

ZOOCHORIE ET PREMIERS STADES
DE LA REGENERATION NATURELLE APRES COUPE
EN FORET GUYANAISE

H. DE FORESTA *, P. CHARLES-DOMINIQUE **, Ch. ERARD ***
et M.F. PRÉVOST ****

Laboratoire d'Ecologie Tropicale (ECOTROP), C.N.R.S.

En forêt tropicale humide, les premières années de la régénération naturelle après un défrichement sont marquées, après une phase herbacée de courte durée, par l'envahissement rapide et le développement d'arbres et arbustes appartenant à un nombre d'espèces relativement faible. Ces espèces, dites « pionnières », très peu abondantes en forêt primaire en raison de leurs exigences vis-à-vis de la lumière, présentent en commun un ensemble de caractéristiques qui les opposent aux espèces plus typiquement forestières (Van Steenis, 1956 ; Budowski, 1965 ; Whitmore, 1975, 1983 ; Gomez-Pompa et Vasquez-Yanes, 1976 ; Bazzaz et Pickett, 1980 ; Vasquez-Yanes, 1980) : héliophilie dès la germination, croissance rapide, durée de vie généralement brève, architecture caractérisée par la dominance des modèles de Roux et Rauh (de Foresta, 1983) et par l'absence de réitération adaptative (Hallé *et al.*, 1978 ; de Castro e Santos, 1980), production d'un très grand nombre de petites graines dispersées par le vent ou les vertébrés frugivores. Depuis les travaux de Symington (1933), en Malaisie, de nombreuses études concernant la régénération en forêt tropicale humide ont été réalisées (cf. la synthèse bibliographique de Whitmore, 1983). D'autres travaux portent sur la dissémination d'une espèce ou d'un groupe d'espèces affines par les animaux (p. ex. Greenhall, 1965 ; McDiarmid *et al.*, 1977, Howe et van de Kerckhove, 1979, 1981) ou sur le rôle disséminateur des vertébrés frugivores (p. ex. van der Pijl, 1957 ; Snow, 1966 ; Alexandre, 1978 ; Lieberman *et al.*, 1979 ; Greenberg, 1981).

L'originalité du travail présenté ici, qui fait suite à l'étude réalisée dans une forêt secondaire de l'île de Cayenne (Charles-Dominique *et al.*, 1981), est d'étudier à la fois la dissémination des espèces végétales et le rôle disséminateur des vertébrés frugivores, en les intégrant aux processus de dynamique

* ECOTROP, C.N.R.S. et Laboratoire de Botanique, 162, rue Auguste-Broussonet, 34000 Montpellier.

** ECOTROP, C.N.R.S. et Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

*** ECOTROP, C.N.R.S. et Laboratoire de Zoologie, Mammifères et Oiseaux, Muséum National d'Histoire Naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris.

**** Centre ORSTOM, B.P. 165, 97323 Cayenne Cedex.



successionnelle associés à la régénération naturelle après coupe. Cette étude, commencée en janvier 1981, a été réalisée en Guyane dans le cadre de l'A.T.P. (C.N.R.S. - D.G.R.S.T.) « Ecosystèmes forestiers » et d'un programme du Laboratoire ECOTROP (C.N.R.S.) qui réunissaient 4 botanistes et 4 zoologistes (1). S'agissant d'un article de synthèse, nous avons préféré ne pas alourdir le texte par l'exposé des techniques d'études dont le lecteur trouvera le détail dans les publications suivantes : Charles-Dominique (en prép.) ; Charles-Dominique et Cooper (sous presse) ; Cooper et Charles-Dominique (sous presse) ; de Foresta (1981, 1983 a et b et sous presse) ; de Foresta et Prévost (en prép.) ; Prévost (1981, 1982 a et b).

I. — PRESENTATION DU SITE D'ETUDE

Ce travail a été réalisé dans une zone de forêt dense sur petites collines et plateaux d'altitude (40-50 m) et de pente (20-30 %) faibles, à 20 km environ de Sinnamary, dans la région de la piste de Saint-Elie (5° 30' N ; 53° W, Fig. 1).

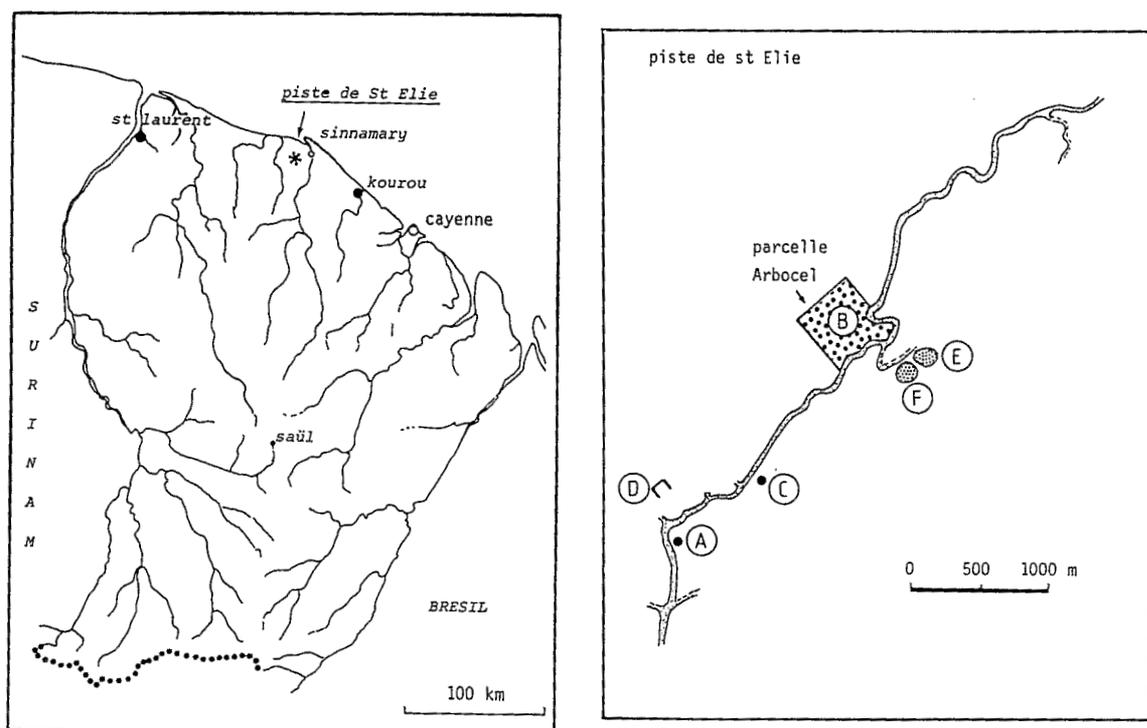


Figure 1 : Situation du lieu d'étude.

Constamment chaud — température moyenne annuelle 26° C — et humide — humidité moyenne mensuelle comprise entre 80 et 90 % —, le climat en Guyane est caractérisé par l'alternance d'une saison sèche marquée d'en-

(1) Ce travail représente un volet complémentaire du vaste programme ECEREX-D.G.R.S.T. (ECologie-ERosion-EXpérimentation) auquel participaient des spécialistes de différentes disciplines : pédologie, hydrologie, bioclimatologie, agronomie, foresterie, botanique, biologie du sol (ORSTOM-CTFT-INRA-MUSEUM).

viron 3 mois, centrée sur septembre-octobre, et d'une saison des pluies sur le reste de l'année, coupée généralement en février, mars ou avril par une petite saison sèche d'environ 1 mois (Boye *et al.*, 1979). Dans la zone d'étude, des pluviographes installés depuis 1977 dans le cadre de l'opération ECEREX (cf. Sarrailh, 1980) permettent d'estimer les précipitations moyennes annuelles à 3 450 mm, réparties sur 254 jours de pluies (Lescure *et al.* 1983).

Le sol sur schiste est ferrallitique, de fertilité chimique faible (Blanca-neaux, 1979), caractérisé par sa répartition en 2 types de drainage vertical libre et drainage vertical bloqué ; ce dernier, associé à une dynamique superficielle et latérale de l'eau dans le sol est lié à un enracinement de surface des arbres en forêt primaire (Humbel, 1978) ; ses caractéristiques physiques ont été fortement perturbées par un défrichement mécanisé utilisant des engins lourds qui a accentué la sécheresse du sol en saison sèche et l'engorgement en saison des pluies (Boulet, 1978 ; Boulet *et al.*, 1979).

La forêt, considérée comme primaire (Lescure *et al.*, 1983) fait partie intégrante du bloc forestier qui s'étend sur plus de 90 % du territoire guyanais (Guyane française : 90 000 km² ; de Granville, 1979). Sa voûte irrégulière s'étend à 25-30 m de haut, ponctuée d'arbres émergents atteignant 45-50 m (Fig. 2). Elle est dominée floristiquement par les Lecythydaceae, Caesalpinia-ceae et Chrysobalanaceae, qui rassemblent 62 % des arbres de DBH supérieur à 20 cm (Lescure *et al.*, 1983 ; Sabatier, 1983), et par les Violaceae, Annonaceae et Myristicaceae qui regroupent la majeure partie des arbres du sous-bois (Puig, 1979).



Figure 2. — Aspect de la forêt primaire sur la piste de Saint-Elie en bordure d'un défrichement.

La végétation pionnière est composée d'une bande d'environ 20 m de large de chaque côté de la piste de Saint-Elie qui fut ouverte en 1973, ainsi que d'un petit nombre de parcelles expérimentales défrichées récemment dans le cadre de l'opération ECÉREX (Sarrailh, 1980) et situées au voisinage immédiat de la piste. Six parcelles en régénération naturelle après coupe ont été plus particulièrement étudiées (Fig. 1) :

— une parcelle de 0,1 ha située au sein de la végétation pionnière du bord de piste (âgée de 10 ans en 1983 = A) ;

— une parcelle de 25 ha (ARBOCEL), coupée et partiellement brûlée en 1976 (de Foresta, 1981, 1983 ; Maury, 1982 a et b) ; cette parcelle représente la plus grande zone défrichée de la région, et constitue pour cette raison le point central de notre étude (âgée de 7 ans en 1983 = B) ;

— une parcelle de 0,16 ha, isolée en forêt primaire, à une centaine de mètres de la piste, défrichée en 1978 (âgée de 5 ans en 1983 = C) ;

— une parcelle de 0,25 ha, isolée en forêt primaire à environ 500 m de la piste, défrichée en 1980 (âgée de 3 ans en 1983) à l'occasion d'une étude de phytomasse (Lescure *et al.*, 1983 = D) ;

— un bassin versant de 1,6 ha, défriché fin 1980 et laissé en régénération naturelle (âgé de 3 ans en 1983 = E) ;

— un autre bassin versant, d'une surface d'environ 16 ha, défriché en 1981 (âgé de 2 ans en 1983 = F) pour y établir un abattis traditionnel expérimental (Gely, 1983).

Les inventaires floristiques effectués dans ces parcelles montrent que le recrû est dominé dans la région par un petit nombre d'espèces pionnières arborées : malgré l'hétérogénéité de la parcelle ARBOCEL, à 3 ans et demi, 15 espèces seulement (soit 13 % du total des espèces présentes) regroupaient 85 % de l'effectif des arbres (DBH > 1 cm) (de Foresta, 1981, 1983). Leurs principales caractéristiques ainsi que celles des dix autres espèces pionnières les plus fréquentes, sont résumées dans le Tableau I.

II. — VERTEBRES FRUGIVORES ET DISSEMINATION DES ESPECES PIONNIERES : CHIROPTEROCHORIE ET ORNITHOCHORIE

En Guyane, 93 % des espèces pionnières produisent des fruits de type zoochore (Prévost, 1983), contenant des graines de petite taille qui transitent par le tube digestif des vertébrés disséminateurs (endozoochorie). En raison de leur fructification de type « étalé » — maturation par petites quantités à la fois, mais pendant de longues périodes — seules de petites espèces de vertébrés se contentant de faibles quantités de fruits peuvent exploiter les espèces pionnières de façon énergétiquement « rentable ». Si de plus grosses espèces visitent les arbres pionniers en fruits, ce n'est qu'occasionnellement, comme le signale Roosmalen (1980) à propos du singe *Ateles* et des *Cecropia*. Le grand nombre de petits vertébrés frugivores compense largement les faibles consommations individuelles et entraîne une dispersion des graines par petites quantités à la fois mais de façon régulière en de nombreux points (Charles-Dominique *et al.*, 1981).

Comparées à celles de plus forte taille, les petites espèces de vertébrés ont des déplacements moins coûteux sur le plan énergétique (Wunder, 1975 ; Karassov, 1981) et des populations à renouvellement plus rapide. Il y a donc

les plus abondantes dans la région de la piste de Saint-Elie.

Colonne 1 — abondance : a) = effectifs relatifs (%) sur la parcelle ARBOCEL (25 ha) à 3,5 ans.

b) = indice d'abondance intégrant nos observations sur l'ensemble des végétations pionnières étudiées.

+ = peu abondant ; +++ = très abondant.

Colonne 5 — type de fruits : poly A = polyakène ; b = baie ; c = capsule ; d = drupe ; f = follicule.

Colonne 7 — agent disséminateur : C.S. = Chauve-souris ; O. = Oiseaux.

	Abondance		Durée de vie (années)	Entrée en fructific. (années)	Hauteur max. (m)	Type de fruit	Taille des graines (mm)	Principal agent disséminateur
	a	b						
MORACEAE								
<i>Cecropia obtusa</i> Tréc.	20,4	++++	25-30	3-4	25-30	poly A	< 2	C.S. (+ O)
<i>Cecropia sciadophylla</i> Mart.	6,9	+++	25-30	4-5	25-30	poly A	< 2	O
HYRERICACEAE								
<i>Vismia sessilifolia</i> (Aubl.) DC.	7,4	+++	25-30	3	20-25	b	< 2	C.S.
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Choisy	4,9	+++	25-30	3	20-25	b	< 2	C.S.
<i>Vismia latifolia</i> (Aubl.) Choisy	0,8	+++	25-30	3	20-25	b	< 2	C.S.
SOLANACEAE								
<i>Solanum subinerme</i> Jacq.	7,3	+++	3-4	1	4-6	b	2 à 5	C.S.
<i>Solanum rugosum</i> Dun.	3,8	+++	3-4	1	4-6	b	2 à 5	C.S.
<i>Solanum argenteum</i> Poir.	2,0	+++	5	1	5-10	b	2 à 5	O
<i>Solanum asperum</i> L.C. Rich.	-	++	3-4	1	4-6	b	< 2	C.S.
<i>Solanum surinamense</i> Steud.	-	++	5	1	5-10	b	2 à 5	C.S.
CELASTRACEAE								
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	7,9	+++	> 100	?	35-40	b	< 2	O
FLACOURTIACEAE								
<i>Laetia procera</i> (P. et E.) Eichl.	5,6	+++	> 100?	?	30-35	c?	2 à 5	O
ANNONACEAE								
<i>Xylopia nitida</i> Dun.	3,0	+++	50?	?	25-30	f	2 à 5	O
<i>Rollinia resinosa</i> Spruce ex Benth.	-	++	15-20?	3	10-15?	b	2 à 5	?
RUBIACEAE								
<i>Palicourea guianensis</i> Aubl.	4,9	+++	15-20	2-3	15-20	d	2 à 5	O
<i>Palicourea crocea</i> (Sw.) E. et S.	-	++	10-15	2-3	5-10	d	2 à 5	O
<i>Isertia spiciformis</i> DC.	5,3	+++	15-20	2-3	10-15	d	< 2	O
<i>Isertia coccinea</i> (Aubl.) Gmel.	-	++	15-20	2-3	15-20	d	5 à 10	O
MELASTOMACEAE								
<i>Loreya mespiloides</i> Miq.	2,6	+++	10-15	3-4	5-10	b	< 2	O + Marsup.
<i>Miconia fragilis</i> Naud.	1,5	+++	25-30	7-8	25-30	b	< 2	O
<i>Miconia tschudyoides</i> Cogn.	-	++	15-20?	7-8	10-15?	b	< 2	O
<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	-	++	> 50	7-8	25-35	b	2	O
MALPIGHIACEAE								
<i>Byrsonima densa</i> (Poir.) DC.	-	++	25-30?	5-6	25-30?	d	2 à 5	O
BIGNONIACEAE								
<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.) D. Don	-	+	> 50	?	30-35	f	> 20	Vent
VERBENACEAE								
<i>Aegiphila villosa</i> (Aubl.) Gmel.	-		15-20	3-4	5-10	b	2 à 5	O

correspondance entre les productions fruitières des végétations pionnières et les populations de vertébrés associés qui exploitent quotidiennement la quasi totalité des fruits arrivant à maturité. Nous avons ainsi toujours eu des difficultés à collecter des fruits mûrs d'espèces pionnières en raison de leur consommation régulière, parallèle à leur production. Comparativement, beaucoup d'espèces endozoochores de forêt primaire ne sont pas exploitées avec la même efficacité, une proportion plus ou moins importante de leurs fruits tombant au sol.

Les diverses spécialisations de fruits d'espèces pionnières

Nos observations sur la consommation des fruits en végétation pionnière mettent en évidence deux types majeurs de spécialisation : la chiroptérochorie qui concerne 30 % des espèces et l'ornithochorie qui concerne 60 % des espèces, à côté d'autres types beaucoup moins fréquents (pourcentages calculés à partir des données de Prévost, 1983).

— Dans le cas de la chiroptérochorie, les fruits sont des baies de couleur verte à maturité, donc cryptiques (Cooper et Charles-Dominique, sous presse) et pouvant dégager une odeur caractéristique (*Piper* spp., *Cecropia obtusa*). La partie comestible est parfois protégée par une enveloppe relativement coriace (péricarpe des *Solanum*) nécessitant l'intervention des dents pour leur ouverture. La pulpe et les graines, toujours de petite taille (< 5 mm) sont généralement intimement liées par une substance plus ou moins collante et onctueuse (*Solanum*, *Vismia*), mieux adaptée à la déglutition par un mammifère que par un oiseau du fait de la structure anatomique de leur langue. Ces fruits ont des positions diverses, qui toutes favorisent la cueillette au vol par les chauves-souris : érigés au-dessus du feuillage (*Solanum asperum*, *S. rugosum*, *Piper* spp.), pendants sous les branches (*S. surinamense*, *Cecropia obtusa*) ou en périphérie des masses foliaires (*Vismia*, *S. subinerme*). Ce « syndrome » des fruits chiroptérochores a été décrit pour la première fois par van der Pijl (1957) et discuté depuis par plusieurs auteurs. Il semble, d'après les données de Thomas (1982), moins évident en Afrique. A ce type chiroptérochore peuvent être rattachés quelques fruits qui en diffèrent par leur situation moins dégagée par rapport au feuillage (*Bellucia grossolarioides*, *Passiflora coccinea*, *P. glandulosa* : ces deux dernières espèces sont des lianes cauliflores abondantes en végétation pionnière). Ce sont des petits mammifères grimpeurs comme par exemple le marsupial *Caluromys philander* qui consomment ces fruits et dispersent leurs graines (Atramentowicz, 1982).

— Dans le cas de l'ornithochorie, les fruits sont de couleur vive à maturité, offrant ainsi un très bon contraste avec le feuillage. Ces colorations peuvent être simples, composées ou parfois même associées à des signaux visuels colorés affectant les tiges et les bractées (Cooper et Charles-Dominique, sous presse). Le plus souvent sphériques et de petite taille, ces fruits — baies et drupes pour la plupart — peuvent être avalés tels quels par les oiseaux (*Miconia*, *Goupia*, *Isertia*, *Palicourea*, *Fagara*, *Trema*). S'ils sont trop gros pour être avalés directement, ou s'ils sont de type capsulaire, les oiseaux les picorent, prélevant des fragments facilement détachables (*Cecropia sciadophylla*) ou simplement les graines entourées de pulpe (*Solanum stramonifolium*, *S. argenteum*, *Laetia procena*). Ces fruits ont des positions variées, mais sont toujours directement accessibles à partir des rameaux.

Alors que les chauves-souris frugivores sont strictement inféodées aux

fruits de type chiroptérochore, certaines espèces d'oiseaux généralistes ne se limitent pas aux fruits de type ornithochore. Par exemple, *Ramphocelus carbo* (Thraupinae) consomme quelques fruits de *Piper* sp. et de *Solanum rugosum* après les avoir tâté du bec pour en éprouver le degré de maturité. Toutefois l'impact de cette consommation diurne est faible : 7 % pour *Piper* sp., 6 % pour *Solanum rugosum*, 17 % pour *Cecropia obtusa*. Dans le cas de *C. obtusa*, les chauves-souris repèrent les infrutescences mûres (à l'odorat ou peut-être par l'intervention du sonar ?) et prélèvent en vol les parties comestibles ; les oiseaux visitent les infrutescences déjà entamées ce qui implique un repérage visuel, et ce, surtout en fin de journée, quand de nouveaux fruits ont eu le temps de mûrir après les prélèvements nocturnes (Charles-Dominique et Cooper, sous presse).

De la même façon, certains mammifères généralistes, comme les marsupiaux, peuvent inclure dans leur régime alimentaire des fruits très variés, en particulier certaines espèces typiquement ornithochores. Enfin, certains fruits (*Loreya mespiloides*) qui associent à la fois des signaux visuels (changement de couleur à maturité) et olfactifs, sont consommés par une grande variété d'animaux, oiseaux le jour, et petits mammifères (Marsupiaux, Rongeurs...) la nuit.

Ces spécialisations des fruits, qui attirent préférentiellement certains groupes de vertébrés présentant des particularités comportementales, ont des conséquences importantes sur les modalités de la dissémination. La différence essentielle entre l'ornithochorie et la chiroptérochorie réside dans le fait que la défécation a principalement lieu à partir d'un perchoir pour les oiseaux, et en vol pour les chauves-souris.

La dissémination des espèces pionnières par les chauves-souris

Sur le site d'étude, les chiroptères frugivores ne comptent qu'un petit nombre d'espèces (20), dont quatre seulement sont vraiment abondantes en végétation pionnière (Tableau II). Contrairement à beaucoup d'oiseaux qui avalent les fruits directement sur l'arbre, les chauves-souris frugivores Phyllostomatidae les cueillent au vol. Chaque individu choisit une « branche d'alimentation » particulière, permettant de surveiller l'environnement et les prédateurs éventuels (Fenton et Fleming, 1976 ; Fenton *et al.*, 1977 ; Heithaus et Fleming, 1978 ; Morrison, 1978 a, 1978 b, 1980 ; Howe, 1979 ; Charles-Dominique et Cooper, sous presse), à partir de laquelle il consomme le fruit cueilli ; il retourne en chercher plusieurs fois, revenant toujours à cette même branche. Accrochées tête en bas, les chauves-souris défèquent rarement dans cette position, bien qu'elles puissent le faire occasionnellement. Le plus souvent, la défécation a lieu en plein vol, généralement dans les environs de l'arbre producteur, puisque les « branches d'alimentation » en sont éloignées de 25 à 400 m (Heithaus et Fleming, 1978 ; Jimbo et Schwassmann, 1967 ; Morrison, 1978 b ; Charles-Dominique et Cooper, sous presse). Les *Artibeus lituratus* (Fig. 3) que nous avons suivis sur la parcelle ARBOCEL et dans ses environs faisaient généralement des boucles d'exploration à quelques centaines de mètres de l'arbre exploité avant d'y retourner, si bien que l'on peut considérer que, pour cette espèce au moins, la dispersion des graines se fait de façon à peu près homogène dans un rayon de 200 à 400 m.

Toujours dans le cadre de cette étude des *Artibeus lituratus*, nous avons vu que ces animaux pouvaient changer de zone d'alimentation jusqu'à 2 ou

TABLEAU II

Principales espèces de chiroptères frugivores capturés dans les zones en recrûs :
sur 11 espèces frugivores susceptibles de fréquenter les recrûs,
les 4 espèces du tableau représentent 93 % des captures.

La détermination des fruits consommés est faite d'après les graines recueillies dans les fèces ; dans la rubrique « autres fruits », il peut s'agir d'espèces de la forêt primaire consommées avant la visite du recrû.

ESPECE		<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Sturnira lillium</i>	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Artibeus cinereus</i>
Nb de captures		374	124	60	51
Nb de recaptures		22	7	1	1
Poids moyen (g)		17	23	65	10
Nb feces recueillies		121	29	20	5
Fruits consommés	<i>Cecropia obtusa</i>	0	1 (3%)	12 (60%)	0
	<i>Vismia spp.</i>	46 (38%)	1 (3%)	0	1
	<i>Piper sp.</i>	25 (20%)	7 (24%)	0	0
	<i>Solanum rugosum</i>	20 (17%)	8 (28%)	0	0
	<i>S. subinerme</i>	10 (8%)	2 (6%)	0	0
	<i>S. asperum</i>	4 (3%)	1 (3%)	0	2
	<i>S. surinamense</i>	2 (2%)	3 (10%)	0	0
	Autres fruits	14 7 spp	6 5 spp	8 6 spp	2 2 spp

3 fois dans la nuit. Ces zones peuvent être distantes de 1 à 2 km les unes des autres, et situées jusqu'à 3 km du dortoir. Les graines ingérées lors du dernier repas peuvent donc être dispersées dans la région visitée ultérieurement, ou dans les environs du dortoir. Certains individus étaient cantonnés près de la parcelle ARBOCEL, où ils exploitaient intensivement les *Cecropia obtusa*, mais d'autres (13 sur 22 individus) avaient leurs dortoirs situés en forêt primaire à plus de 2 km de là, comme nous avons pu le constater grâce à la radiotéléométrie ; ils effectuaient de brèves incursions sur ARBOCEL tous les 1 à 4 jours et retournaient s'alimenter ensuite en forêt primaire. Ce comportement permet de comprendre comment une partie des graines de *Cecropia obtusa* peut être dispersée loin des sources de production ; nous verrons plus loin l'importance de ces échanges entre forêt primaire et zones secondarisées dans la colonisation des recrûs par les espèces forestières.

L'importance de la chiroptérochorie, pour bon nombre d'espèces pion-



Figure 3. — *Artibeus lituratus* équipé d'un émetteur radio.

nières, semble générale en Amérique du Sud : Dos Reis et Guillaumet (1983) pour le Brésil ; Goodwin et Greenhall (1961), Heithaus *et al.* (1975), Gardner (1977), Heithaus et Fleming (1978), Morrison (1978), Bonaccorso (1979), Fleming et Heithaus (1980), Heithaus (1982), etc., pour l'Amérique centrale.

La dissémination des espèces pionnières par les oiseaux

Sur le site d'étude, les oiseaux frugivores sont beaucoup plus nombreux en espèces que les chauves-souris : 40 espèces interviennent dans le transport des graines d'espèces pionnières (Tableau III) ; parmi elles, 16 (dont 13 abondantes) sont propres aux recrûs, les autres étant davantage localisées aux lisières et à la forêt primaire. Du fait de cette richesse, il existe un gradient de taille important — 7 cm pour un poids de 10 g dans le cas de *Coeroba flaveola*, 60 cm et 1 000 g pour l'Agami *Psophia crepitans* — auquel correspond un gradient de taille des unités de dissémination consommées (Sabatier, 1983), les gros oiseaux exploitant également les fruits de forêt primaire.

Les diverses caractéristiques anatomiques et comportementales de ces oiseaux font que les graines sont dispersées de façon très variable ; en particulier, les différents types de structures sociales, ont une incidence importante sur l'éloignement et l'homogénéité de la dissémination :

— Un cas fréquent est représenté par les espèces à petit rayon d'action,

TABLEAU III

Liste des principales espèces d'oiseaux impliquées dans le transport des graines d'espèces pionnières sur la piste de Saint-Elie.

PC = Petit rayon d'action, couple territorial ; PG = Petit rayon d'action, groupe familial ; GC = Grand rayon d'action, couple territorial ; GG = Grand rayon d'action, groupe ; N = Nomade ; NL = Nomade avec lek.

Rec = Espèces susceptibles de coloniser les recrûs.

Lis = Espèces de forêt ne faisant que des incursions dans les recrûs à partir des lisières.

+ = Espèces susceptibles d'apporter dans les recrûs des graines de tailles assez grandes provenant de la grande forêt.

1 = Espèce inférieure à 20 g ; 2 = Espèces entre 20 et 100 g ; 3 = Espèces supérieures à 100 g.

<i>Tinamus major</i>	GC	Lis	+	③
<i>Crypturellus soui</i>	GC	Rec	+	③
<i>Crypturellus variegatus</i>	GC	Rec	+	③
<i>Psophia crepitans</i>	GG	Lis	+	③
<i>Trogon melanurus</i>	PC	Lis	+	②
<i>Trogon viridis</i>	PC	Lis	+	②
<i>Pteroglossus aracari</i>	GC	Rec	+	③
<i>Pteroglossus viridis</i>	GC	Rec	+	③
<i>Selenidera culik</i>	GC	Lis	+	②
<i>Selenidera natterei</i>	GC	Lis	+	②
<i>Ramphastos vitellinus</i>	N	Lis	+	②
<i>Ramphastos tucanus</i>	N	Lis	+	③
<i>Phoenicircus carnifex</i>	NL	Lis		②
<i>Cotinga cayana</i>	NL	Lis		②
<i>Cotinga cotinga</i>	NL	Lis		②
<i>Xipholaena punicea</i>	NL	Lis		②
<i>Lipaugus vociferans</i>	NL	Lis		②
<i>Tityra cayana</i>	PC	Lis		②
<i>Pipra erythrocephala</i>	NL	Lis		①
<i>Pipra pipra</i>	NL	Rec		①
<i>Pipra serena</i>	NL	Rec		①
<i>Manacus manacus</i>	NL	Rec		①
<i>Schiffornis turdinus</i>	NL	Lis		②
<i>Conopias parva</i>	PC	Lis		②
<i>Myiozetetes cayanensis</i>	PC	Rec		②
<i>Myiozetetes similis</i>	PC	Rec		②
<i>Pipromorpha oleagina</i>	NL	Rec		①
<i>Pipromorpha macconnelli</i>	NL	Lis		①
<i>Turdus albicollis</i>	PC	Rec		②
<i>Psarocollius viridis</i>	GG	Lis	+	③
<i>Cacicus haemorrhous</i>	GG	Rec		②
<i>Coereba flaveola</i>	PC	Rec		①
<i>Euphonia minuta</i>	GG	Lis		①
<i>Euphonia cayennensis</i>	GG	Lis		①
<i>Tangara velia</i>	N	Lis		②
<i>Tangara chilensis</i>	N	Lis		②
<i>Tangara mexicana</i>	N	Lis		②
<i>Ramphocelus carbo</i>	PG	Rec		②
<i>Thraupis episcopus</i>	PC	Rec		②
<i>Thraupis palmarum</i>	PC	Rec		②

de l'ordre de 200 m, réparties en territoires de couples (10 espèces), ou bien par groupes familiaux (3 espèces). C'est le cas où la dispersion des graines est la plus régulière.

— Des espèces sédentaires à grand rayon d'action, vivant par couples (7 espèces) ou en groupes (3 espèces) forment une catégorie complémentaire de la précédente ; ces espèces peuvent disperser les mêmes graines dans un rayon de 500 à 600 m, et parfois même davantage.

— Enfin, les espèces nomades au sens large (5 errantes et 11 formant des *leks*) répondent rapidement aux fluctuations saisonnières des ressources fruitières. Les espèces formant des *leks* présentent la particularité de drainer régulièrement leurs populations vers des sites traditionnels de petite taille, occupés par les mâles qui y paradent et sur lesquels s'effectuent tous les accouplements. La dissémination se fait dans ce cas de façon très hétérogène : les Pipridés, représentants les plus typiques de cette catégorie, forment des *leks* dans les zones fréquemment perturbées des bas-fonds, les zones de chablis et les lisières.

En plus de ces différences liées à la structure sociale, la dissémination dépend de particularités comportementales des différentes espèces d'oiseaux frugivores : chacune fréquente en effet des biotopes préférentiels en choisissant des supports particuliers, et la défécation a lieu par petites quantités à la fois à partir d'un perchoir. Bien qu'il existe quelques spécialisations alimentaires, les régimes de ces espèces d'oiseaux se recouvrent largement, si bien que les plantes pionnières sont le plus souvent exploitées simultanément par 6 à 10 espèces.

Certaines espèces généralistes, à régime mixte insectivore-frugivore sont les premières à coloniser les très jeunes recrûs, pour y rechercher les proies rendues accessibles par le défrichement. Venant de milieux secondarisés voisins et des chablis de la forêt primaire proche, ces oiseaux, essentiellement la grive *Turdus albicollis* et le Tangara *Ramphocelus carbo*, apportent des graines pionnières par leurs fèces déposées en priorité aux abords immédiats des souches, branches et troncs couchés qui constituent leurs perchoirs.

Alors que les chiroptères dispersent les graines d'une façon relativement homogène, en raison de la défécation en vol, les oiseaux disséminent de façon beaucoup plus hétérogène ; cependant, si l'on considère une espèce végétale particulière, cette hétérogénéité est atténuée par le fait que plusieurs espèces d'oiseaux, avec des caractéristiques comportementales plus ou moins complémentaires, participent à sa dissémination.

La pluie de graines

Il est très difficile de mesurer la quantité de graines d'espèces pionnières arrivant au niveau du sol en forêt primaire. En effet, une partie importante d'entre elles tombent d'abord sur les feuillages et branchages avant d'être progressivement entraînée au sol par les pluies ou les chutes de litière. Cependant, il nous a paru intéressant de tenter une estimation dans des situations particulières ne présentant pas ces inconvénients. Des nappes de plastique de quelques m² de surface ont été tendues à 1 m du sol et visitées en début et fin de journée afin de comparer les apports diurnes et nocturnes (Tableau IV). Les emplacements ont été choisis dans la végétation pionnière du bord de piste et dans ses environs, zones très fréquentées par les petits vertébrés frugivores. La « pluie de graines » ainsi mesurée ne correspond pas à ce qui se passe en

TABLEAU IV

« Pluie de graines » obtenue dans des collecteurs placés en différentes zones.
Les résultats obtenus de nuit et de jour figurent séparément.

Emplacement des collecteurs	Temps (jours)	Surface (m ²)	Total		N/10m ² /24 h (détail)		N/10m ² /24 h (moyennes)	
			jour	nuit	jour	nuit	jour	nuit
Découvert, 50 m de la végétation	45	6	0	0	0	0	0	0
Découvert, 5 à 10 m de la végétation	17	1,7	0	271	0	83	0	10
	18	6	0	50	0	4,6		
	34	6	0	139	0	6,8		
	34	6	0	154	0	7,5		
Découvert, dans petit chablis	54	3	0	85	0	5,2	0	5,2
Couvert, sous broussailles	11	3	35	494	10,6	149,7	7	65
	11	6	32	258	4,8	39		
Couvert, sous grand arbres clairsemés	11	3	110	20	33	6	45	15
	11	6	215	149	32,5	22,5		
Sous-bois forêt primaire	9	1	22	9			5,3	3,7
	9	1	0	3				
	9	1	0	2				
	9	1	2	3				
	9	1	0	0				

forêt primaire ; cependant les différences observées selon les situations et entre le jour et la nuit sont révélatrices des mécanismes de dissémination des espèces pionnières. Un total de 2 053 graines a été recueilli sur 51,7 m² répartis en 15 collecteurs pendant une durée correspondant à 1 220 jours/m². En milieu complètement ouvert aucune graine n'a été collectée de jour, contre 699 de nuit (1), ce qui correspond au mode de dissémination en vol par les chauves-

(1) Les données obtenues en Côte-d'Ivoire par Don Thomas (1982) révèlent une pluie de graines générée par les Mégachiroptères, de l'ordre de 0,148 graine/m²/jour.

souris, qui semblent par ailleurs ne pas pénétrer loin à l'intérieur de zones de sol nu (pas de graines collectées à 50 m de la végétation, mais l'échantillonnage est insuffisant...). Sous couvert léger ou dans la zone broussailleuse, à l'apport nocturne accru, s'ajoute un apport diurne important dû aux petites espèces d'oiseaux qui défèquent à partir de perchoirs. Sur 1 842 graines triées (Tableau IV), 17 espèces ont pu être distinguées, parmi lesquelles 10 n'ont pu être déterminées. Les genres *Solanum* (16 %), *Piper* (43 %) et *Cecropia* (30 %) représentaient 89 % des collectes. On remarquera l'absence des *Vismia* pourtant très consommés par les chauves-souris ; ces comptages ont été effectués en septembre 1981, période sèche favorable à ce genre de mesures, mais pendant laquelle un certain nombre d'espèces pionnières, notamment les *Vismia* spp. ne portaient pas de fruits mûrs.

Les graines parviennent dans les collecteurs en nombre très variable selon leur éparpillement pendant la chute. Chez les espèces chiroptérochores, la pulpe est collante et maintient une forte cohésion entre les graines. Après le court transit digestif (environ 5 minutes), cette propriété disparaît et, sous l'effet des turbulences de l'air, les fèces éclatent littéralement au moment de leur évacuation en vol. Selon la hauteur, les graines (au nombre de 50 à 200) arrivent au sol en formant une traînée de 1 à 3 m de long sur 0,3 à 1 m de large. Quand elles sont disséminées par les oiseaux, les graines parviennent au sol sur une plus petite surface (quelques cm²) et par toutes petites fractions.

III. — OUVERTURE DU MILIEU ET COLONISATION INITIALE

Les milieux récemment ouverts sont le lieu d'une compétition végétale intense : tout d'abord, il faut que les propagules de plantes pionnières atteignent le plus vite possible un site favorable, qu'elles y accaparent l'espace, puis s'y développent au contact des autres plantes colonisatrices (Werner, 1976). Ces deux phases sont loin d'être indépendantes, comme le souligne Harper (1977) ; les individus avantagés lors de la première imposent leur sceau à la seconde. La compréhension des processus de régénération naturelle au moins dans ses premières années, passe donc par la connaissance du potentiel floristique existant au moment de l'ouverture du milieu forestier. Suivant Alexandre (1982), nous distinguerons trois ensembles : le *potentiel séminal édaphique*, ou stock de graines du sol (*seed bank*), composé des diaspores contenues dans le sol superficiel ; le *potentiel extérieur*, qui représente l'ensemble des diaspores susceptibles d'atteindre le site après l'ouverture du milieu et le *potentiel végétatif*, constitué par les individus survivant à la trouée. La colonisation initiale du milieu ouvert peut être considérée comme la résultante de l'interaction de ces trois ensembles. En forêt guyanaise, la dissémination des espèces pionnières étant assurée en quasi totalité par des oiseaux et chauves-souris frugivores, il s'en suit que ces deux groupes animaux ont une importance majeure dans la régénération forestière, de par leur incidence sur la constitution du stock de graines du sol et sur la dissémination postérieure à l'ouverture du milieu.

Le stock de graines du sol (Potentiel séminal édaphique)

Les nombreuses études effectuées dans diverses forêts du monde tropical (cf. la synthèse bibliographique de Whitmore, 1983 ; Uhl et Clark, 1983) permettent actuellement de considérer comme une constante l'existence d'un im-

portant stock de graines d'espèces pionnières en dormance (1) dans les premiers centimètres de sol en forêt tropicale humide. Les données écophysiologiques concernant ces espèces (voir les synthèses de Bazzaz et Pickett, 1980 ; Vazquez-Yanes, 1980 ; Whitmore, 1983) montrent que la dormance de leurs graines est due aux conditions microclimatiques créées par le couvert forestier, en particulier les faibles valeurs du rapport lumière rouge/rouge lointain et de l'amplitude thermique quotidienne ; la rupture de ce couvert entraîne leur germination.

En forêt guyanaise, l'existence d'un stock de graines dans le sol forestier a été démontré par Prévost (1981). Nos travaux sur ce sujet, exposés en détail ailleurs (de Foresta et Prévost, à paraître), confirment l'omniprésence de ce stock en forêt primaire : des échantillons prélevés à intervalles réguliers jusqu'à 6 km de la lisière de la parcelle en régénération naturelle (ARBOCEL) révèlent après mise en conditions de germination adéquates un stock quantitativement et qualitativement équivalent à celui existant à 500 m de la même lisière. On peut estimer le nombre de graines viables contenues dans les deux premiers centimètres de sol (litière enlevée) à un minimum de 150 à 200 graines par m² ; ce nombre varie de façon importante sur des distances de quelques mètres : par exemple, à 3 km de la lisière d'ARBOCEL, on trouve des valeurs allant selon les échantillons élémentaires (16 prélèvements de 25 × 25 × 2 cm) de 64 à 784 graines/m². Floristiquement, le stock est dominé par les *Cecropia*, qui représentent dans tous les échantillons environ 50 % du nombre de graines viables. Les autres espèces d'arbres et arbustes pionniers (Tableau I), à l'exception des *Palicourea*, *Isertia*, *Byrsonima*, que l'on n'a trouvé dans aucun échantillon, se partagent l'effectif restant, de façon beaucoup plus hétérogène. Les *Solanum* apparaissent dans le stock à proximité des lisières avec les recrûs, et il semble que leurs graines ne fassent pas partie du « fond de base » du sol de forêt primaire. Dans les chablis anciens et à leur voisinage, le stock est considérablement enrichi par les graines provenant des arbres pionniers développés dans la trouée ; cet enrichissement localisé dépend de l'âge et des dimensions de cette trouée, facteurs qui déterminent la durée de la phase de production de fruits et la densité en arbres pionniers. A titre d'exemple, dans un grand chablis vieux de 25 à 30 ans, caractérisé par la présence de 5 *Miconia fragilis* atteignant 25 m de haut, le stock dépassait 2 000 graines par m². Enfin, la proximité d'une zone en régénération naturelle après coupe, source importante de graines d'espèces pionnières, entraîne également un enrichissement du stock de base (doublement à 50 m de la lisière d'ARBOCEL), limité à une distance relativement faible (inférieure à 500 m).

Dissémination postérieure à l'ouverture du milieu (Potentiel extérieur)

Cet apport comprend à la fois des graines d'espèces pionnières — dont celles qui sont impliquées dans le stock de graines du sol — et dans une moindre mesure des graines d'espèces forestières. Ces dernières sont le plus souvent sciaphiles et peu tolérantes à de fortes intensités lumineuses, au moins dans les premiers temps de leur développement ; elles ne peuvent généralement

(1) Le terme « dormance » est utilisé ici dans le sens de Amen cité par Harper (1977) : état dans lequel les diaspores ne peuvent germer, malgré des conditions d'humidité, température et oxygène, favorables à leur croissance végétative.

pas résister à la compétition des espèces pionnières lorsqu'elles atteignent un site ouvert au macroclimat. La composition du potentiel extérieur en espèces pionnières dépend du moment de la perturbation qui, par l'intermédiaire de la phénologie, détermine les espèces susceptibles d'envahir les trouées. Les ouvertures forestières récentes, du moins leurs lisières lorsqu'elles sont vastes, sont visitées par les chauves-souris frugivores lors de leurs boucles d'exploration. Lors de ces vols, ce sont essentiellement des graines de *Solanum* spp., *Vismia* spp. et *Piper* spp. (peu abondantes dans le stock de graines du sol de la forêt primaire) ainsi que de *Cecropia obtusa* qui sont dispersées. Toujours à ce stade, d'autres espèces végétales sont disséminées par des oiseaux généralistes (à régime alimentaire mixte frugivore/insectivore). Par exemple l'herbacée pionnière *Coccocypselum guyanensis* (Rubiaceae) produit des baies de couleur bleue, consommées essentiellement par la Grive *Turdus albicollis* qui explore les nouvelles trouées à la recherche de proies ; ce faisant, elle disperse les graines de *Coccocypselum* en des sites favorables. Cette dissémination ornithochore postérieure à l'ouverture du milieu est probablement très importante pour les espèces dont nous n'avons pas trouvé de graines dans les échantillons de sol de la forêt primaire (*Iseria* spp., *Palicourea* spp., *Byrsonima* spp.). Enfin les herbacées héliophiles qui apparaissent très vite dans les grandes trouées (*Pityrogramma*, *Desmodium*, *Scleria*, *Paspalum*, *Mikania*, etc.) sont caractéristiques du potentiel extérieur, du moins dans les zones n'ayant pas subi de perturbation depuis longtemps.

Le potentiel végétatif

Deux groupes composent cet ensemble :

— Les plantules préexistantes, restées en place ; elles forment l'essentiel de la régénération dans les petits chablis, mais supportent généralement très mal les bouleversements microclimatiques associés aux défrichements et sont alors pour la plupart éliminées dans la compétition qui les oppose aux espèces pionnières.

— Le deuxième groupe est formé par les rejets issus des troncs coupés lors du défrichement. Nos observations montrent qu'un grand nombre d'arbres sont capables de rejeter ; à six mois, on comptait environ un rejet par m², tous diamètres de souches confondus, sur la parcelle de 0,25 ha coupée pour l'étude de phytomasse. Sur une autre parcelle de 0,09 ha, sur laquelle les plus gros arbres étaient laissés en place, 71 arbres sur les 94 coupés (DBH > 5 cm) présentaient des rejets 6 mois après la coupe.

Ces rejets assurent probablement dans les premiers mois un rôle de protection utile au développement des plantules mais sont, pour la plupart, rapidement surcîmés par les arbres pionniers. Ainsi, si des rejets peuvent occasionnellement s'insérer dans la strate dominante du recrû — sur ARBOCEL à 7 ans, dans 7 parcelles de 100 m² (100 × 10 m) représentatives des différents types de végétation, 3 % des arbres dominants sont issus de rejets — il semble que leur importance majeure réside dans la reconstitution du sous-bois. Toujours sur ARBOCEL, 7 ans après la coupe, des relevés dans une zone n'ayant pas été perturbée par le passage du feu révèlent une densité de rejets ou drageons de l'ordre de 2 individus par m². La majorité de ces rejets ou drageons (85 % des individus identifiés) appartiennent à des espèces caractéristiques du sous-bois de la forêt primaire voisine (*Rinorea* spp., *Sagotia race-*

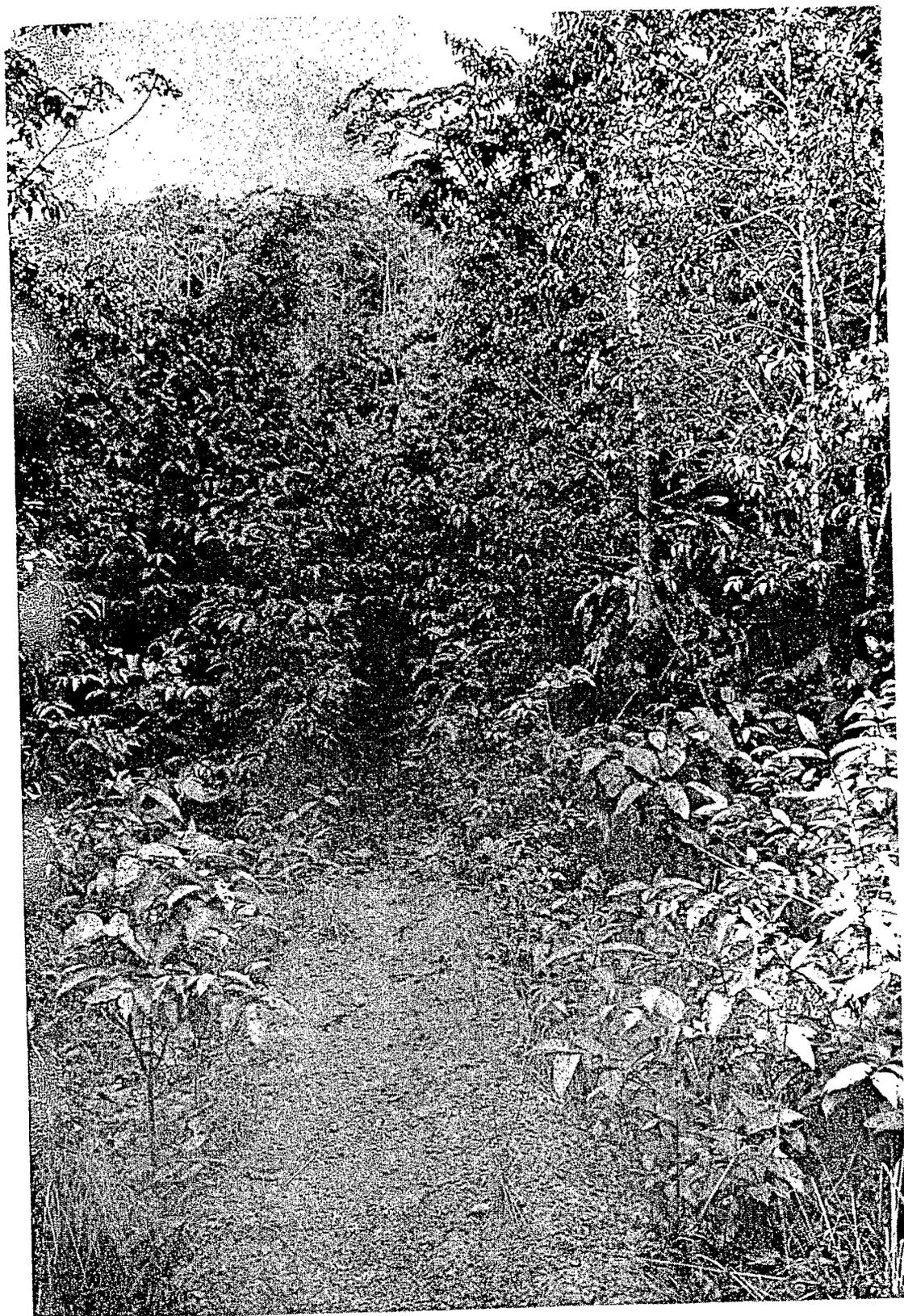


Figure 4. — Piste de débardage sur ARBOCEL, 6 ans 1/2 après coupe.
Seules les ornières ont été colonisées récemment par des *Vismia* spp.

mosa, *Cassipourea guyanensis*, *Unonopsis stipitata*, *Paypayrola guyanensis*, *Tapura guyanensis*, *Tabernaemontana macrocalyx*, *Brunfelsia guyanensis*) et sont encore de petite taille (50 cm à 2 m de haut). Certains rejets, notamment de *Rinorea amapaensis* et *Paypayrola guyanensis*, ont déjà fleuri et fructifié, ce qui explique les fortes densités locales de plantules de ces espèces, dont les graines sont dispersées à courte distance par barochorie.

Colonisation initiale : résultante de l'interaction des trois différents potentiels

En forêt primaire, le chablis constitue le moteur de la dynamique sylvi-génétique, entraînant un rajeunissement ponctuel lorsque les dimensions de la trouée résultante sont suffisantes. Dans la compétition opposant les ensembles floristiques, il existe un équilibre entre potentiel végétatif et potentiel séminal, dont le résultat est fonction de la taille du chablis (Kramer, 1933, Schulz, 1960 ; Oldeman, 1974 ; Whitmore, 1975, 1978, 1982 ; Hartshorn, 1978, 1980 ; Florence, 1981 ; Riera, 1983 ; Brokaw, 1984). Lorsque la perturbation est faible, la cicatrization est assurée par la stimulation de la croissance des plantules et arbres préexistants ; passé un certain seuil, la perturbation favorise la germination et le développement des espèces pionnières, au moins dans les zones les plus éclairées. Des données récentes tendent à montrer que c'est essentiellement au niveau du sol perturbé par le déracinement des arbres tombés que le stock de graines du sol a la possibilité de s'exprimer (Putz, 1983 ; Riera, 1983).

Dans un défrichement, les dimensions importantes de l'ouverture permettent aux espèces pionnières de dominer rapidement la régénération, le potentiel végétatif ne jouant plus qu'un rôle mineur, et ce sont alors les modalités de la coupe, ainsi que le traitement ultérieur (compactage du sol par des engins lourds, feu) qui déterminent le résultat de la compétition entre potentiel extérieur et stock de graines du sol (de Foresta, 1981, 1983 ; Uhl *et al.*, 1981).

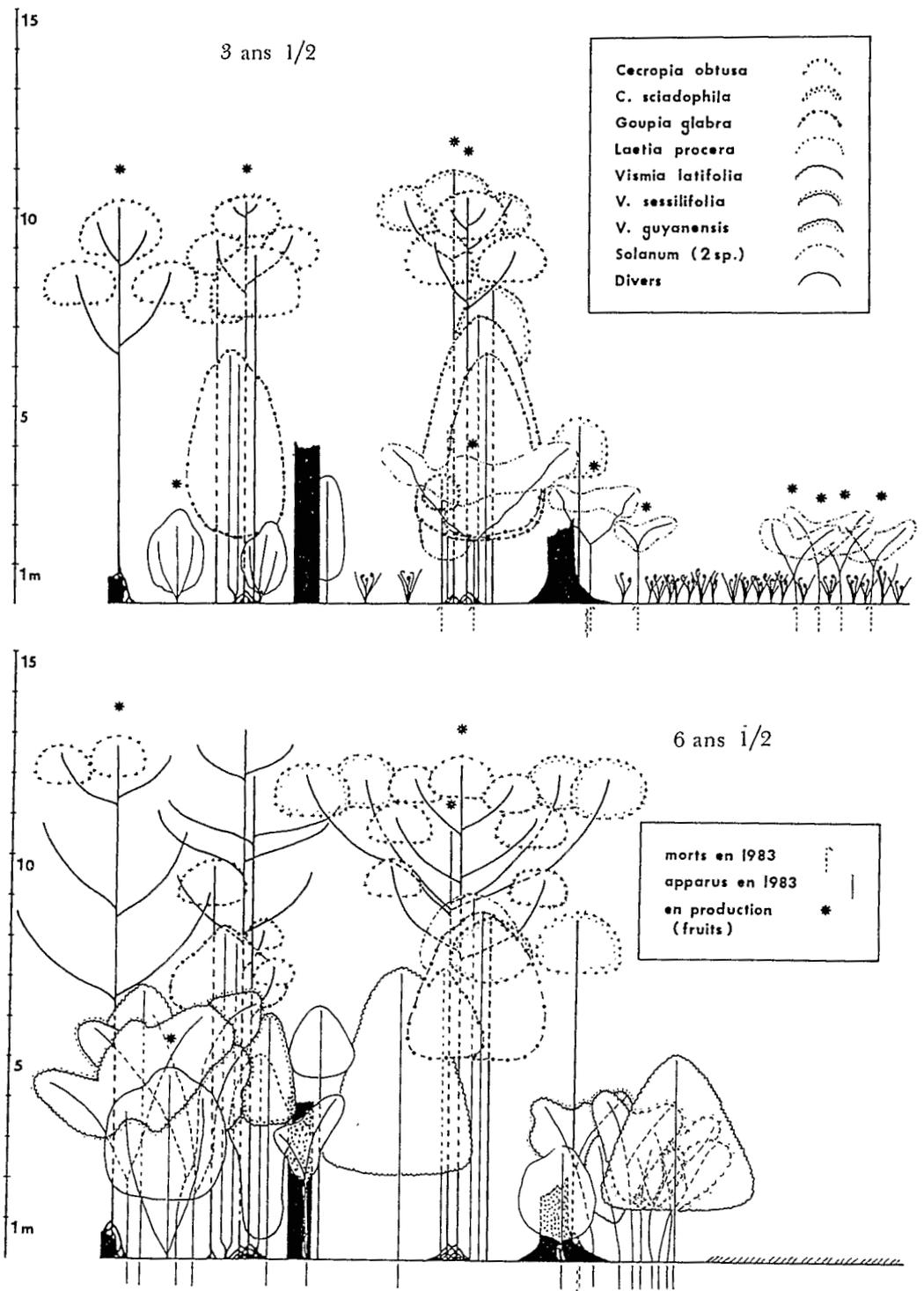
Dans les zones de perturbation faible, la colonisation est assurée essentiellement par les individus issus du stock de graines du sol (de Foresta, 1983). Les différences locales de la composition floristique peuvent s'expliquer, suivant les endroits, par des différences pédologiques (dominance de *Vismia sessilifolia* sur sol hydromorphe) ou par l'hétérogénéité spatiale du potentiel séminal édaphique. Par exemple, le recrû observé sur le bassin versant défriché fin 1980 révèle une composition floristique tout à fait originale par rapport à ce que l'on a pu observer ailleurs : sa très forte densité en *Miconia fragilis* peut être expliquée par la proximité immédiate d'un grand chablis comprenant plusieurs vieux *Miconia* qui ont, pendant plusieurs années, littéralement « inondé » de graines la forêt environnante par l'intermédiaire des oiseaux frugivores.

Dans les zones fortement perturbées par le passage d'engins lourds (pistes de débardage), la compaction du sol a pour effet la destruction du potentiel séminal édaphique — ou en tout état de cause l'impossibilité de l'expression de ce potentiel. La colonisation de ce milieu, assurée uniquement par le potentiel extérieur, est très lente et progressive, en raison de la perturbation du sol et de ses conditions hydriques défavorables (Betsch *et al.*, 1980) ; les premières traces importantes d'implantation apparaissent 6 ans après la coupe essentiellement dans les ornières en bas de pente (Fig. 4), sous la forme d'individus appartenant aux trois espèces de *Vismia*.

Enfin, dans les zones où le feu a été intense, la quasi totalité du stock



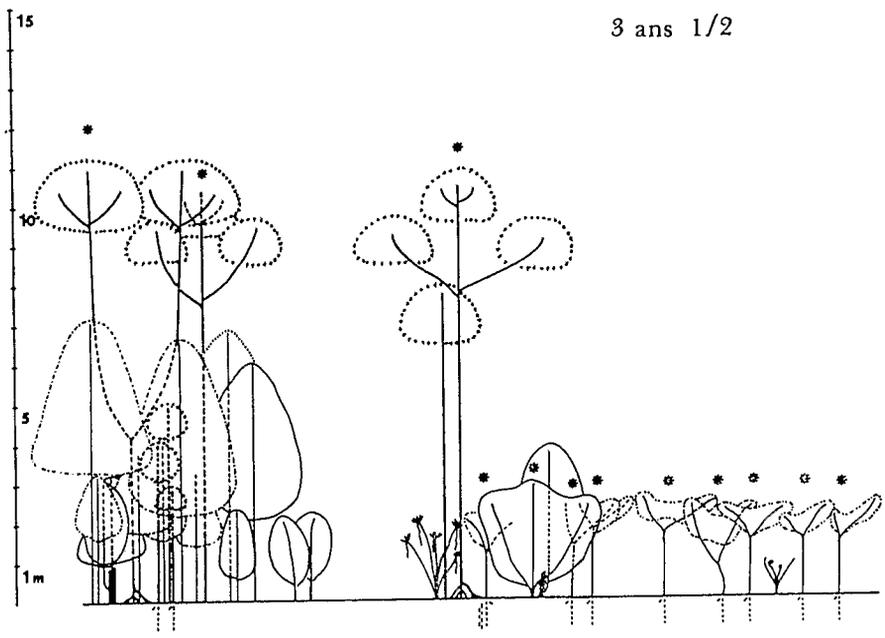
Figure 5. — Sous-bois dans une zone d'ARBOCEL dominée par *Cecropia obtusa* et *C. sciadophylla*, 6 ans 1/2 après la coupe.



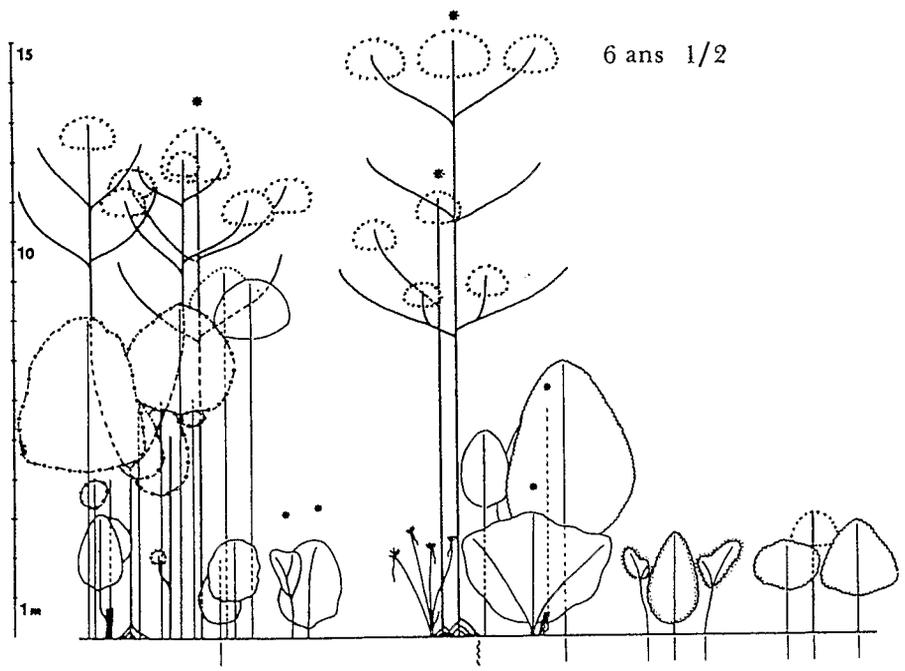
Placette A

Figure 6. — Profils schématiques réalisés sur deux placettes 20 m × 2 m à 3 ans 1/2 et 6 ans 1/2 sur ARBOCEL.

La partie droite des deux profils (A) et (B) offre un exemple de remplacement successional marqué. Les *Solanum* spp. (et les *Pityrogramma calomelanos*, A) qui avaient colonisé les zones fortement brûlées, disparaissent et sont remplacés par des *Vismia* spp., espèces représentées jusqu'alors par de nombreux individus localisés dans les zones peu brûlées. Les graines de *Solanum* spp. et des *Vismia* spp. sont dispersées par les mêmes espèces de chauves-souris, principalement *Carollia perspicillata* et *Sturnira lillium*.



3 ans 1/2



6 ans 1/2

Placette B

Figure 6 (suite)

Dans la partie gauche on note la faible croissance en hauteur des arbres sous le couvert de *Cecropia* spp. (profil B) ; certains de ces *Cecropia*, notamment *C. obtusa*, commencent à mourir sur pied. Les trouées lumineuses ainsi créées permettent la germination et le développement de nouveaux pionniers et principalement de *Vismia* spp. (profil A).

de graines du sol est détruite (Brinkman et Vieira, 1971 ; Lopez-Quiles et Vasquez-Yanes, 1976 ; Uhl *et al.*, 1981). La colonisation est assurée par des espèces issues du potentiel extérieur, capables de se développer sur le sol très brûlé : essentiellement des herbacées telles que la fougère *Pityrogramma calomelanos* (anémochorie) ou des arbustes rudéraux *Solanum rugosum*, *S. subinerme* ou *S. asperum* disséminés, comme nous l'avons vu, par des chauves-souris. Dans ces zones très brûlées, la persistance de troncs à terre paraît très importante (de Foresta, sous presse), à la fois comme terrain privilégié de dissémination par les oiseaux à régime mixte insectivore/frugivore, et comme abri pour le développement des plantules.

Un autre effet du feu est l'élimination presque totale du potentiel végétatif (Kartawinata *et al.*, 1980 ; Uhl *et al.*, 1981 ; Riswan, 1982) ; le nombre de rejets est ainsi notablement réduit et les relevés effectués sur ARBOCEL à 7 ans dans des zones fortement brûlées révèlent une densité de rejets et dragons de l'ordre de 2 pour 10 m² (toutes classes de diamètre confondues), soit 10 fois moins que dans les zones n'ayant pas subi le passage du feu.

IV. — DYNAMIQUE DU JEUNE RECRU EN RELATION AVEC LA ZOOCHORIE

Nous ne traiterons pas ici de la dynamique du recrû en elle-même (évolution de la structure...), mais plutôt des processus successionnels que l'on peut mettre en relation avec la dissémination par les vertébrés.

1) Remplacement d'espèces à courte durée de vie (*Solanum* spp.)

Sur ARBOCEL, 6 ans après la coupe, des exemples très clairs de tels processus peuvent être reconnus dans les zones perturbées initialement par le feu. Dans celles qui n'ont été que peu brûlées la durée de vie des espèces les plus abondantes est au minimum de 15 à 20 ans, et on assiste simplement à l'évolution de la première phase colonisatrice : mortalité de certains individus, croissance des autres, sans que l'on puisse constater d'apports extérieurs importants (Figures 5 et 6). Par contre, dans les zones fortement brûlées on peut, après trois ans et demi, distinguer trois types de végétation (de Foresta, 1981, 1983) :

- un groupement herbacé dominé par la fougère *Pityrogramma calomelanos* ;
- un groupement arbustif dominé par *Solanum subinerme* et *Solanum rugosum* ;
- un groupement mixte superposant les caractéristiques des deux précédents.

Trois ans plus tard, la grande majorité des *Pityrogramma* et des *Solanum* disparut. Dans le groupement herbacé, les *Pityrogramma* furent remplacés le plus souvent par d'autres herbacées (*Paspalum*, *Borreria*...) parmi lesquelles émergeaient quelques arbres ou arbustes pionniers (*Solanum*, *Vismia*). Dans les deux autres groupements, les *Solanum* ne régénèrent pas et furent remplacés de façon tout à fait spectaculaire par des *Vismia* (Figures 6, 7 et 8), entraînant ainsi un bouleversement complet de ces groupements, tant sur le plan physionomique que sur les plans architectural et structural. Les trois



Figure 7. — Formation à *Solanum* au moment de la mort des *Solanum* (premier plan) et de l'apparition de plantules de *Vismia* (flèche).

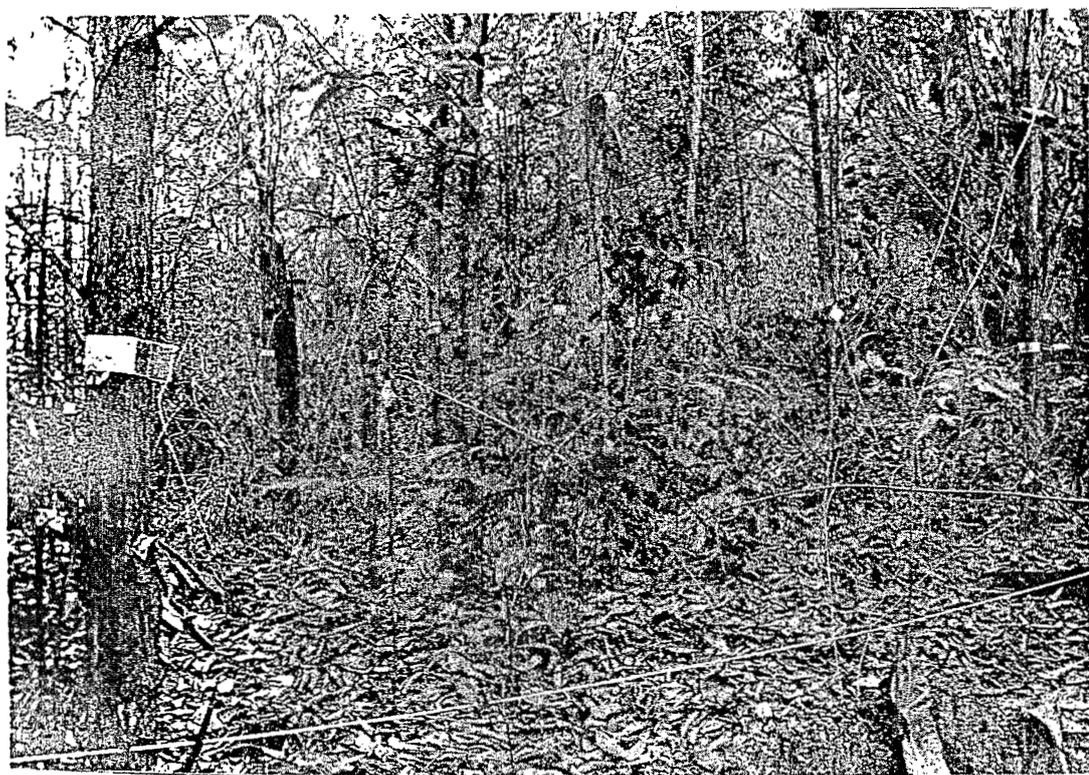


Figure 8. — Jeunes *Vismia* (flèche) après disparition des *Solanum*.

espèces de *Vismia*, abondantes à l'origine sur les zones peu brûlées, fructifèrent abondamment à partir de l'âge de trois ans, et leurs fruits constituent avec ceux des *Solanum rugosum* et *S. subinerme*, une part importante de la nourriture des chiroptères *Carollia perspicillata* et *Sturnira lillium* (Tableau II). Ces deux chauves-souris apparaissent ainsi comme les responsables de la colonisation des *Vismia* à l'emplacement des *Solanum* ayant atteint leur limite d'âge. Ce processus de remplacement d'un type de végétation par un autre peut être expliqué, en dehors des aspects relatifs à la dissémination, par la domination quasi exclusive d'une ou deux espèces ligneuses (*Solanum rugosum*, *S. subinerme*) de même durée de vie, d'installation contemporaine, et présentant la particularité d'empêcher (ou du moins de limiter très fortement) l'installation d'autres espèces sous leur couvert (allélopathie ?). On ne retrouve pas ces caractéristiques pour les autres types de végétation, si bien que l'on peut penser que les processus de succession y emprunteront des voies différentes.

2) Evolution du stock de graines du sol

Un autre aspect de la dynamique du recrû lié à la dissémination des espèces pionnières est celui du stock de graines du sol. Ce stock ne s'exprime pas — ou très peu — si la régénération est laissée à elle-même ; mais une nouvelle coupe permettra son expression et, dans ce dernier cas, la connaissance de son évolution revêt une importance considérable.

Dans les premières semaines suivant un défrichement, la grande majorité des graines du sol germent ou sont éliminées, selon les conditions du défrichement, et on peut considérer que le stock disparaît presque totalement. Nos observations montrent l'évolution rapide de ce stock dans les années qui suivent (de Foresta et Prévost, à paraître) : dès la deuxième année, il est quantitativement équivalent à celui observé en forêt primaire, et à 9 ans, il est 4 à 5 fois plus important, enrichi en espèces pionnières à vie courte et fructification précoce. En l'absence de perturbation majeure (feu, compactage) associé à un nouveau défrichement, on peut prévoir une colonisation initiale très différente de celle de la première coupe, et variant en fonction de la durée séparant les deux interventions : deux ans après, la régénération sera dominée par les herbacées et les *Solanum* qui avaient déjà fructifié abondamment. Quatre à six ans après, les *Solanum*, *Vismia*, Melastomaceae et *Cecropia* domineront. Après 9 ans, ce seront les *Cecropia*, *Vismia* et Melastomaceae. Dans tous ces cas, la végétation pionnière sera très fortement appauvrie en plantules d'espèces pionnières à vie longue et fructification tardive (*Xylopia nitida*, *Laetia procera*, *Goupia glabra*, cette dernière étant une espèce commerciale importante).

3) Arrivée d'espèces pionnières extérieures à la zone d'étude

Il s'agit d'un phénomène important, généralement très difficile à mettre en évidence dans ce genre d'étude, mais décelable ici en raison des conditions particulières au site étudié (énorme bloc forestier « vierge » ; perturbation minime et très récente). De nombreuses herbacées rudérales ou savanicoles (Sastre, 1980) extérieures à la zone étudiée apparaissent, notamment les fougères anémochores, *Pityrogramma calomelanos*, dont on a déjà vu l'importance dans les zones fortement brûlées et *Acrostichum aureum*, espèce caractéristique des végétations d'arrière mangrove que l'on retrouve dans les bas-fonds marécageux d'ARBOCEL, soit à environ 20 km de la plus proche station.

Plusieurs espèces zoochores ont progressé vers la zone d'étude, et dans ce cas, la piste et ses bordures jouent un rôle très important de « couloir d'accès », avec des individus « relais ». Nous avons pu ainsi observer la progression de *Trema micrantha*, disséminé par les oiseaux, qui ne dépassait pas en 1980 le km 8 de la piste de Saint-Elie, et que l'on retrouva abondant jusqu'au km 15 en 1982. De même *Cecropia palmata*, aux graines disséminées par les chauves-souris, n'allait que jusqu'au km 11 en 1981 ; il atteignit le km 17 fin 1983, à l'état de jeunes arbres épars en bord de piste dans les bas-côtés périodiquement coupés. Si nous n'avons pas pu observer la progression des *Solanum*, l'absence de leurs graines dans le sol de forêt primaire à plus de 50 m d'une végétation pionnière paraît indiquer, au moins pour *S. rugosum*, *S. asperum* et *S. subinerme*, que ces espèces n'existaient pas dans la région étudiée avant l'ouverture de la piste et que leur progression a été extrêmement rapide. Rappelons que leurs fruits sont tous (ou presque) consommés par les chauves-souris, qu'un pied de *S. rugosum* produit déjà dans sa première année environ 20 000 graines et qu'en quatre ans, il en produit plus de 2 millions (Prévost, 1983).

4) Colonisation par les espèces forestières

Il est très difficile d'avoir une idée précise de l'évolution quantitative et qualitative de la colonisation par les espèces forestières. Sur le plan qualitatif, la difficulté est due aux problèmes posés par leur grand nombre et par l'identification de leurs plantules. Sur le plan quantitatif, le problème varie suivant la perturbation initiale du milieu. Ainsi, dans les zones fortement brûlées d'ARBOCEL, toutes les graines d'espèces forestières furent tuées et les plantules qu'on y trouve sont donc issues d'apports extérieurs. Cependant, la richesse de ces zones brûlées en *Solanum* spp. et *Pityrogramma* s'oppose, pendant les premières années, au développement d'autres espèces. Par contre, dans les zones peu brûlées, les quelques plantules et graines d'espèces forestières antérieures à la coupe, qui avaient pu se maintenir grâce à la couverture des plantes pionnières sont difficiles à distinguer de celles apportées secondairement par les vertébrés frugivores en particulier.

Ce problème étant posé, nous avons néanmoins tenté de donner une image de cette colonisation par des inventaires des plantules d'espèces forestières de hauteur inférieure à 1,30 m, sur ARBOCEL (7 ans) et sur la parcelle de 0,16 ha (6 ans) (75 placettes de 2 m² distribuées au hasard). Pour ARBOCEL, ces inventaires effectués dans des zones où existait un couvert dense permirent d'estimer la densité de plantules d'espèces forestières à 5 500 - 9 000 par hectare ; parmi ces plantules, un grand nombre (jusqu'à 60 % en certains endroits) était constitué d'espèces du sous-bois de la forêt primaire disséminées par barochorie à partir de rejets ayant déjà fructifié et dont on a vu plus haut l'importance. Sur la parcelle de 0,16 ha, qui n'était que d'un an plus jeune qu'ARBOCEL, le nombre de ces plantules était beaucoup plus important (de l'ordre de 20 000 par hectare), ce qui montre bien l'importance de l'étendue de la surface défrichée sur l'intensité de la colonisation par les espèces forestières.

Nos recherches sur le comportement des vertébrés frugivores nous ont permis d'observer le transport par zoochorie des graines de certaines espèces forestières dans les zones en recré.

Un certain nombre de vertébrés frugivores s'alimentent alternativement en

forêt primaire et dans les zones en régénération où ils recherchent notamment les fruits des *Cecropia obtusa* et *C. sciadophylla*. Lorsqu'ils visitent ces recrûs, ils apportent souvent des graines provenant de la forêt primaire. Par exemple, le Kinkajou (*Potos flavus*), les coatis (*Nasua nasua*) et certains oiseaux (tinamous, toucans, agamis) peuvent porter des graines viables des différentes espèces de *Virola* (Myristicaceae).

La grosse Chauve-souris frugivore *Artibeus lituratus* peut transporter dans sa gueule des fruits pratiquement aussi lourds qu'elle, jusqu'à un site particulier. Ce site est généralement une branche fine horizontale ou une feuille de palmier, sous un couvert dominant un espace relativement libre où la Chauve-souris décortique le fruit, mange la pulpe, puis laisse choir la graine (ou le noyau). Quand un *Artibeus lituratus* arrive de forêt primaire dans un recrû, il peut apporter un fruit dont il consommera la pulpe sur place. Ainsi, de grosses graines de *Symphonia globulifera*, par exemple, furent disséminées jusqu'à 200 m à l'intérieur d'ARBOCEL. Cette Chauve-souris que nous avons vu consommer les fruits de nombreux arbres de forêt primaire (*Licania* spp., *Parinari* spp., *Caryocar glabrum*, *Dipteryx odorata*, *Bocoa prouacensis*, *Swarzizia panacoco*) paraît donc jouer, avec les vertébrés frugivores dont nous venons de parler, un rôle de premier plan en ce qui concerne la colonisation de la végétation pionnière par les espèces forestières.

CONCLUSION

Ce travail nous a permis, par le biais d'une approche zoologique et botanique de souligner l'importance de certains éléments qui jouent un rôle essentiel dans les mécanismes de la régénération forestière après coupe :

— le stock de graines du sol, son hétérogénéité, sa dynamique et les répercussions des modalités de défrichement sur l'orientation du recrû ;

— l'importance des rejets et drageons dans la reconstitution du sous-bois ;

— l'importance de la chiroptérochorie et de l'ornithochorie dans les processus de dissémination des espèces pionnières ;

— le rôle de certains vertébrés frugivores dans l'enrichissement du recrû en espèces forestières (en particulier les grands arbres !).

En tout point de la forêt primaire, il existe dans le sol un stock de graines d'espèces pionnières. Cependant, qualitativement et quantitativement, ce stock est très hétérogène, dépendant en grande partie de la répartition et de la composition floristique des chablis (ou recrûs) environnants. Ce stock joue un rôle très variable en fonction des conditions d'ouverture du milieu. Rappelons que dans les conditions naturelles, son expression dépend de la taille du chablis et des bouleversements du sol occasionnés par le déracinement des arbres (Putz, 1983 ; Riera, 1983). Après simple défrichement, l'essentiel de la régénération trouve son origine dans la réserve du sol. Cependant, un traitement par le feu détruit la quasi totalité des graines, et le compactage du sol par des engins lourds empêche l'expression de ce stock. Dans ces conditions, la régénération est due exclusivement aux apports ultérieurs par ornithochorie et chiroptérochorie en particulier et se trouve considérablement retardée. Sont apportées alors, non seulement des graines d'espèces pionnières normalement présentes

dans le sol de forêt primaire, mais également des espèces rudérales comme certains *Solanum* ou bien encore les Rubiaceae *Palicourea* et *Isertia*, dont les graines n'ont pas été mises en évidence dans le sol.

Il est intéressant de comparer le rôle du stock de graines du sol, d'une part dans le fonctionnement de l'écosystème forestier naturel et d'autre part dans la colonisation initiale suivant un défrichement. Dans les conditions naturelles, ce rôle est extrêmement limité : 1 000 graines par hectare et par an trouvent des conditions favorables à la germination sur un total de 2 millions de graines par hectare (de Foresta et Prévost, à paraître). Et sur ces 1 000 graines, combien donneront un arbre adulte ? On peut alors se demander si l'existence de ce stock de graines n'est pas en fait une conséquence secondaire des modalités de la dissémination des espèces pionnières en forêt primaire. Par contre, à la suite d'un défrichement et en l'absence de perturbations ultérieures, le rôle de ce stock est tout à fait fondamental : il permet notamment de prévoir les caractéristiques de la colonisation initiale, et d'affirmer l'équivalence de cette colonisation sur de grandes surfaces.

Dans les premiers temps de la régénération forestière, les espèces pionnières à vie brève et fructification précoce contribuent en grande partie à la reconstitution rapide d'un stock de graines du sol. Ce stock évolue quantitativement mais surtout qualitativement en fonction du temps. De ce fait, selon le laps de temps séparant deux coupes, la composition floristique du second recrû sera très variable : tendance à un appauvrissement en espèces pionnières à fructification tardive et à un enrichissement en espèces à fructification précoce.

Dans les très jeunes recrûs, ce sont les espèces pionnières qui imposent la physionomie de la végétation ; pour cette raison, les rejets, discrets à ce stade, sont considérés comme jouant un rôle mineur dans la régénération forestière. Bien qu'exceptionnellement certains rejets de grands arbres s'insèrent dans la voûte de la végétation pionnière, la majorité d'entre eux disparaît rapidement. Par contre, les rejets et drageons d'arbres et arbustes caractéristiques du sous-bois de la forêt primaire se maintiennent beaucoup mieux s'il n'y a pas eu de feu ou de compactage du sol, et ils contribuent à la reconstitution progressive du sous-bois. Ce phénomène, surprenant au premier abord, pourrait être attribué à certaines particularités adaptatives de ces végétaux : soumis à des traumatismes fréquents (chutes d'arbres et de branches) ils ont développé d'importantes capacités de régénération végétative.

En Guyane, la forêt primaire offre une grande variété de types de fruits (Sabatier, 1983) associée à une faune de vertébrés frugivores très riche (environ 50 espèces de mammifères et 150 espèces d'oiseaux). En revanche, la végétation pionnière se caractérise par une faible variété de types de fruits, associés à deux groupes principaux de disséminateurs : les chauves-souris et les petites espèces d'oiseaux. On peut rattacher cette « simplification » aux particularités des stratégies de reproduction des espèces pionnières, adaptées à la rareté et au caractère aléatoire des sites favorables à leur développement (trouées forestières).

L'étalement des productions fruitières augmente les chances, pour les graines dispersées, d'atteindre une trouée récente. De plus, les fruits mûrissant par petites quantités à la fois, représentent une source de nourriture peu rentable pour les grosses espèces de vertébrés, mais rentable pour les petites.

L'étude en cours de la composition chimique des pulpes d'un certain nombre d'espèces pionnières montre une faible concentration en composés nutritifs, représentés essentiellement par des substances rapidement assimilables

(sucres solubles, acides aminés libres). Ces particularités sont également peu compatibles avec les exigences métaboliques des gros vertébrés.

Ces caractéristiques phénologiques et biochimiques, associées aux caractéristiques morphologiques déjà décrites, favorisent la consommation de ces fruits par les petites espèces de vertébrés. Ornithochorie et chiroptérochorie peuvent être alors considérées comme deux « solutions », chacune d'elle étant associée à un syndrome particulier.

Au fur et à mesure de l'évolution du recrû, des vertébrés de plus grande taille (les mammifères *Caluromys philander*, *Potos flavus*, *Saguinus midas*, et les oiseaux, *Pteroglossus aracari*, *Ramphastos tucanus*, *R. vitellinus*, *Tinamus major*, *Psophia crepitans*, etc.) visitent périodiquement ces zones et disséminent alors des grosses graines d'espèces de forêt primaire, amorçant ainsi la colonisation progressive des milieux secondarisés. Ces mécanismes soulignent donc l'importance et l'étendue des relations mutualistes entre les plantes et les animaux frugivores dans le processus plus général de la reconstitution forestière.

SUMMARY

Processes leading to forest regeneration in a mature rain forest of French Guiana were studied on six plots representing initial stages of regeneration, from 2 to 10 years following clear-cutting.

The first woody species to appear in plots after tree felling are light demanding species growing from seeds remaining dormant in the rain forest soil. Such a « seed bank » is very heterogeneous, its composition being strongly influenced by the proximity of forest gaps and tree falls. Burning and increased soil compaction can prevent dormant seeds from germinating. Other seeds are disseminated by frugivorous bats and birds, yet other by wind. A few other regenerating plants are sucker shoots from cut stumps of shade tolerant species of the undergrowth, which grow easily beneath the canopy of pioneers.

The pioneer vegetation (Table I) is characterized by a low species richness : no more than 15 species (out of a grand total of 113 found 3.5 years after clear cutting), contribute to 85 % of the woody community. The seeds of these pioneer species are dispersed by bats and birds. Twenty species of frugivorous bats were observed in the study area, out of which only 4 (Table II) were abundant in the regenerating forest. Forty species of birds (Table III) also contribute to seed dispersal, out of which 16 species are restricted to second-growth. Some of these birds have a limited flight range and tend to disperse seeds more or less evenly around feeding trees. Other birds, particularly « lek » forming species (Pipridae), tend to defecate mainly around their traditional display grounds and generate a more aggregative dispersal of seeds. Some generalist species with a mixed insectivorous and frugivorous diet (*Turdus albicollis* and *Ramphocelus carbo*) are the first birds to colonize newly formed gaps in the forest.

The « seed rain » generated by bats during the night and by birds during the day, was measured (Table IV) both in the open and under the trees, using plastic collecting sheets. Only bats defecate in the open in a 50 metre wide belt bordering the forest edge. Seed rain generated by birds was observed only under isolated trees used as perches in the open, and to a lesser extent in the undergrowth of the mature forest.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE, D.Y. (1978). — Le rôle disséminateur des éléphants en forêt de Taï, Côte-d'Ivoire. *Terre et Vie*, 32 : 47-72.
- ALEXANDRE, D.Y. (1982). — Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte-d'Ivoire. *Candollea*, 37 : 579-588.
- ATRAMENTOWICZ, M. (1982). — Influence du milieu sur l'activité locomotrice et la reproduction de *Caluromys philander* (L.). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36 : 373-395.
- BAZZAZ, F.A. et PICKETT, S.T.A. (1980). — Physiological ecology of tropical succession. A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11 : 287-310.
- BETSCH, J.M., KLBERTUS, G., PROTH, J., BETSCH-PINOT, M.C., COUTEAUX, M.M., VANNIER, G. et VERDIER, B. (1980). — Effets à court terme de la déforestation à grande échelle de la forêt dense humide en Guyane française sur la microfaune et la microflore du sol. *Proc. VII Intern. Coll. Soil. Zool. Washington* : 472-490.
- BLANCANEAUX, P. (1979). — Les facteurs de la pédogénèse. In *Atlas de la Guyane*, C.N.R.S. et ORSTOM éditeurs.
- BONACCORSO, F.J. (1979). — Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bull. Fla. State Mus., Biol. Sci.*, 24 : 359-408.
- BOULET, R. (1978). — Existence de systèmes à forte différenciation latérale en milieu ferrallitique guyanais : un nouvel exemple de couverture pédologique en déséquilibre. *Sciences du Sol. Bull. A.F.E.S.*, 2 : 75-82.
- BOULET, R., BRUGIÈRE, J.M. et HUMBEL, F.X. (1979). — Relations entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale. *Sciences du Sol. Bull. A.F.E.S.*, 1 : 3-18.
- BOYE, M., CABAUSSEL, G. et PERROT, Y. (1979). — Climatologie. In *Atlas de la Guyane*, C.N.R.S. et ORSTOM éditeurs.
- BRINKMAN, W.L.F. et VIEIRA, A.N. (1971). — The effect of burning on germination of seeds, at different soil depths, of various tropical tree species. *Turrialba*, 21 : 77-82.
- BROKAW, M.V.L. (1984). — Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. In *Natural disturbance : an evolutionary perspective*. Academic Press. New York : 84-97.
- BUDOWSKI, G. (1965). — Distribution of tropical American rainforest species in the light of successional processes. *Turrialba*, 15 : 40-42.
- CASTRO e SANTOS, A. de (1980). — Essai de classification des arbres tropicaux suivant leur capacité de réitération. *Biotropica*, 12 : 187-194.
- 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. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35 : 341-435.
- CHARLES-DOMINIQUE, P. et COOPER, H. (sous presse). — Frugivorie et transport des graines de *Cecropia* par les chauves-souris de Guyane. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris.
- COOPER, H. et CHARLES-DOMINIQUE, P. (sous presse). — Etude photocolorimétrique des fruits consommés par les oiseaux et les chauves-souris. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris.
- MAC-DIARMID, R.W., RICKLEFS, R.E. et FOSTER, M.C. (1977). — Dispersal of *Stemmadennia donnell-smithii* (Apocynaceae) by birds. *Biotropica*, 9 : 9-25.
- DOS REIS, N.R. et GUILLAUMET, J.L. (1983). — Les chauves-souris frugivores de la région de Manaus et leur rôle dans la dissémination des espèces végétales. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 38 : 147-169.
- FENTON, M.B. et FLEMING, T.H. (1976). — Ecological interactions between bats and nocturnal birds. *Biotropica*, 8 : 104-110.
- FENTON, M.B., BOYLE, N.G.H., HARRISON, T.H. et OXLEY D.J. (1977). — Activity patterns, habitat use, and prey specialization by some African insectivorous bats. *Biotropica*, 9 : 73-85.
- FLEMING, T.H. et HEITHAUS, E.R. (1981). — Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica*, 13 : 45-53.

- FLORENCE, J. (1981). — *Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon*. Thèse de 3^e cycle. Université Louis-Pasteur, Strasbourg, 261 pp.
- FORESTA, H. de (1981). — *Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide*. Arbocel, Guyane française. Thèse de 3^e cycle. U.S.T.L. Montpellier, 114 pp.
- FORESTA, H. de (1983 a). — Hétérogénéité de la végétation pionnière en forêt tropicale humide : exemple d'une coupe papetière en forêt guyanaise. *Acta Oecol. (Oecol. Appl.)*, 4 : 221-235.
- FORESTA, H. de (1983 b). — Le spectre architectural : application à l'étude des relations entre architecture des arbres et écologie forestière. *Adansonia*, 5 : 295-302.
- FORESTA, H. de (sous presse). — Agriculture sur brûlis en forêt tropicale humide ; à propos du rôle du feu dans la compétition entre espèces cultivées et espèces pionnières. *Turrialba*.
- GARDNER, A. (1977). — Feeding habits. pp. 293-350. In *Biology of Bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part II. R.P. Baker, J.K. Jones jr. et D.C. Carter, eds. *Spec. Publ. Mus. Texas. Tech. Univ. Lubbock*, 13 : 1-364.
- GELY, A. (1983). — *La polyculture vivrière en Guyane française*. Thèse de 3^e cycle. Université Paul-Sabatier, Toulouse, 214 pp.
- GOMEZ-POMPA, A. et VASQUEZ-YANES, C. (1976). — *Estudia sobre sucesion secundaria en los Tropicos Calido-Humedos : el ciclo de vida de las especies secundarias*. In *Regeneracion de Selvas*, Gomez Pompa, A., Vasquez-Yanes, C., del Amo Rodriguez, S., Butanda Cervera A., eds. Compania Editorial Continental S.A., Mexico : 579-593.
- GOODWIN, G.G. et GREENHALL, A.M. (1961). — A review of the bats of Trinidad and Tobago. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 122 : 187-302.
- GRANVILLE, J.J. de (1979). — Végétation. In *Atlas de la Guyane*, C.N.R.S. et ORSTOM, éditeurs.
- GREENBERG, R. (1981). — Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica*, 13 : 215-223.
- GREENHALL, A.M. (1965). — Sapucaia nut dispersal by greater spear nosed bats in Trinidad. *Carrib. J. Sci.*, 5 : 167-171.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. et TOMLISON, P.B. (1978). — *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer Verlag Eds. xvii et 441 pp.
- HARPER, J.L. (1977). — *Population biology of plants*. Academic Press, London, xxiv et 892 pp.
- HARTSHORN, G.S. (1978). — Treefall and tropical forest dynamics. In *Tropical trees as living systems*, Tomlison, P.B. & Zimmermann, H.H. eds. Cambridge University Press : 617-638.
- HARTSHORN G.S. (1980). — Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, 12, Suppl. *Tropical succession* : 23-30.
- HEITHAUS, E.R. (1982). — Coevolution between bats and plants. In *Ecology of Bats*, Kunz, H. éd., Plenum Press, New York-London : 327-368.
- HEITHAUS, E.R. et FLEMING, T.H. (1978). — Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecol. Monogr.*, 48 : 127-143.
- HEITHAUS, E.R., FLEMING, T.H. et OPLER, P.A. (1975). — Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56 : 841-854.
- HOWE, H.F. (1979). — Fear and frugivory. *Am. Nat.*, 114 : 925-931.
- HOWE, H.F. et Van de KERCKHOVE, G.A. (1981). — Removal of Wild Nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology*, 62 : 1093-1106.
- HOWE H.F. et Van de KERCKHOVE, G.A. (1979). — Seed dispersal by birds and the fecundity of a tropical tree. *Ecology*, 60 : 180-189.
- HUMBEL, F.X. (1978). — Caractérisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, des sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. *Sciences du Sol. Bull. A.F.E.S.*, 2 : 83-93.
- JIMBO, S. et SCHWASSMANN, H.O. (1967). — Feeding behavior and the daily emergence pattern of *Artibeus jamaicensis* Leach (Chiroptera, Phyllostomatidae). *Atas Simp. Biota Amazonica*, 5 : 239-253.

- KARASOV, W.H. (1981). — Daily energy expenditure and the cost of activity in a free-living mammal. *Oecologia*, 51 : 253-259.
- KARTAWINATA, K., RISWAN, S. et SOEDJITO, H. (1980). — The floristic change after disturbance in lowland Dipterocarp forest in East Kalimantan, Indonesia. In *Tropical ecology and development, Proc. V Intern. Symp. Trop. Ecol.*, Kuala Lumpur : 47-54.
- KRAMER, F. (1983). — De natuurlijke verjonging in het Goenoeng Gedeh complex. *Tectoria*, 26 : 156-185.
- LESCURE, J.P., PUIG, H., RIERA, B., LECLERC, D., BEECKMAN, A., BENETEAU, A. (1983). — La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Oecologica (Oecol. Gener.)*, 4 : 237-251.
- LIEBERMAN, D., SWAINE, M.D., LIEBERMAN, M. (1979). — Seed dispersal by baboons in the Shai Hills, Ghana. *Ecoogy*, 60 : 65-75.
- LOPEZ-QUILES, M. VAZQUEZ-YANES, C. (1976). — Estudios sobre germinación de semillas en condiciones naturales controladas. In *Regeneración de selvas*, Gomez-Pompa, A., Vazquez-Yanes, C., del Amo Rodriguez, S. et Butaranda Cervera, A., eds. Compania Editorial Continental S.A., Mexico : 250-262.
- MAURY-LECHON, G. (1978). — Régénération forestière en Guyane française, recrû sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide (ARBOCEL). *Bois et forêts des Tropiques*, 197 : 3-21.
- MAURY-LECHON, G. (1982). — Régénération forestière sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide de Guyane française. *C.R. Acad. Sci., Paris*, III, 294 : 975-978.
- MORRISON, D.W. (1978 a). — Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat, *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 59 : 716-723.
- MORRISON, D.W. (1978 b). — On the optimal searching strategy for refuging predators. *Am. Nat.* 112 : 925-934.
- MORRISON, D.W. (1980). — Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia*, 45 : 270-273.
- OLDEMAN, R.A.A. (1974). — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mémoires ORSTOM*, Paris, 73, 204 pp.
- PIJL Van der (1957). — The dispersal of plants by bats. *Acta Bot. Neerl.*, 6 : 291-315.
- PRÉVOST, M.F. (1981). — Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de la forêt primaire en Guyane. *Turrialba*, 31 : 121-127.
- PRÉVOST, M.F. (1982 a). — Comportement de *Cecropia obtusa* et de *Cecropia sciadophylla* dans les premiers stades de la régénération forestière, piste de Saint-Elie (Guyane). *Bull. ECEREX*, 6 : 231-240.
- PRÉVOST, M.F. (1982 b). — Importance des rejets dans les premiers stades de la régénération forestière après coupe ; piste de Saint-Elie (Guyane). *Bull. ECEREX*, 6 : 241-264.
- PRÉVOST, M.F. (1983). — Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 38 : 121-145.
- PUIG, H. (1979). — Production de litière en forêt guyanaise : résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 115 : 338-346.
- PUTZ, F.E. (1983). — Treefall pits and mounds, hurried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 64 : 1069-1074.
- RIERA, B. (1983). — *Chablis et cicatrization en forêt guyanaise (Forêt de la piste de Saint-Elie)*. Thèse de 3^e cycle. Université Paul-Sabatier, Toulouse. 238 pp.
- RISWAN, S. (1982). — *Ecological studies on primary, secondary and experimentally cleared mixed Dipterocarp forest and Heranga forest in East Kalimantan, Indonesia*. Ph. D. Thesis, Aberdeen University.
- ROOSMALEN, M.G.M. van (1980). — *Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the Black Spider Monkey (Ateles paniscus paniscus Linnaeus 1758) in Surinam*. Ph. D. Thesis, Wageningen, VII et 175 pp.
- SABATIER, D. (1983). — *Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses*. Thèse de 3^e cycle. Montpellier U.S.T.L., 238 pp.

- SARRAILH, J.M. (1980). — L'écosystème forestier guyanais. Etude écologique de son évolution sous l'effet des transformations en vue de sa mise en valeur. *Bois et forêts des Tropiques*, 189 : 31-36.
- SASTRE, C. (1980). — Fragilité des écosystèmes guyanais : quelques exemples. *Adansonia*, Sér. 2. 19 : 435-449.
- SCHULZ, J.P. (1960). — Ecological studies on the rain forest in Northern Suriname. *Proc. K. Ned. Akad. Wet., Afd. Natuurk.*, Reeks 253 (1), 267 pp.
- SNOW D.W. (1966). — A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in a tropical forest. *Oikos*, 15 : 274-281.
- STEENIS C.G.G.J. van (1956). — Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation. UNESCO, *Proc. Kandy Symposium*, 212-215.
- SYMINGTON, C.F. (1933). — The study of secondary growth on rain forest sites in Malaya. *Malayan Forester*, 2 : 107-117.
- THOMAS, D. (1982). — *The ecology of an African savanna fruit bat community : Resource partitioning and role in seed dispersal*. PhD Thesis, Aberdeen, x et 206 pp.
- UHL, C., CLARK, K., CLARK, H., MURPHY, P. (1981). — Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. *J. Ecol.*, 69 : 631-649.
- UHL, C. et CLARK, K. (1983). — Seed ecology of selected Amazon Basin successional species. *Bot. Gaz.*, 144 : 419-425.
- VASQUEZ-YANES, E. (1980). — Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rapido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Tropical Ecol.*, 21 : 103-112.
- WERNER, P.A. (1976). — Ecology of plant populations in sucesional environments. *Systematic Botany*, 1 : 246-268.
- WHITMORE, T.C. (1975). — *Tropical rain forest of the Far East*. Oxford University Press, XIII et 282 pp.
- WHITMORE, T.C. (1978). — Gaps in the forest canopy. In *Tropical trees as living systems*, Tomlison, P.B. & Zimmermann, M.H. eds., Cambridge University Press : 639-655.
- WHITMORE, T.C. (1982). — On pattern and process in forests. In *The plant community as a working mechanism*. Blackwell Scientific Publ., 45-59.
- WHITMORE, T.C. (1983). — Secondary succession from seed in tropical rainforests. *Forestry abstracts*, 44 : 767-779.
- WUNDER, B.A. (1975). — A model for estimating metabolic rates of active or resting mammals. *J. Theor. Biol.*, 49 : 345-354.