bien à ce que nous connaissons de la floristique des recrûs de cette zone où abondent les *Cecropia* (Moraceae), Melastomaceae, *Vismia* spp. (Guttifereae) *Laetia procera* Eichl. (Flacourtiaceae) et *Goupia glabra* Aubl. (Celastraceae) Mermet (19); Prevost (22).

Tableau 2: Inventaire floristique des plantules après cinq mois d'expérience ( $5 m^2$ ).

Arbres et arbustes		
<i>Cecropia</i> spp	156	
Melastomaceae	64	
<i>Laetia procera</i> Eichl.	18	
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	16	
Rubiaceae	5	
<i>Protium</i> sp.	4	
<i>Vismia</i> spp.	3	
Annonaceae (Xylopia?)	3	
<i>Solanum asperum</i> Rich.	2	
indéterminés	10	281 individus
Lianes		
<i>Passiflora coccinea</i> Aubl.	5	
<i>Passiflora vespertilio</i> L.	1	
Cucurbitaceae	1	7 individus
Herbacées		
<i>Costus</i> sp.	9	
Cyperaceae (Diplasia?)	3	
Marantaceae	2	14 individus
Total		302 individus

— les lianes et herbacées ne représentent que 7% des individus (Tableau II). Les lianes sont des Passifloraceae, *Passiflora coccinea* Aubl., *P. vespertilio* L. et une Cucurbitaceae. Les herbacées sont des *Costus* (Zingiberaceae), Cyperaceae avec le genre *Diplasia* et des Marantaceae.

— les germinations apparaissent progressivement pendant cinq mois (Fig. 3): on assiste à l'explosion des *Cecropia* qui développent en deux mois les 2/3 de leurs plantules; *Laetia procera* et *Goupia glabra*, bien que moins nombreux, sont également à germination rapide. Les Melastomaceae au contraire sont lentes à germer et ne deviennent abondantes qu'après trois et quatre mois; leurs germinations continuent à apparaître au cours du cinquième mois.

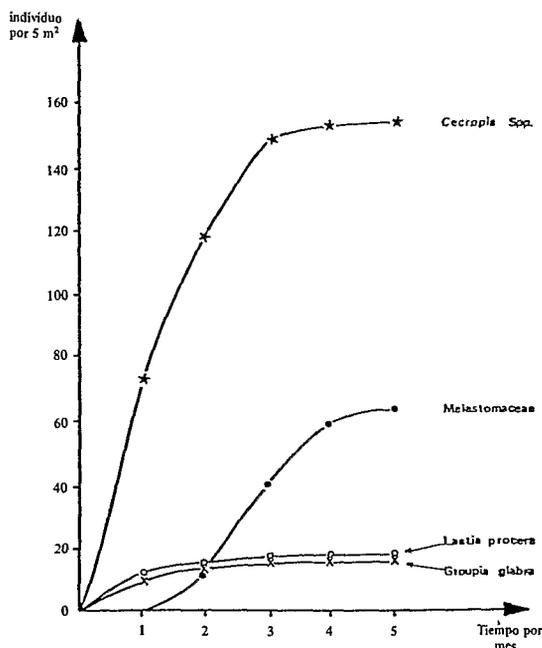


Fig. 3. Apparition des plantules  
Apparition of the seedlings

— le taux de mortalité des germinations et plantules n'est pas négligeable puisqu'il atteint 14% (41 individus sur 302); il est particulièrement élevé pour les surfaces demeurées nues (Tableau III). La mortalité affecte *Cecropia* (149 persistent sur 156) et surtout les Melastomaceae (40 sur 64). Il peut s'agir des résultats d'une prédation (fourmis observées), d'une compétition déjà intense à ce stade, mais peut être aussi d'une réaction à une période sèche marquée. Le cinquième mois de l'expérience correspond au mois d'Octobre où la pluviométrie n'est que de 14 mm.

Tableau 3: Mortalité des plantules après cinq mois d'expérience.

	sol nu (2.5 m <sup>2</sup> )	sol moustiquaire (2.5 m <sup>2</sup> )
Nombre de plantules développées	134	168
Nombre de plantules présentes	106	155
Mortalité	28	13
%	20	8
%moyen		14

## Discussion

Nos observations en Guyane ne font que confirmer la présence de graines d'espèces pionnières dans les sols de forêt primaire Symington (29), Keay (13), Guevara et Gómez-Pompa (11), Liew (16).

En Côte d'Ivoire, Aubréville (3) dénombre sur 4 m<sup>2</sup> 498 graines de parasolier (*Musanga cecropioides*) qui "attendent le surchauffement que produit l'insolation après découvert, pour germer".

Pour *Trema guineensis* Ficalho, Alexandre (1) observe une densité moyenne de l'ordre de 300 par m<sup>2</sup> "avec, localement, des densités dix fois plus fortes".

Tout récemment au Surinam, Holthuizen et Boerboom (12) recensent 73 graines de *Cecropia* spp. par m<sup>2</sup> dans les deux premiers centimètre du sol plus l'humus et démontrent que la viabilité de ces graines dépasse quatre années.

Les graines des espèces nomades sont considérées comme dormantes dans le sol Budowski (5), Whitmore (37), Ketelaars et Budelman (15).

De nombreuses expériences ont montré le rôle de la lumière (quantité et surtout qualité du spectre) et de la température dans la levée de dormance des espèces de végétation secondaire Vázquez-Yanes (32, 33, 34, 35).

Bien que pour NG (20) "the dormancy is not particularly characteristic of pioneer species in the humid tropics", on constate qu'il s'agit là, d'un critère primordial, les graines conservant leurs potentialités en attendant les conditions favorables à leur germination.

L'apport exogène de graines est difficile à quantifier. Cheke *et al.* (7) montre que la distance entre les porte-graines et les germinations de quelques espèces pionnières en Thaïlande, peut atteindre 175 m et qu'à 20 cm de profondeur il existe encore des graines viables. Ils peuvent conclure: "the observed input rate of fresh seral tree seeds is very low compared with the stock of viable seeds in the soil, suggesting that the latter has built up over a period of years".

Pour notre part, nous avons observé, dans de jeunes recrûs de 18 mois à 2 ans, des graines de *Solanum* spp. sur des feuilles de *Goupia glabra*, *Laetia procera* et *Vismia* spp.; aucun arbre à proximité n'a pu servir de perchoir à des oiseaux. Les graines sont déposées au hasard par les oiseaux survolant cette surface en régénération. La pose de paniers collecteurs de graines au milieu d'une zone récemment défrichée nous a permis de récupérer en quelques semaines un petit nombre de graines de *Solanum* spp.

Les graines déposées sur les feuilles, entraînées par les pluies, se retrouvent sur le sol où, recouvertes peu à peu par l'humus, elles augmentent et renouvellent le stock. Il est vraisemblable que de tels phénomènes se produisent en forêt primaire; il faudrait cependant le prouver.

### Conclusion

Plus de 300 graines d'espèces pionnières sont dénombrées dans 5 m<sup>2</sup> de sol en forêt dense guyanaise. 93% sont des arbres et arbustes, la majorité étant constituée par *Cecropia* spp. des Melastomaceae, *Laetia procera* et *Goupia glabra*.

Les lianes et les herbacées sont représentées par 21 plantules: Passifloraceae et Cucurbitaceae pour les premières, Zingiberaceae, Cyperaceae et Marantaceae pour les dernières.

Toutes ces espèces n'apparaissent pas d'une façon synchrone: à l'explosion des "bois-canon" (*Cecropia*) succèdent les Melastomaceae qui apparaissent encore le cinquième mois de l'expérience. *Laetia procera* et *Goupia glabra* sont également à germination rapide.

La mortalité est importante, atteignant 14% à la fin des observations: elle peut s'expliquer par une certaine compétition entre les individus, par l'intervention de prédateurs que nous avons pu observer à l'oeuvre (fourmis), mais aussi comme une réaction à la sécheresse, la pluviométrie n'ayant pas dépassé 14 mm le dernier mois de l'étude.

Des observations plus longues, sur des surfaces plus grandes peuvent maintenant être envisagées: démographie des plantules (niveau de la population) et étude plus précise de certaines espèces pionnières (niveau spécifique) qui pourraient s'avérer utiles. On connaît en Amérique Centrale le rôle joué par le balsa, *Ochroma lappopus* Swartz Bombacace (Bombacaceae) et par *Cordia alliodora* (Ruiz et Pav.) (Boraginaceae) Tschinkel (31), Vázquez-Yanes (32), et en Asie par le Laran tree *Anthocephalus chinensis* (Lamk.) Rich. ex Walp. (Rubiaceae) Fox (9), Whitmore (37).

En Guyane, le goupî *Goupia glabra* (Celastraceae) intéresse les forestiers mais supporte mal la compétition avec les autres espèces à croissance rapide (*Cecropia* et *Laetia*) au cours des premières années de la régénération.

Devant la diminution rapide des surfaces occupées par les forêts denses tropicales Raven (24), on constate un regain d'intérêt pour ces végétations secondaires encore peu étudiées.

### Résumé.

La présence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire est testée expérimentalement en Guyane. On dénombre plus de soixante graines par m<sup>2</sup>. Ce stock est en grande partie constitué par *Cecropia* spp., *Laetia procera*, *Goupia glabra* et par des Melastomaceae qui apparaissent plus tardivement. Les lianes sont des Passifloraceae et Cucurbitaceae; les herbacées des Zingiberaceae Cyperaceae et Marantaceae. La mortalité atteint 14% en cinq mois.

**Mots-clés.** Espèces pionnières, graines, dormance, mortalité, Guyane.

### Summary

The presence of seeds of pioneer species in the forest soil has been tested experimentally in French Guiana. More than sixty study seeds were counted in one square meter. This seedbank is mainly made up of *Cecropia* spp., *Laetia procera*, *Goupia glabra* and of Melastomaceae which appeared later on. Vines are Passifloraceae and Cucurbitaceae, herbaceous species Zingiberaceae, Cyperaceae and Marantaceae. Mortality of seedlings reaches 14% after five months.

### Key-words

Pioneer species, seeds, dormancy, mortality, French Guiana.

## Bibliographie

1. ALEXANDRE, D. Y. — Observations sur l'écologie de *Trema guineensis* en basse Côte d'Ivoire. Cah. ORSTOM, sér. Biol., 13(3):261-266. 1978.
2. ATLAS DE LA GUYANE. — Collection des Atlas des Départements d'Outre-Mer. Coédition CNRS/ORSTOM, Paris. 1979. 39 planches couleurs, notices et légendes.
3. AUBREVILLE, A. — Les brousses secondaires en Afrique Equatoriale. Bois et Forêts des Tropiques. 2:24-35. 1947.
4. BOYÉ, M., G. CABAUSSEL, Y. PERROT. — Climatologie, In Atlas de la Guyane. Coédition CNRS/ORSTOM, Paris. 1979.
5. BUDOWSKI, G. — Studies on forest succession in Costa Rica and Panama. Thesis Yale University, USA, 1961. 189 p.
6. BUDOWSKI, G. — The distinction between old secondary and climax species in tropical central american lowland forests. Tropical Ecology. 11(1):44-48. 1970.
7. CHEKE, A. S., W. NANAKORN & C. YANKOSES. — Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of a primary tropical rain forest in northern Thailand. Biotropica. 11(2):88-95. 1979.
8. EISENMAN, E. — Favorite foods of neotropical birds, flying termites and *Cecropia* catkins. Auk., 78:636-638. 1961.
9. FOX, J. E. D. — *Anthocephalus chinensis*, the Laran Tree of Sabah. Economic Botany. 25(3):221-233. 1971.
10. GRANVILLE, J. J. de. — Les divers types de couverture végétale en Guyane. Quelques aspects de leur exploitation. ORSTOM Cayenne. Rapport multig., 1980. 31 p.
11. GUEVARA, S. S. et A. GOMEZ-POMPA. — Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. J. Arnold Arb., 53(3):312-325. 1972.
12. HOLTHIJZEN, A. M. A. et J. H. A. BOERBOOM. — Experiments on the *Cecropia*-seedbak of the Surinam lowland rain forest (sous-pressé). 1980.
13. KEAY, R. W. J. — Seeds in forest soils. Nigerian Forestry Information Bulletin, N. S., No. 4. 1960.1-12.
14. KELLMAN, M. C. — Secondary plant succession in tropical montane Mindanao. Research School for Pacific Stud., Austral. Nat. Univ., Publication BG/2, 1970. 174 p.
15. KETELAARS, J. J. M. H. et A. BUDELMAN. — Anthropogene vegetaties in het Brokopondo District, Suriname. Vakgroep Plantensyst. en Geografie. Wagenigen, 1976. 99 p.
16. LIEW, T. C. — Occurrence of seeds in virgin forest top soil with particular reference to secondary species in Sabah. Malay. For., 36(3):185-193. 1973.
17. MACEDO, M. — Dispersão de plantas lenhosas de uma Campina Amazonica. Acta Amazonica, 7(1), suplemento, 1977. 1-69.
18. MANGENOT, G. — Etudes sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. Etudes Eburnéennes. 4:5-61. 1955.
19. MERMET, L. — Faciès de jeune recrû forestier en Guyane Française. ORSTOM Cayenne, rapport multig. 1978. 30 p.
20. NG, F. S. P. — Strategies of establishment in Malayan forest trees. In Tropical Trees as Living Systems, TOMLINSON and ZIMMERMANN ed., Cambridge University Press, 1978. 129-262.
21. OLSON, S. L. and K. E. BLUM. — Notes on avian dispersal of plants in Panama. Ecology, 49:565-566. 1968.
22. PRÉVOST, M. F. — Recrû des trois ans après coupe de type papetier. ORSTOM Cayenne, rapport multig., 1979. 9 p.
23. PUIG, H. — Productivité de la forêt primaire guyanaise: état d'avancement des travaux. Bul. liaison du groupe de travail sur l'écosystème forestier guyanais. 2:49-53. 1979.
24. RAVEN, P. H. — Perspectives in tropical Botany. Ann. Miss. Bot. Gard., 64(4):746-748. 1977.
25. RICHARDS, P. W. — The tropical rain forest. Cambridge University Press. 1952. 450 p.

26. SCHNELL, R. — Le problème des homologues phytogéographiques entre l'Afrique et l'Amérique tropicale. Mémoires Muséum Paris, Bot., 11(2):137-242. 1961.
27. STEENIS, C. G. G. H. van. — De biologische nomaden-theorie. Vakblad voor Biologen. 8:165-173. 1956.
28. STEENIS, C. G. G. H. van. — Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. In Proceedings Kandy Symposium, UNESCO. 1958. 212-218.
29. SYMINGTON, C. F. — The study of secondary growth on rain forest sites in Malaya. Malay. For., 2:107-117. 1933.
30. TRERO PEREZ, L. — Diseminación de semillas por aveces en "los tuxlas" Ver. In Regeneración de selvas; Gómez-Pompa and Vázquez-Yanes ed. Mexico, 1976. 447-470.
31. TSCHINKEL, H. M. — Algunos factores que influyen en la regeneración natural de *Cordia alliodora* (Ruiz and Pav.) Cham. Turrialba. 15(4):317-324. 1965.
32. VAZQUEZ-YANES, C. — Studies on the germination of seeds of *Ochroma lagopus* Swartz. Turrialba. 24(2):176-179. 1974.
33. VAZQUEZ-YANES, C. — Seed dormancy and germination in secondary vegetation tropical plants: the role of light. Comp. Physiol. Ecol., 1(1):30-34. 1976.
34. VAZQUEZ-YANES, C. — Germination of a pioneer tree (*Trema guineensis* Ficalho) from equatorial Africa. Turrialba. 27(3):301-302. 1977.
35. VAZQUEZ-YANES, C. — Light quality and seed germination in *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* from a tropical rain forest in Mexico. Phytón, 38(1):33-35. 1980.
36. VAZQUEZ-YANES, C., A. OROSO, G. FRANÇOISE and L. TREJO. — Some observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region. Biotropica. 7:73-76. 1975.
37. WHITMORE, T. C. — Tropical rain forest of the Far east. Clarendon Press, Oxford, 1975. 282 p.