

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE PARIS VI

SPECIALITE :

Biologie Végétale Tropicale

Présentée

Par *Jean-Paul LESCURE*

Pour obtenir le grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE PARIS VI

Sujet de la thèse :

*La reconstitution du couvert végétal après agriculture sur brûlis  
chez les Wayãpi du Haut Oyapock (Guyane Française)*

Soutenue le 17 janvier 1986,

devant un jury composé de :

Monsieur le Professeur *Francis HALLE*

Monsieur le Professeur *Roelof OLDEMAN*

Monsieur *Henri POUPON*

Monsieur le Professeur *Henri PUIG*

Monsieur le Professeur *Jean-Pierre TROY*

LA RECONSTITUTION DU COUVERT VEGETAL  
APRES AGRICULTURE SUR BRÛLIS CHEZ  
LES WAYËPI DU HAUT OYAPOCK  
( GUYANE FRANÇAISE )

Jean-Paul Lescure

( 1986 )

## Résumé.

Dans le travail présenté ci-dessous, l'auteur tente de dégager les grands traits de la reconstitution du couvert végétal après agriculture sur brulis. Le terrain choisi, au sud de la Guyane française, est habité par un petit groupe amérindien, les Wayãpi, qui vit traditionnellement et dont la mémoire collective permet de retrouver dans la forêt les anciens abattis laissés en friche après l'abandon des cultures. Dans un premier temps, la forêt primaire est présentée sous ses aspects structuraux et floristiques et l'originalité, pour la Guyane, de ce dernier est soulignée. Puis, différentes parcelles en régénération, dont l'âge varie de six mois à environ cent ans, sont analysées au niveaux architectural, structural et floristique. Les données ainsi mises en évidence sont interprétées en terme d'évolution dans le temps de la végétation et permettent de proposer un schéma du processus de reconstitution.

à

Peletili

"mouette rieuse américaine"

petit oeil noir et curieux

toujours présent

de la Mana à l'Oyapock.

## Avant -Propos.

Le travail de terrain qui se trouve à l'origine de ce texte a été réalisé au cours de quatre missions dans la région du Haut Oyapock entre septembre 1974 et mars 1976, totalisant environ quatre mois de terrain effectif; près de la moitié de ce temps fut consacré à l'inventaire de la forêt primaire, le reste à l'étude des parcelles de régénération.

Une partie des données architecturales que le lecteur trouvera ici a été présentée au 4<sup>ème</sup> Congrès d'Ecologie Tropicale à Panama en 1977, et publiée dans Vegetatio en 1978.

Un temps assez long s'est écoulé avant que je puisse exploiter plus à fond les données récoltées. La première raison découlait du fait que les données floristiques avaient été récoltées essentiellement sous forme d'échantillons stériles et de noms vernaculaires wayãpi. Mais entre 1974 et 1980 un herbier wayãpi de référence a été constitué; il comprend environ 2500 numéros de de Granville, Grenand, Haxaire, Prévost et moi-même. Les déterminations des échantillons furent effectuées peu à peu et ont permis d'établir une correspondance entre la nomenclature wayãpi et les noms scientifiques dont une première présentation fut donnée par Grenand en 1980.

La deuxième raison provenait du fait que l'originalité pressentie de la forêt primaire dans la région du Haut Oyapock ne pouvait être valablement présentée qu'en termes comparatifs avec d'autres forêts guyanaises; les données apportées par les études à ECEREX ont donc été nécessaires pour établir cette comparaison et faire ressortir l'originalité de la forêt du Haut Oyapock.

Au cours du travail de terrain, j'ai utilisé, pour décrire les parcelles en régénération, la méthode architecturale telle qu'elle avait été présentée, à l'époque, par R.A.A. Oldeman. Comme toute méthode basée sur l'observation de l'occupation de l'espace, elle est relativement longue à mettre en oeuvre et ne favorise pas la multiplication des observations. Les comparaisons statistiques du matériel ainsi obtenu sont donc limitées; si j'ai tenté de tirer partie ici de certaines données quantitatives, c'est en restant conscient que le problème de la représentativité des échantillons choisis demeure. Le schéma général de l'évolution du couvert végétal proposé à la fin de ce texte doit donc être compris comme une proposition demandant à être confrontée à des travaux ultérieurs.

Je voudrais enfin remercier tous ceux qui de près ou de loin, ont contribué à ce travail, que ce soit par leurs connaissances, conseils ou suggestions, ou par leur présence et leur amitié.

Soyez donc ici remerciés, Miso, Yawalu, Alasuka, Ilipe, Kwataka, botanistes wayãpi, pour m'avoir guidé à travers vos forêts et entrouvert les portes de votre culture au contact de laquelle on ne peut qu'insidieusement, se transformer;

Françoise et Pierre Grenand, pour l'enthousiasme que vous avez su créer autour des recherches ethno-écologiques menées à Trois Sauts et la chaleur de vos discussions auprès de votre feu;

Roelof Oldeman et Fancis Hallé, pour votre enseignement patient, vos critiques amicales, et votre présence à ce jury;

Henri Puig, pour cette chaleureuse collaboration au cours du programme ECEREX et pour avoir accepté de présenter cette thèse dans le cadre de ton laboratoire;

René Boulet, pour m'avoir fait découvrir avec tant de modestie, quelques secrets de la terre;

Marie-Françoise Prévost, Hubert de Foresta, Bernard Riera, Daniel Sabatier, Claudie Haxaire, pour je ne sais combien de discussions chaleureuses et pour vos travaux qui m'ont aidé à écrire ce texte;

Jean-Louis Guillaumet, pour tes conseils et critiques et pour ce rôle de parrain que tu as bien voulu jouer pour moi, toujours amicalement, à l'ORSTOM;

Georges Elfort et Twinny, princes du fleuve et des grands-bois, pour vos prouesses nautiques, votre entrain et votre gentillesse, tout au long des grands fleuves guyanais dont seuls les rives sont impassibles;

Georges Cremers, Jean-Jacques de Granville, Venise Marquette, pour ces quelques années agréables au laboratoire de botanique de Cayenne;

Jean-Marie Brugière, Jean Hervieu, Jean Tissandier, Directeurs successifs du Centre ORSTOM de Cayenne, pour y avoir toujours assuré une ambiance de travail agréable;

Henri Poupon et Jean-Pierre Troy, enfin, pour avoir accepté de faire partie du jury de cette thèse et d'en être rapporteurs.

Table des matières.

	page
0. Introduction	1
I. Quelques notions sur l'analyse architecturale de la végétation	4
II. Quelques éléments d'information sur le milieu naturel du Haut Oyapock	8
II.1. Situation géographique	8
II.2. Climatologie	8
II.3. Géologie	9
II.4. Pédologie	11
III. Le milieu végétal	13
III.1. La forêt à Peñla? ‡	14
III.1.1. Les effectifs des classes de diamètre	14
III.1.2. Les surfaces terrières	18
III.1.3. La phytomasse	18
III.1.4. Les chablis	20
III.1.5. La composition floristique	21
IV. Le milieu humain et les techniques agricoles; quelques éléments d'information	37
V. Observations	
V. Observations sur quelques parcelles d'âges différents	40
V.1. Les premiers stades	40
V.2. L'abattis d'un an	44
V.3. Deux ans et demi	46
V.4. Trois ans et demi	52
V.5. Quatre ans	53
V.6. Dix ans	58
V.7. Vingt trois ans	62
V.8. Trente trois ans	65
V.9. Forêt secondaire d'environ cent ans	70
V.10. Témoin en forêt primaire	74
VI. L'évolution de la couverture végétale au cours de la succession	78
VI.1. L'évolution de la structure de la végétation	78
VI.2. L'évolution de la surface terrière	81
VI.3. L'évolution de la phytomasse	83
VI.4. L'évolution de l'architecture	88
VI.5. L'évolution quantitative des ensembles du présent et d'avenir	93
VI.6. L'évolution floristique	94
VII. CONCLUSION: principaux caractères de l'évolution du peuplement arborescent après agriculture sur brulis.	103
VIII. Postface : l'impact de l'agriculture wayãpi sur la végétation	109
IX. Bibliographie	111
X. Tables annexes	124



Liste des tableaux.

	page
1. Données climatiques	10
2. Effectifs des classes de diamètre dans la forêt de Peula <sup>?</sup> ‡	16
3. Surfaces terrières en M <sup>2</sup> Ha <sup>-1</sup> pour trois forêts guyanaises	19
4. Paramètres a et b des relations allométriques calculées à St. Elie pour les phytomasses caulinaires et foliaires	19
5. Phytomasse estimée des ligneux érigés pour un hectare de forêt à Peula <sup>?</sup> ‡	22
6. Indices de diversité	24
7. Importance relative des principaux taxons selon les critères de fréquence, densités et surfaces terrières	26
8. Fréquence des espèces indicatrices d'anciens chablis	32
9. Principales lianes à Peula <sup>?</sup> ‡	36
10. Principales espèces à un an; densités relatives et fréquences relatives en %	47
11. Abattis d'un an, flore des ligneux érigés sauvages, indices de diversité	47
12. Abattis d'un an, espèces lianescentes et herbacées sauvages	47
13. Deux ans et demi: densités relatives des principales espèces de ligneux érigés	49
14. Trois ans et demi: densités relatives des principales espèces de ligneux érigés	52
15. Quatre ans: densités relatives des principales espèces de ligneux érigés	57
16. Dix ans: densités relatives des principales espèces de ligneux érigés	60
17. Vingt trois ans: densités relatives des principales espèces de ligneux érigés	63
18. Trente trois ans: densités relatives des principales espèces de ligneux érigés	67
19. Environ cent ans: densités relatives des principales espèces de ligneux érigé	72
20. Forêt primaire: densités relatives des principales espèces de ligneux érigés	75
21. Population ligneuse érigée: évolution des effectifs des classes de hauteur et de diamètre; effectifs rapportés à l'hectare	79
22. Evolution des surfaces terrières	82
23. Evolution de la phytomasse des ligneux érigés en fonction du temps	85
24. Evolution des phytomasses épigées en fonction du temps dans différentes stations tropicales	87
25. Relation entre phytomasse et âge des parcelles; paramètres a et b et coefficients de corrélation R des droites de régression	87
26. Evolution de la diversité floristique	95

LISTE DES FIGURES

- 1.- Schéma théorique de la morphogenèse d'un arbre.
- 2.- Carte de la région étudiée.
- 3.- Carte des isohyètes en Guyane et distribution des précipitations dans trois stations.
- 4.- Effectifs cumulés des classes de diamètres pour quelques forêts guyanaises.
- 5.- Relations entre densités et diamètres pour quelques forêts guyanaises; individus de plus de 20 cm de diamètre.
- 6.- Relations entre densités et diamètres pour quelques forêts guyanaises; individus de plus de 10 cm de diamètre.
- 7.- Distributions des effectifs et des surfaces terrières par classe de diamètre à Peñla'í.
- 8.- Surface terrière relative par classe de diamètre à Peñla'í.
- 9.- Surface terrière suivant la limite inférieure d'échantillonnage à Peñla'í.
- 10.- Peñla'í, forêt primaire: effectifs par classes de diamètre pour quelques familles; comparaison avec Ecerex.
- 11.- Peñla'í, forêt primaire.
- 12.- Peñla'í; composition floristique des ensembles structuraux.
- 13.- Peñla'í, forêt primaire; parcelles comportant une ou plusieurs espèces indicatrices d'anciens chablis.
- 14.- Trois-Sauts, végétation de deux ans et demi; paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 100 m<sup>2</sup>.
- 15.- Trois-Sauts, végétation de deux ans et demi; profil architectural de la parcelle.
- 16.- Trois-Sauts, végétation de trois ans et demi; paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 100 m<sup>2</sup>.
- 17.- Trois-Sauts, végétation de trois ans et demi; profil architectural de la parcelle.
- 18.- Trois-Sauts, végétation de quatre ans; paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 150 m<sup>2</sup>.
- 19.- Trois-Sauts, végétation de quatre ans; profil architectural de la parcelle.
- 20.- Trois-Sauts, végétation de dix ans; paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 200 m<sup>2</sup>.

- 21.- Trois-Sauts, végétation de quatre ans; profil architectural de la parcelle.
- 22.- Trois-Sauts, végétation de 23 ans; paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 200 m<sup>2</sup>.
- 23.- Trois-Sauts, végétations de vingt-trois ans; profil architectural de la parcelle.
- 24.- Trois-Sauts, végétation de vingt-trois ans; architecture schématique de la parcelle.
- 25.- Trois-Sauts, végétation de trente trois ans; paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 900 m<sup>2</sup>.
- 26.- Trois-Sauts, végétation de trente trois ans; profil architectural de la parcelle.
- 27.- Trois-Sauts, végétation d'environ 100 ans; paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 900 m<sup>2</sup>.
- 28.- Trois-Sauts, végétation d'environ 100 ans; profil architectural de la parcelle.
- 29.- Trois-Sauts, forêt primaire; paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 900 m<sup>2</sup>.
- 30.- Trois-Sauts, forêt primaire; profil architectural de la parcelle.
- 31.- Trois-Sauts, évolution de la densité: dynamique des classes de hauteur.
- 32.- Trois-Sauts, évolution de la densité: dynamique des petites classes de hauteur.
- 33.- Trois-Sauts; évolution de la densité: dynamiques comparées des classes de hauteur et de classes de diamètre.
- 34.- Trois-Sauts ; évolution de la surface terrière comparée aux données de Taï.
- 35.- Trois-Sauts; évolution de la phytomasse comparée à quelques données bibliographiques.
- 36.- Trois-Sauts; schéma de l'évolution architecturale au cours de la reconstitution du couvert végétal.
- 37.- Trois-Sauts; dynamique des taxons au cours de la reconstitution du couvert végétal.
- 38.- Trois-Sauts; schéma synthétique de la reconstitution du couvert végétal.
- 39.- Schéma théorique d'une reconstitution à caractère équien ou non équien.

## INTRODUCTION

Cette étude s'inscrit dans le cadre d'un programme de recherches pluridisciplinaires portant sur l'écologie culturelle - au sens anglo-saxon du terme, des Wayãpi, groupe amérindien de Guyane française, encore relativement isolé. Ce programme est né sous l'impulsion de Pierre et Françoise GRENAND, et ses grandes lignes ont été présentées par LES-CURE (1976). L'étude qui suit se propose de décrire la forêt aux environs du village de TROIS SAUTS, situé sur le haut OYAPOCK, ainsi que les mécanismes de régénération qui lui permettent de se reconstituer sur les parcelles utilisées par les villageois pour l'agriculture sur brûlis, puis abandonnées.

La méthode utilisée ici peut être qualifiée de synchronique. Utilisée par de nombreux auteurs (ALEXANDRE 1980, BUDOWSKI 1961, EWEL 1971, FÖLSTER 1976, KAHN 1982, KELLMAN 1970, de NAMUR 1978, SASTRE 1975)\*, elle consiste à rechercher, par une enquête ethnologique, des parcelles laissées en jachère après l'abandon des cultures, parcelles dont la population garde en mémoire la date d'exploitation. Ainsi, dans un même temps mais en des lieux divers, on observe des populations végétales d'âges différents. A partir de ce matériel, on tente de retracer les étapes de la reconstitution du couvert végétal et d'en faire apparaître les mécanismes. L'enquête ethnologique préalable à notre travail a été réalisée par P. GRENAND.

Cette méthode présente un inconvénient majeur résultant du fait que les différences observées entre deux parcelles d'âges différents ne sont pas forcément imputables à la seule différence d'âge. D'autres facteurs peuvent entrer en jeu tels que les façons culturales utilisées (KELLMAN 1970), les facteurs édaphiques, les distances séparant les parcelles cultivées de la forêt, la présence ou l'absence de porte-graines proches etc... Des observations répétées sur différentes parcelles de même âge seraient donc nécessaires pour quantifier la variabilité des observations, mais elles ne sont pas toujours réalisables, soit par manque de temps, soit par impossibilité de localisation et de datation.

\* et aussi de NAMUR & GUILLAUMET 1978.

La méthode est donc criticable, et l'on ne peut s'attendre à dégager de fines variations des parcelles observées. Les informations obtenues permettent cependant d'esquisser les grands traits de la reconstitution du couvert végétal sur une assez longue période, ce qu'une autre méthode, que l'on peut qualifier, par opposition, de diachronique, utilisée par d'autres auteurs (CROW 1980, de FORESTA 1981, 1983, PREVOST 1981 a & b, 1982 a & b, SWETSLOOT 1981), ne peut apporter en dehors de circonstances permettant d'assurer un suivi exceptionnel. Cette méthode consiste en effet à observer la reconstitution du couvert végétal sur une même parcelle durant de longues années. L'observation de parcelles parallèles, ou de différents sites d'une grande parcelle, permet de mettre en évidence la variabilité et d'en rechercher les causes. Mais, à notre connaissance, elle ne permet d'observer que des phénomènes à court terme. Il est bien évident que si une telle méthode peut être suivie pendant de nombreuses années, elle remplacera avantageusement la première. Néanmoins, les deux méthodes sont actuellement complémentaires, les résultats de la première pouvant être interprétés à la lumière de ceux de la seconde.

Signalons enfin que le travail de terrain, déjà ancien (1974-1976) a été réalisé en vue de l'étude architecturale de la reconstitution du couvert végétal. Une première publication a rendu compte de cette analyse (LESCURE 1978). Plus tard, il nous a semblé que l'information obtenue sur le terrain, quoique souvent incomplète surtout à des niveaux autres qu'architecturaux, pouvait se prêter à d'autres analyses au niveau structural et floristique; le manque de répétitions conférait une faiblesse certaine à ces analyses et nous a longtemps retenu d'en rendre compte dans une publication; par la suite, considérant qu'il était dommage de ne pas verser ces données -si incomplètes soient-elles- au vaste dossier de la reconstitution du couvert végétal en milieu amazonien, nous avons décidé d'écrire ce texte. Les données qui seront présentées doivent donc être interprétées avec prudence, particulièrement celles concernant la floristique; le lecteur ne devra jamais oublier que la variabilité pour un âge considéré peut être importante. Ceci dit l'expérience récente que nous avons de l'Amazonie équatorienne nous permet d'affirmer que la variabilité à Trois-Sauts est sans commune mesure avec

celle observée chez les Sionas et les Sécoyas du Rio Aguarico, par exemple, où la diversité des façons culturales, beaucoup plus grande que chez les Wayãpi, influence considérablement la reconstitution du couvert végétal, certaines d'entre elles aboutissant à des phases de blocage semblables à celles décrites par KAHN (1982) en Côte d'Ivoire. La variabilité édaphique des parcelles cultivées à Trois-Sauts n'a pas non plus été soulignée par BOULET (1975). Nous pensons donc que les schémas généraux présentés à la fin de cette étude représentent assez bien les différentes dynamiques floristiques, structurales et architecturales, dont procède la reconstitution du couvert végétal après agriculture sur brûlis chez les Wayãpi.

I.- Quelques notions sur l'analyse architecturale de la végétation.

Dans l'étude présente, il sera fait appel régulièrement aux différents concepts proposés par HALLE & OLDEMAN (1970), OLDEMAN (1974 a & b, HALLE & al. (1978), OLDEMAN (1983). Nous les résumerons ici.

Au début de sa vie, après sa germination, un arbre édifie un modèle qui correspond à l'un de ceux décrits par HALLE & OLDEMAN (1970), en utilisant les processus de croissance de l'axe primaire, de ramification et de mise en place de la sexualité. Ultérieurement, et dans des conditions écologiques favorables, cet arbre peut mobiliser des méristèmes restés inactifs lors de l'édification du modèle initial; le fonctionnement de ces méristèmes aboutit à la réalisation de réitérations de tout ou partie du modèle initial.

En forêt, les arbres conformes au modèle initial ou présentant quelques réitérations, survenues souvent à la suite de traumatismes des méristèmes édificateurs du modèle initial, sont des arbres d'avenir. Ceux dont les réitérations sont nombreuses et apparaissent souvent sous forme de vagues successives de réitérations, aboutissant à l'expansion spatiale maximale de l'individu, sont des arbres du présent. Enfin, ceux dont l'architecture se dégrade du fait de l'âge ou des contraintes de l'environnement, sont des arbres du passé. Il faut souligner que la distinction entre arbre d'avenir, du présent ou du passé n'implique pas une connaissance de leur âge et de leur relations d'âge. En effet, un arbre d'avenir n'est pas obligatoirement plus jeune qu'un arbre du présent; il représente seulement un individu possédant toujours un grand potentiel d'expansion spatiale. Dans le cas, probablement fréquent, d'une mort précoce, ou d'un accident entraînant une décrépitude de l'architecture, cet arbre passera directement de l'état d'avenir à celui du passé.

---

Figure 1: Schéma théorique de la morphogenèse d'un arbre.

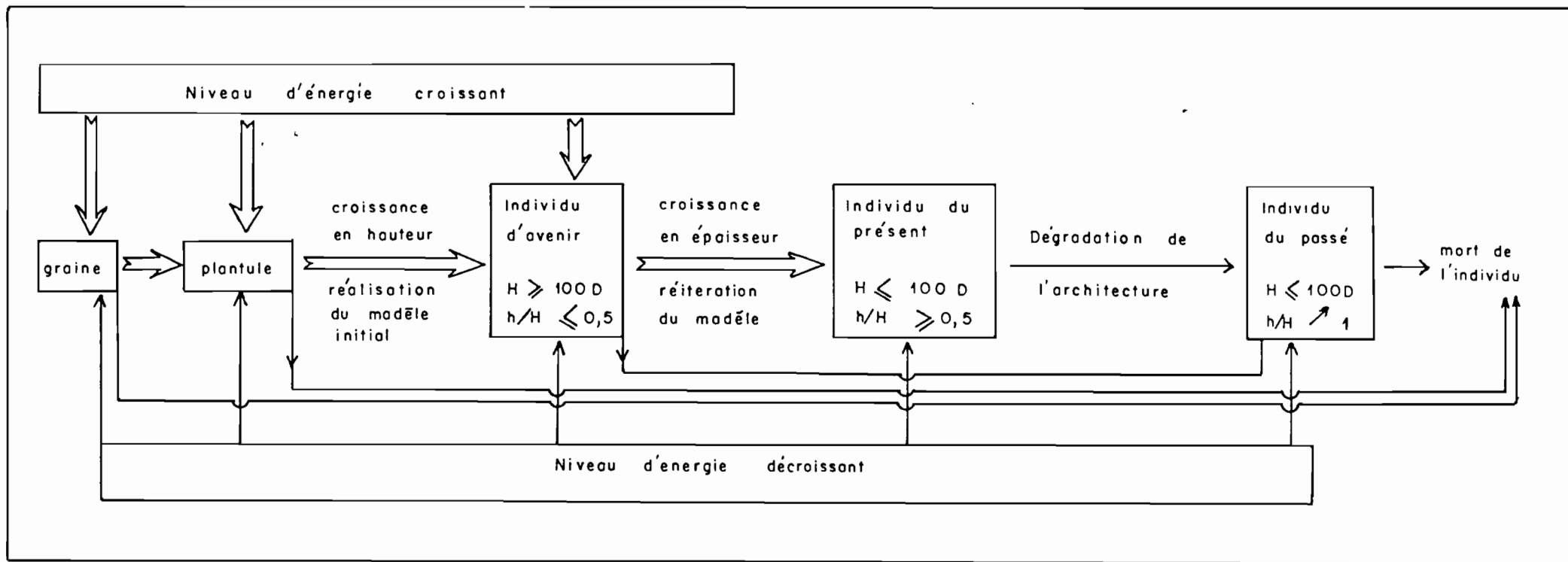


Figure 4



La détermination, dans une population, de l'état architectural des individus ne saurait aboutir à une distinction de classes d'âge dans cette population. La figure 1 résume les différentes étapes de la vie d'un arbre, sous influence des niveaux, croissants ou décroissants, d'énergie du milieu ambiant.

Toujours d'après OLDEMAN, les vagues successives de réitérations sont accompagnées d'une forte croissance en épaisseur du tronc, permettant à l'arbre de faire face à un flux d'énergie de plus en plus intense. Pour les arbres de la forêt guyanaise, la valeur du rapport de la hauteur totale au diamètre passe de moins de 100 à plus de 100. On peut dire qu'un arbre d'avenir a un comportement d'exploration verticale, à la recherche de la lumière, caractérisé par un tronc mince et élancé ainsi que par une cime peu étalée dans le plan horizontal. Un autre trait morphologique des arbres d'avenir réside dans la valeur du rapport entre hauteur de fût libre (h) et hauteur totale (H), inférieure, égale ou supérieure à 50%; le passage à l'état du présent puis à celui du passé, s'accompagne généralement d'une augmentation de la valeur de ce rapport. Cette évolution architecturale de l'arbre est schématisée par la figure 1.

Dans une forêt bien structurée, tous ces états architecturaux sont représentés; les arbres d'avenir forment l'ensemble d'avenir, ceux du présent l'ensemble du présent, et ceux du passé l'ensemble du passé. De plus, dans l'ensemble du présent, les arbres se répartissent en ensembles structuraux qui s'étagent dans le plan vertical à des hauteurs bien définies. Ces ensembles structuraux sont liés à la composition floristique de la forêt, chaque espèce arborescente s'établissant, selon son potentiel de croissance, dans l'un des ensembles structuraux. La stratification ainsi définie ne doit pas être confondue avec la stratification généralement distinguée en forêt qui ne rend pas compte de l'état morphogénétique des individus et découpe arbitrairement des tranches horizontales dans la population entière; les ensembles structuraux eux, n'englobent que les arbres du présent qui ne présentent plus de potentiel de croissance important.

Pour chaque ensemble structural, le lieu géométrique des points d'apparition des plus fortes réitérations des individus qui composent l'ensemble, constitue une surface plus ou moins ondulée, la surface d'inversion. Elle correspond à la hauteur à laquelle la tendance à produire des axes longs et peu feuillés (troncs et ramifications), s'inverse en une tendance à édifier des axes réitérés de plus en plus petits et feuillés, qui aboutit à la réalisation de toutes petites réitérations au pourtour de la cime. Cette inversion morphologique détermine des concentrations maximales de biovolumes à des niveaux définis de l'espace, et ces biovolumes modulent les gradients verticaux de luminosité et d'humidité, les valeurs réelles aux différents niveaux étant en fait supérieures ou inférieures à celles que l'on pourrait déduire d'un gradient moyen.

La forêt bien structurée possède un quatrième ensemble, l'ensemble infrastructural, composé des méristèmes actifs. De plus, il existe un complément infrastructural, composé de graines et des méristèmes restés inactifs mais pouvant entrer en jeu dans les mécanismes de cicatrisation et de régénération qui résultent de l'apparition des chablis.

La forêt se régénère elle-même de place en place; elle est en fait composée d'une mosaïque de phases sylvigénétiques dont chaque élément s'étend sur la superficie d'un ancien chablis, et représente un état plus ou moins avancé de la régénération. Chacun de ces éléments représente une éco-unité, c'est à dire un ensemble de plantes ayant commencé à croître sur une surface donnée à un moment donné (OLDEMAN 1983). Chacune de ces éco-unités poursuit sa sylvigénèse, passant par différentes phases sylvigénétiques. Certaines phases sont architecturalement stables, jusqu'à ce que, perturbées, elles laissent place à des phases dynamiques qui vont tendre à réaliser une architecture stable, etc...

Tous ces concepts sont à la base du présent travail. L'étude de la forêt primaire est axée sur la floristique, mais nous avons tenté, avec les éléments dont nous disposons, de dégager l'importance des jeunes phases sylvigénétiques par rapport aux phases plus âgées dans la forêt. Ceci ne saurait se comprendre si l'on s'en tenait à la notion de climax qui laisse entendre une certaine homogénéité découlant d'une évolution au

cours de la succession. L'existence de la mosaïque forestière mise en évidence par AUBREVILLE (1938) puis analysée par OLDEMAN (1974a), HALLE et al. (1978), WHITHMORE(1975,1978,1982), vient moduler la notion de climax et explique l'hétérogénéité, mais la notion d'équilibre demeure; il ne s'agit plus de l'équilibre d'une structure verticale mais d'un équilibre dans la répartition et la fréquence des phases sylvigénétiques, c'est-à-dire de l'équilibre d'une structure horizontale; climax et mosaïque ne sont pas en contradiction, la deuxième théorie enrichissant en fait la première.

Dans l'étude de la régénération que nous proposons ici, l'accent a été mis sur la reconstitution de l'architecture de la population ligneuse érigée, c'est-à-dire sur la manière dont cette population occupe l'espace aérien et s'y développe. Pour ce faire nous avons utilisé les concepts développés par OLDEMAN mais certains obstacles sont apparus. Les notions d'arbres du présent, d'ensemble structural, posent souvent des problèmes d'application aux végétations pionnières. Pour décrire ces situations, nous avons parfois dû sortir de la terminologie d'OLDEMAN.

II.- Quelques éléments de connaissance sur le milieu naturel du haut Oyapock. \*\*

1.- Situation géographique.

La région occupée actuellement par les Wayãpi, centrée autour des rapides de l'Oyapock dits "les trois sauts" (2°15'N-52°50'W) se trouve au Sud-Est de la Guyane (Fig.2.). Trois villages sont établis en aval des sauts, espacés le long du fleuve de quelques kilomètres les uns des autres. Ces villages ont été créés en 1967 après que les Wayãpi eussent abandonné le village d'ɛtusããy\* habité depuis 1952, ce dernier village ayant lui-même remplacé celui de Takwãni définitivement abandonné en 1946.

2.- Climatologie.

Le tableau 1 et la figure 3 résument les paramètres connus du climat de la région et les comparent avec ceux relevés à Cayenne-Rochambeau, station météorologique côtière de référence, ainsi qu'à ceux de Camopi, station la plus proche de trois sauts.

La température oscille autour de 26° et montre peu de variation au

---

\* Pour plus de détails sur la géographie, voir l'Atlas de la Guyane (ORSTOM 1979).

\* Les quelques noms Wayãpi que nous introduisons dans le texte sont écrits en alphabet phonétique, suivant les travaux de F.GRENAND (1980). Le lecteur rencontrera les phonèmes suivants:

voyelles: i comme le français lit  
e comme le français lait  
a comme le français la  
ɛ entre le i et le u du français = ɛ  
u comme le français loup  
o comme le français lotte  
~ indique la nasalisation d'une voyelle  
ex: ɛ̃ comme le français lent  
ũ comme le français on

consonnes: Les lettres ont la même valeur qu'en français  
sauf: w comme l'anglais world  
ng comme l'anglais camping  
? occlusion glottale entre deux voyelles.

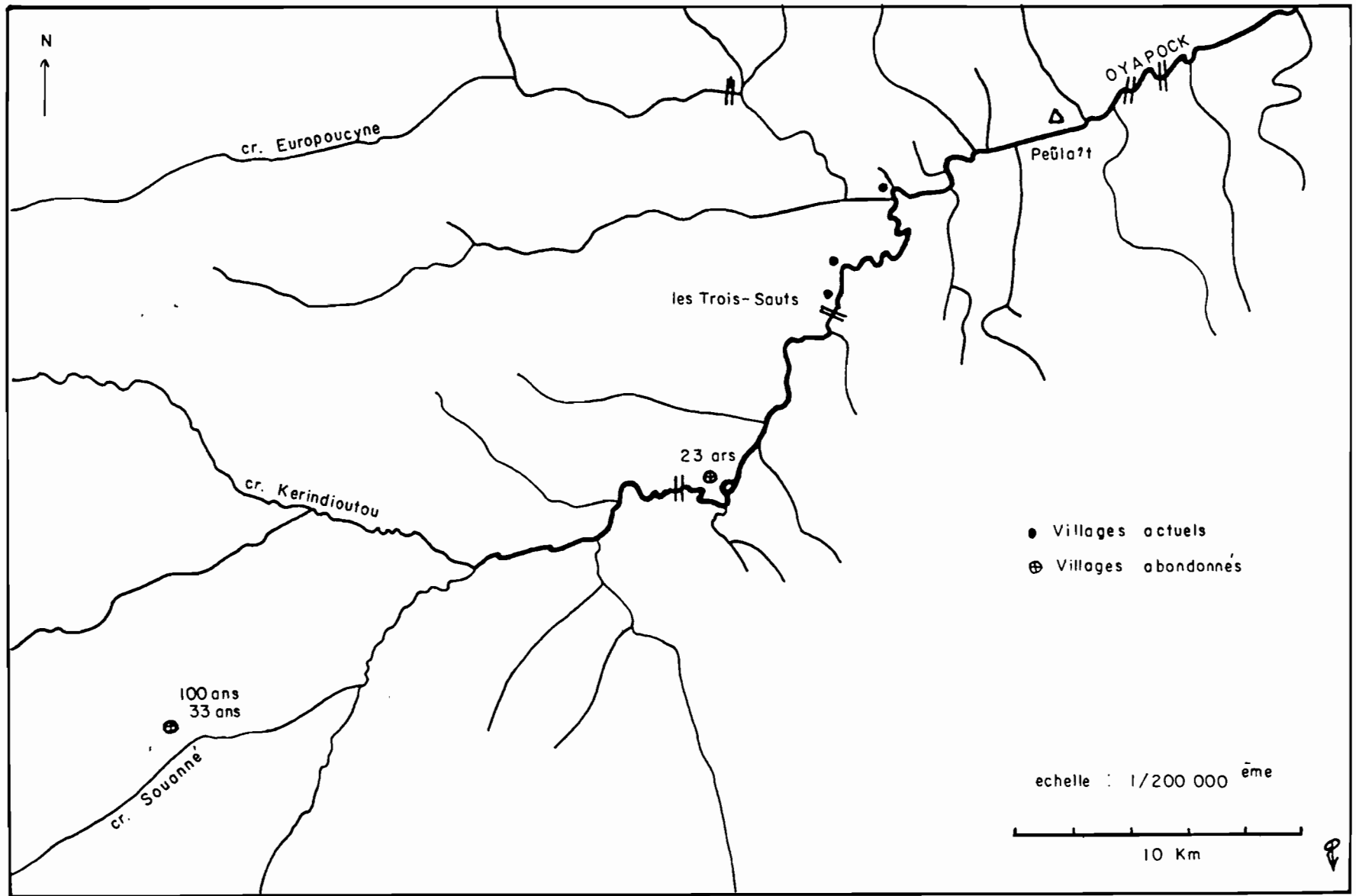


Figure 2

cours de l'année, l'écart entre les moyennes mensuelles extrêmes étant de l'ordre de trois à quatre degrés. Les moyennes mensuelles des températures minimales et des températures maximales nous donnent une idée des écarts entre le jour et la nuit, relativement importants pour la Guyane, avec des valeurs pouvant atteindre en saison sèche 13°.

Les données disponibles pour la pluviométrie montrent que le total des précipitations à Trois-Sauts est du même ordre de grandeur qu'à Campopi, mais beaucoup moins important que dans la région côtière. La répartition des précipitations fait apparaître une grande saison des pluies de Décembre à Juillet, interrompue de façon plus ou moins nette par un creux pluviométrique intervenant entre Février et Mars, déterminant ce que l'on appelle en Guyane le "petit été de Mars". Ce creux visible surtout sur la côte, ne se remarque pratiquement plus dans la région de Trois-Sauts.

L'évaporation Piche est faible, de l'ordre de 15% du total des précipitations, et laisse apparaître à Trois-Sauts un ou deux mois au cours desquels l'évaporation excède les précipitations.

En résumé, le climat de Trois-Sauts, de type équatorial, est caractérisé par une pluviométrie moyenne pour ces régions, une température peu variable et une humidité atmosphérique élevée dont la moyenne oscille entre 90 et 100%.

### 3.- Géologie.

La région du Haut Oyapock fait partie de la pénéplaine du Sud (CHOU-BERT 1957) où l'on rencontre des interfluves très surbaissés avec des pentes relativement faibles de l'ordre de 10%, qui contrastent avec le modelé en demi-orange à fortes pentes du domaine granitique septentrional. D'après BOULET (1975), la géomorphogénèse y serait moins rapide.

---

Figure 2: Carte de la région étudiée; les barres parallèles sur les rivières indiquent les rapides.

Tableau 1

Quelques données climatiques.

	Rochambeau	Camopi	Trois-Sauts
Pluviosité annuelle moyenne (1956-1970)	3471 mm	2787 mm	-
Précipitations 1973	4060 mm	2459 mm	2255 mm
Précipitations 1974	4011 mm	2855 mm	2976 mm
Température 1973			
moyenne du mois le plus frais	25°7	24°8	24°
moyenne du mois le plus chaud	27°	26°5	27°2
écarts quotidiens			
maximum	9°6	12°6	11°2
minimum	6°2	6°6	4°5
Evaporation Piche 1973			
minimum mensuel	27,6 mm	25,6 mm	28,7 mm
maximum mensuel	67,2 mm	50,1 mm	45,2 mm
Total	592,3 mm	442,1 mm	414,7 mm

Figure 3: Carte des isohyètes en Guyane et distribution des précipitations dans trois stations: Cayenne-Rochambeau, Camopi et Trois-Sauts. D'après Atlas de la Guyane, ORSTOM-CNRS (1979).

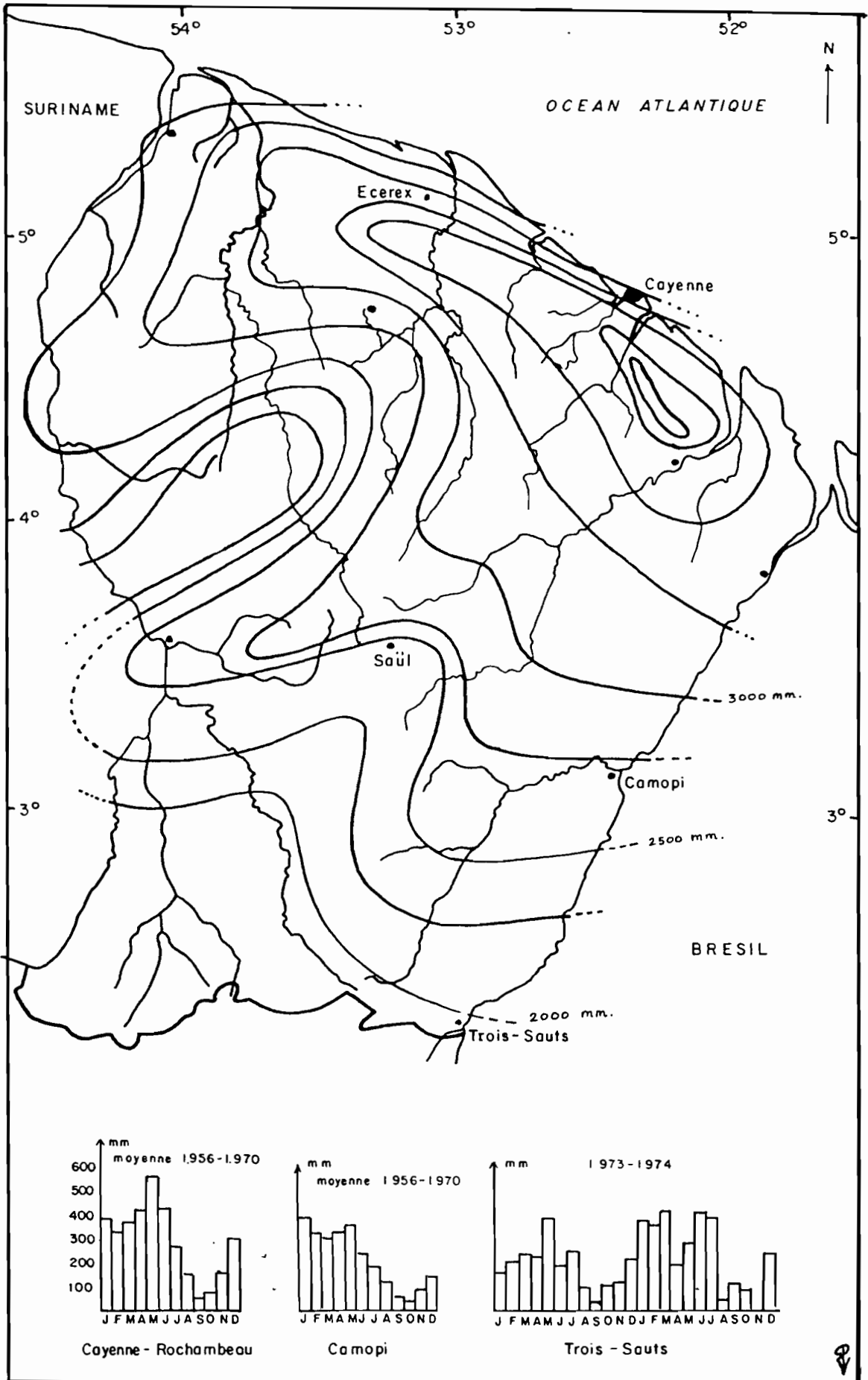


Figure 3



Toujours d'après cet auteur, tous les sites observés au cours de cette étude relèvent de domaine migmatique. A Trois-Sauts, les migmatites à biotite sont orientées, parfois même rubannées. On peut trouver localement des passées de granite porphyroïde traversées de larges filons de pegmatites qui arment le sommet de l'interfluve, déterminant la formation de pentes assez fortes. Au lieu dit Takwani, l'absence d'affleurement est compensé par la présence dans le sol à partir de deux mètres, d'ilôts arénacés à structure conservée qui confirment la nature granitique de la roche mère.

#### 4.- Pédologie

Tous les sols étudiés (BOULET 1975) montrent une faible variabilité. Il s'agit de sols ferrallitiques, probablement désaturés en B, typiques, nodaux, à horizons rouges sur horizons jaunes. L'uniformité de ces sols représente un avantage dans le cadre de cette étude, les variations observées dans les parcelles de régénération n'étant probablement pas attribuables aux facteurs édaphiques.

Les propriétés physiques de ces sols semblent relativement favorables à l'agronomie. La texture sableuse devient progressivement argileuse en profondeur, mais la porosité n'est bien développée que dans les dix ou vingt premiers centimètres, et il semble que la perméabilité soit un peu insuffisante. On constate d'ailleurs que l'enracinement est concentré dans les vingt premiers centimètres.

Les sols sur migmatites présentent de faibles variations chimiques et physiques, et s'avèrent chimiquement très pauvres. Mais ils présentent en général en Guyane une grande diversité dans le type de drainage (BOULET 1978, BOULET & al. 1979, HUMBEL 1978). Le cheminement vertical de l'eau peut s'effectuer sans obstacle jusqu'à une nappe profonde, le drainage est alors vertical libre (DVL), ou bien il peut être bloqué à faible ou moyenne profondeur, un ou deux mètres au maximum, déterminant une nappe perchée et une circulation latérale et superficielle de l'eau, et l'on a un drainage vertical bloqué (DVB). Selon HUMBEL (1978), la distribution verticale de l'enracinement répondrait étroitement à ces différences de drainage.

Selon LESCURE & BOULET ( 1985 ), le drainage vertical bloqué, souvent lié à une hydromorphie de surface, altère les caractères structuraux de la forêt primaire et influence la composition floristique; il agit d'autre part négativement sur l'agriculture (BOULET & al. 1979).

### III.- Le milieu végétal.

L'environnement végétal des villages wayãpi est essentiellement constitué d'une forêt humide sempervirente, dont la voûte haute d'environ trente mètres, peut être dominée par des individus dépassant quarante mètres. Pour décrire cet environnement, nous avons utilisé deux techniques.

1. Un sondage floristique au 1/100<sup>ème</sup> a été effectué sur une surface de un kilomètre carré, au lieu dit Peũla<sup>?</sup>, situé à dix kilomètres à vol d'oiseau du village de Trois-Sauts. Cette surface a été choisie pour étudier la forêt non inondée, et ne comporte ni "pinotière" (forêt sur sol hydromorphe de bas-fonds caractérisée par le palmier Pinot, Euterpe oleacea), ni roches affleurantes suffisamment étendues pour occasionner la présence d'une "savane roche", zone plus ou moins dénudée où une végétation particulière pousse sur un sol pratiquement inexistant (de GRANVILLE 1978). De plus, d'après GRENAND (Comm. pers.), ni la tradition Wayãpi ni les documents historiques, n'indiquent une ancienne utilisation de cette partie du territoire à des fins agricoles.

Sur 100 placettes de 10 x 10 mètres, systématiquement réparties dans un carré d'un kilomètre de côté selon une maille de 100 x 100 mètres, tous les individus ligneux érigés de plus de deux mètres de haut ont été répertoriés en noms vernaculaires wayãpi, et leur diamètre à hauteur de poitrine, que l'on notera D tout au long de cette étude, a été mesuré. Une étude ethnobotanique poussée dont les principaux résultats ont été publiés par GRENAND (1980), a autorisé, dans une certaine limite, le passage de la nomenclature wayãpi à la nomenclature scientifique. Lorsque la correspondance était douteuse, ou que l'informateur ne connaissait pas la plante, un échantillon d'herbier était récolté pour pouvoir effectuer des vérifications ultérieures.

2. Sur une parcelle de 30 x 30 mètres, une étude architecturale concernant les individus ligneux érigés de plus de 10 mètres de haut a été réalisée.

### III.1. La forêt à Peũla'ĩ.

Cette forêt a été choisie pour servir de référence à la forêt du Haut Oyapock. Elle fait partie du territoire familial des Wayãpi qui la visitent régulièrement pour y pratiquer des activités de chasse et de cueillette; mais elle se trouve trop loin du village pour que l'on en exploite le bois. Elle reste donc primaire en ce sens que la pression anthropique ne la menace pas (RICHARDS 1955). On peut aussi la définir comme primaire du fait que la distribution des phases sylvigénétiques que l'on y rencontre ne résulte pas d'une action anthropique.

La taille de chaque placette élémentaire est suffisamment petite pour qu'il y ait peu de chances qu'elle soit à cheval sur plusieurs phases sylvigénétiques. On peut donc espérer trouver des variations structurales et floristiques correspondant à différentes phases sylvigénétiques. Cette taille avait déjà été choisie par SCHULZ (1960) pour ses études au Suriname.

Un tel échantillon donne une image moyenne de la forêt sur une assez grande surface, image plus représentative que celle que l'on peut obtenir de l'étude d'une parcelle d'un hectare car elle intègre mieux l'hétérogénéité horizontale de la forêt. Dans les comparaisons que nous ferons entre la forêt à Peũla'ĩ et d'autres forêts en Guyane, étudiées sur des surfaces différentes, ce fait ne doit pas être oublié.

#### III.1.1. Effectifs des classes de diamètre (Tab.2).

Nous comparerons les données de Peũla'ĩ avec celles de quatre parcelles forestières situées dans la zone septentrionale de la Guyane. Il s'agit, sur la piste de Saint Elie de la parcelle dite "parcelle biomasse" (un hectare), et des bassins versant B et J de l'opération ECEREX, qui totalisent 1,91 hectares. La quatrième parcelle de 1 hectare se trouve près de la rivière Grand Sourou (LESCURE 1981).

La parcelle biomasse se trouve sur des schistes de Bonidoro, et le drainage du sol y est entièrement libre et vertical (DVL). La parcelle

Grand Sourou est située sur des schistes Paramaca, et le drainage y est mixte, c'est à dire qu'en certains endroits, il s'effectue verticalement pour s'effectuer latéralement dans d'autres. Quant aux bassins B et J, les données présentées ici n'en concernent que les parties où le drainage du sol est bloqué et où l'eau s'écoule latéralement (DVB).

#### Effectifs totaux.

Pour les diamètres de plus de 10 centimètres, le groupe Parcelle biomasse et Peñla se distingue bien du groupe Grand Sourou et bassins B et J, avec environ 700 individus à l'hectare contre 566, 569. Ceci est bien visible sur la figure 4 qui présente les effectifs cumulés à partir de 10 cm de diamètre pour les quatre parcelles. La différence est due en grande partie au comportement de la classe 10-19,9 cm, qui correspond aux jeunes arbres d'avenir et aux arbres du présent de l'ensemble structural inférieur. On note d'autre part l'importance des arbres de plus de 70 cm. de diamètre, dans le premier groupe.

Pour les petits individus de moins de 10 cm. de diamètre, nous n'avons pas de données concernant les bassins B et J. Sur les trois autres parcelles, les effectifs de cette petite classe sont remarquablement proches les uns des autres: la structure du sous bois ne semble pas réagir aux qualités du drainage.

L'ajustement à un modèle simple de la répartition des effectifs de classe de diamètre a longuement été discuté par ROLLET (1969). Après avoir proposé un modèle relativement complexe, cet auteur admet que, à condition de ne pas prendre en considération les plus petits diamètres, l'ajustement à la forme

$$\log n_i = -aD^b + \log b$$

(où  $n$  est le nombre d'individu dans chaque classe,  $D$  le diamètre à hauteur de poitrine,  $a$  et  $b$  étant des constantes calculées) est satisfaisant.

Les figures 5 & 6 représentent les distributions ainsi ajustées

Tableau 2

Effectifs des classes de diamètre  
dans la forêt de Peùla<sup>?</sup> ï

(n<sub>i</sub> / hectare)

classe de diamètre	Peùla <sup>?</sup> ï	Saint-Elie "biomasse"	Grand-Sourou	Saint-Elie B & J
1-9,9	5123	4913	5112	-
10-19,9	413	422	322	340
20-29,9	134	141	121	106
30-39,9	50	60	61	62
40-49,9	36	37	35	29
50-59,9	16	26	10	14
60-69,9	17	9	11	9
70-79,9	4	5	4	3
80-89,9	5	5	2	2
90-99,9	4	1	1	1
Supérieur à 100	5	1	2	0
Total Supérieur à 1	5807	5620	5681	-
Supérieur à 10	684	707	569	566
Supérieur à 70	18	12	9	6

Figure 4: Effectifs cumulés des classes de diamètres pour quelques forêts guyanaises

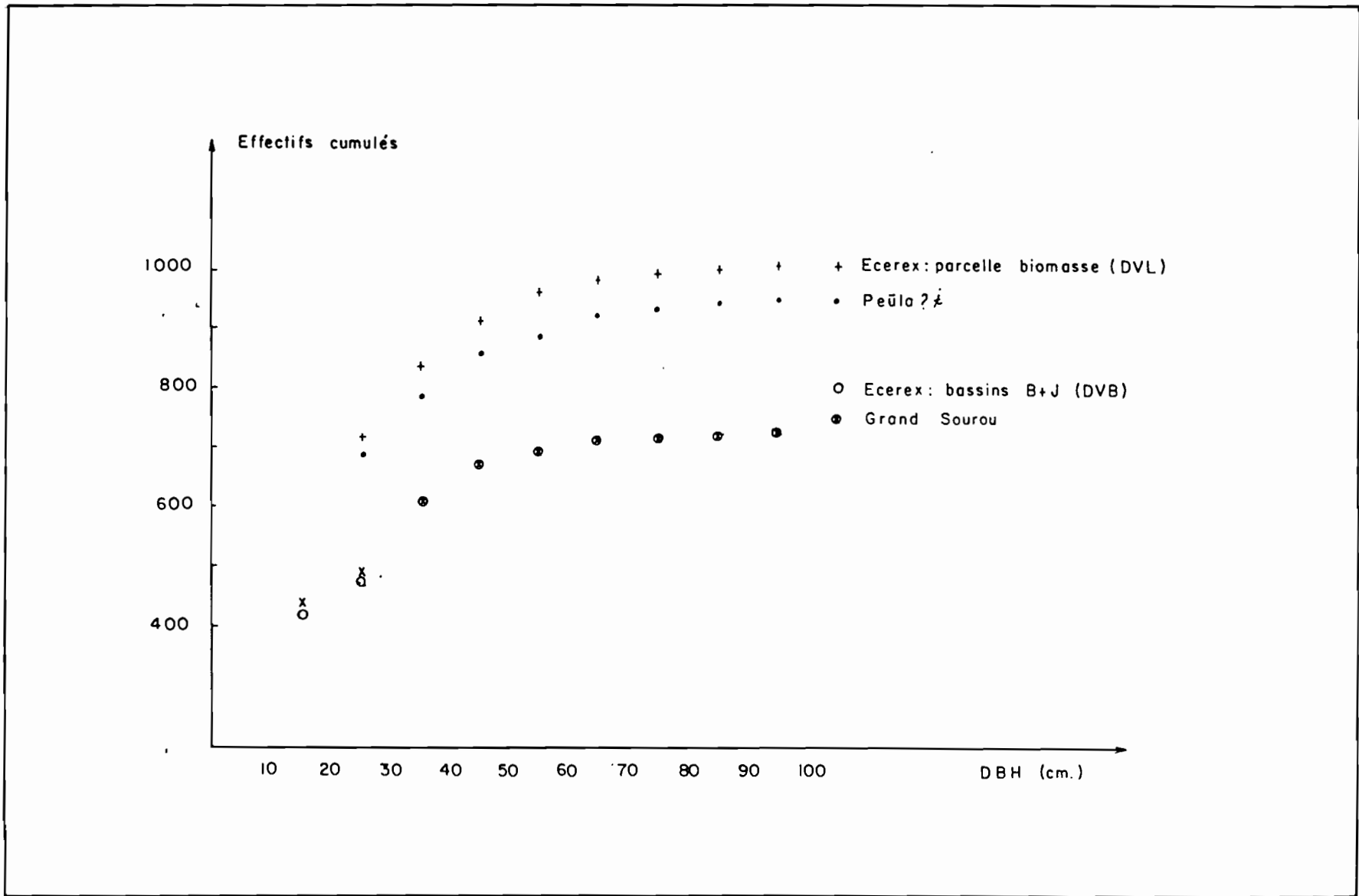


Figure 4

pour les quatre lieux étudiés, en prenant en compte tous les individus de plus de 20 cm. de diamètre (fig.5) ou tous les individus de plus de 10 cm. de diamètre (fig.6). Ce lissage ne tient pas compte de la dernière classe de diamètre, classe ouverte qui comprend tous les individus de plus de 100 cm. de diamètre. On constate que, dans les deux cas, les coefficients de corrélation sont aussi élevés ( $R= 0,96$ ), mais que la prise en compte de la classe de diamètre 10-19,9, augmente légèrement la valeur de  $a$ .

Tous ces éléments montrent que la forêt de Peūla<sup>?</sup> est plus proche de la parcelle biomasse que des deux autres, autrement dit plus proche de la parcelle située entièrement sur sol à drainage vertical libre que de celles situées sur sol mixte ou entièrement à drainage vertical bloqué. LESCURE & BOULET ( 1985 ) ont montré que les sols à drainage vertical libre favorisent, en Guyane, la réalisation de gros individus dans une parcelle forestière; les caractéristiques structurales de la forêt à Peūla<sup>?</sup> permettent de penser qu'elle est située sur des sols à drainage vertical libre.

Pour Peūla<sup>?</sup>, la faible pente de la droite ajustée à la distribution des diamètres est liée aux effectifs très élevés des classes 60-69 et 90-99. Est-ce là la marque d'une forêt réellement différente, ou la technique d'échantillonnage, qui à Peūla<sup>?</sup> n'utilise pas des surfaces élémentaires contiguës, a-t-elle influencé la distribution? Sur la piste de Saint Elie, nous avons remarqué (LESCURE 1981) que l'agrandissement de la surface d'inventaire favorise les classes de diamètre élevé; autrement dit, la probabilité de rencontrer de gros individus augmente avec la taille de la surface d'inventaire. On peut penser que sur une grande surface d'inventaire, la probabilité de rencontrer des phases syl-

---

Figure 5: Relations entre densités et diamètres pour quelques forêts guyanaises. Individus supérieurs à 20 cm de diamètre (DBH).

Figure 6: Relations entre densités et diamètres pour quelques forêts guyanaises. Individus de plus de 10 cm de diamètre (DBH)



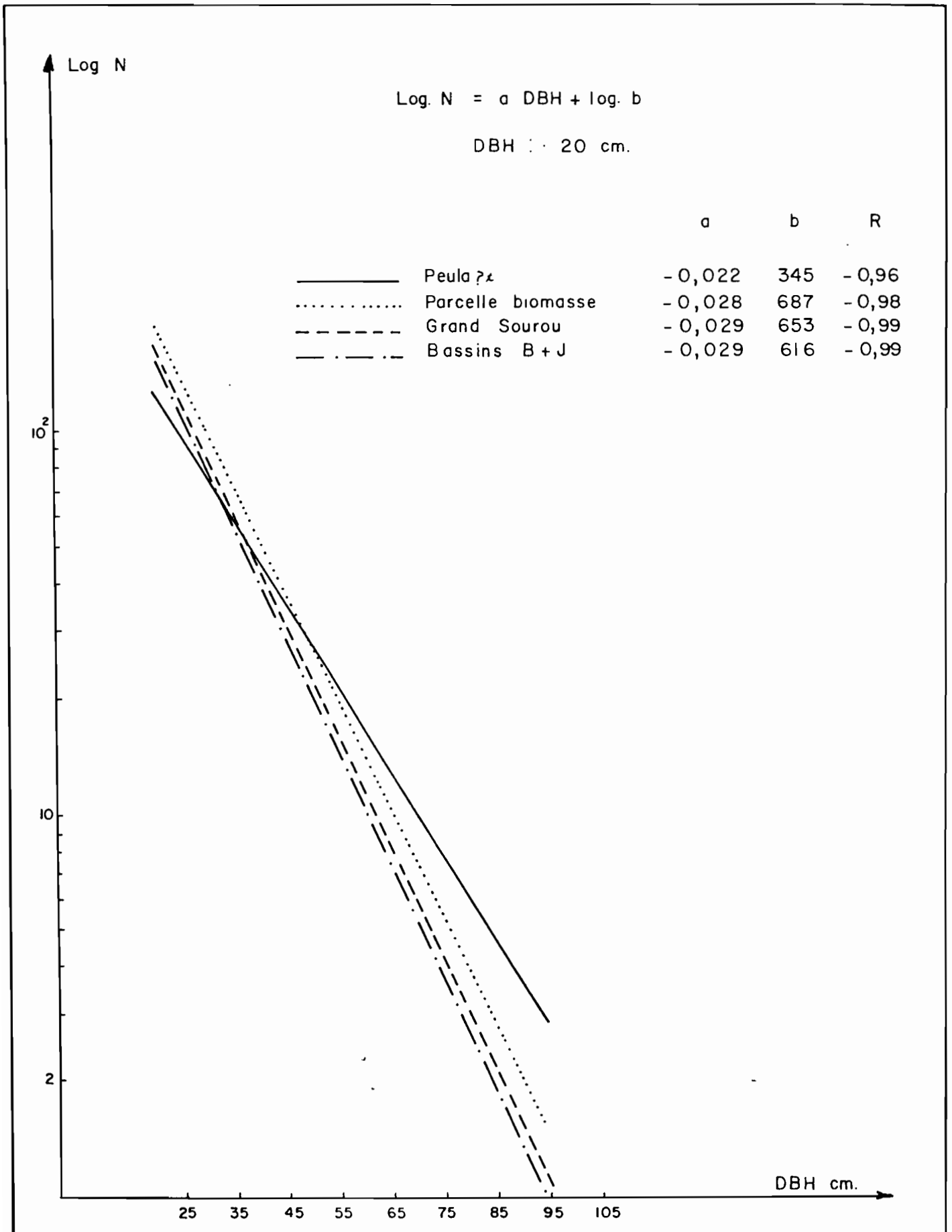


Figure 5

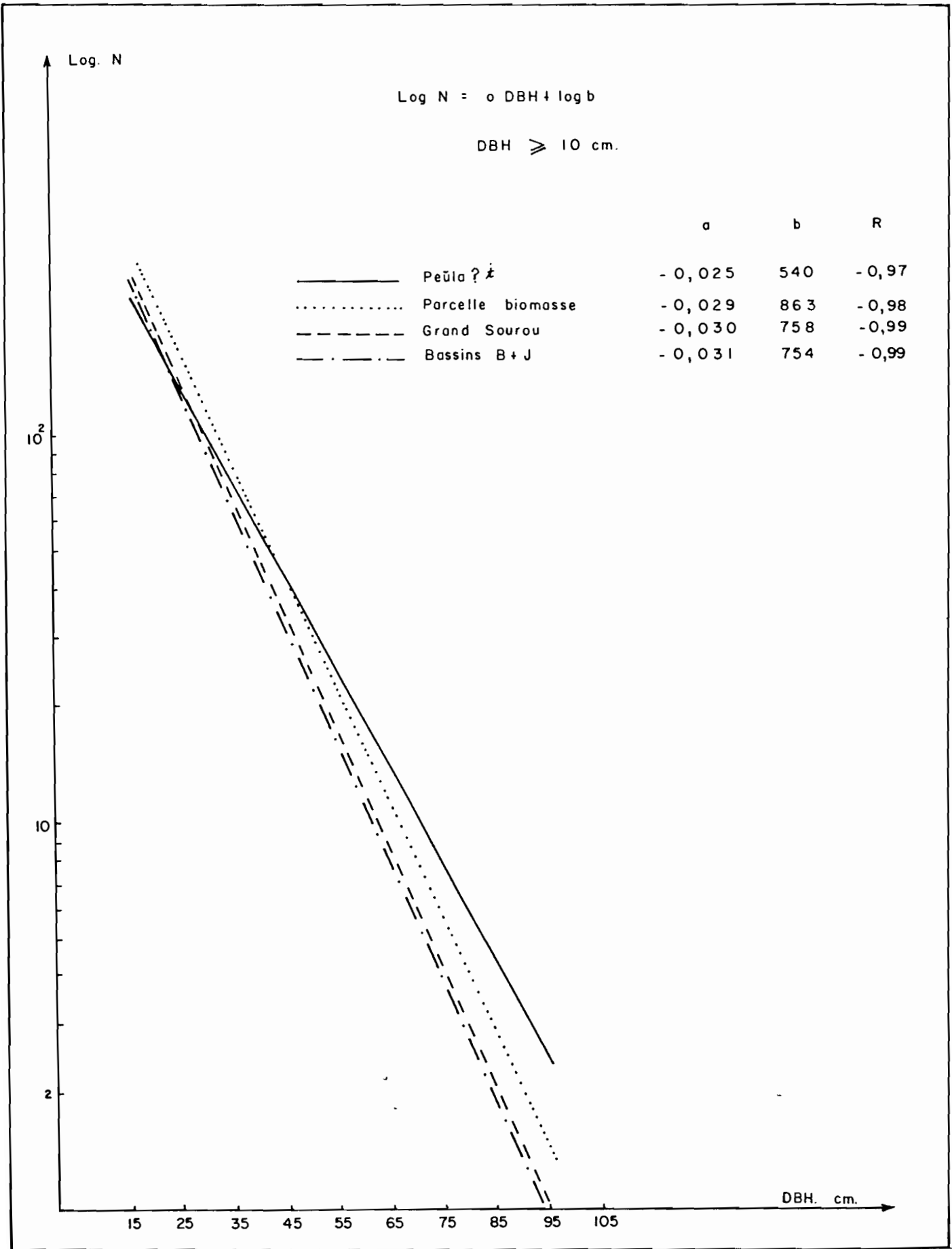


Figure 6

vigénétiques stables, donc possédant de gros individus, augmente. Ceci expliquerait la pente de la droite ajustée, nettement inférieure pour Peũ-la<sup>1</sup> à celles des autres parcelles.

### III.1.2. Les surfaces terrières.

La surface terrière, ou aire basale, est élevée à Peũla<sup>1</sup>. Le tableau 3 indique pour quelques stations les surfaces terrières calculées à partir de différentes limites inférieures d'échantillonnage.

La figure 7 montre l'importance de la surface terrière totalisée par les individus de chaque classe de diamètre. Cette représentation de la structure de la forêt est intéressante en ce sens qu'elle rend mieux compte de l'importance de l'espace occupé par telle ou telle classe de diamètre que celle donnée par la distribution des effectifs des classes.

En regard de la surface terrière, les classes de diamètre 10-19, et 20-29 cm. sont les plus importantes; sensiblement égales, elles couvrent à elles deux 26% de la surface terrière totale, alors que les quatre classes suivantes, de 30 à 69 cm. en couvrent 40%. La classe des plus petits diamètres couvre 8%, les 26% restant étant le fait des gros individus de plus de 70 cm. de diamètre. La figure 8 indique ces pourcentages de surface terrière selon les classes de diamètre.

Pour Peũla<sup>1</sup>, la figure 9 montre que 56% de la surface terrière est due à des arbres de plus de 40 cm. de diamètre, et 78% à des individus de plus de 20 cm. de diamètre. L'importance du sous bois et des petits individus de 1 à 9 cm. de diamètre est particulièrement grande à Peũla<sup>1</sup>; il en est de même pour la parcelle biomasse (cf. Tableau 3).

### III.1.3. La phytomasse.

LESCURE & al. (1983) ont montré qu'une bonne estimation de la phytomasse épigée sèche pouvait être calculée dans la région septentrionale de la Guyane, en utilisant des relations allométriques de la forme:

$$\log P = a \log D^2 + \log b$$

Tableau 3

Surfaces terrières en m<sup>2</sup> / hectare

Parcelle	limite d'échantillonnage		
	1 cm.	10 cm.	20 cm.
Peũla'±	46,44	39,75	36,06
"biomasse"	41,5	38,86	32,80
Grand Sourou	35,55	32,29	27,74

Tableau 4

Phytomasse:

Valeurs des paramètres a et b des relations allométriques calculées à Saint-Elie pour les phytomasses caulinaires et foliaires.

$$\log P = a \log D^2 + \log b$$

où P est exprimé en kg et D en cm.

Poids	a	b
caulinaire	1,3816	0,04863
foliaire	1,068	0,00873

Figure 7: Distributions des effectifs et des surfaces terrières par classe de diamètres à Peũla'±.

Figure 8: Surfaces terrières relatives par classe de diamètres à Peũla'±.

Figure 9: Surfaces terrières suivant la limite inférieure d'échantillonnage à Peũla'±.

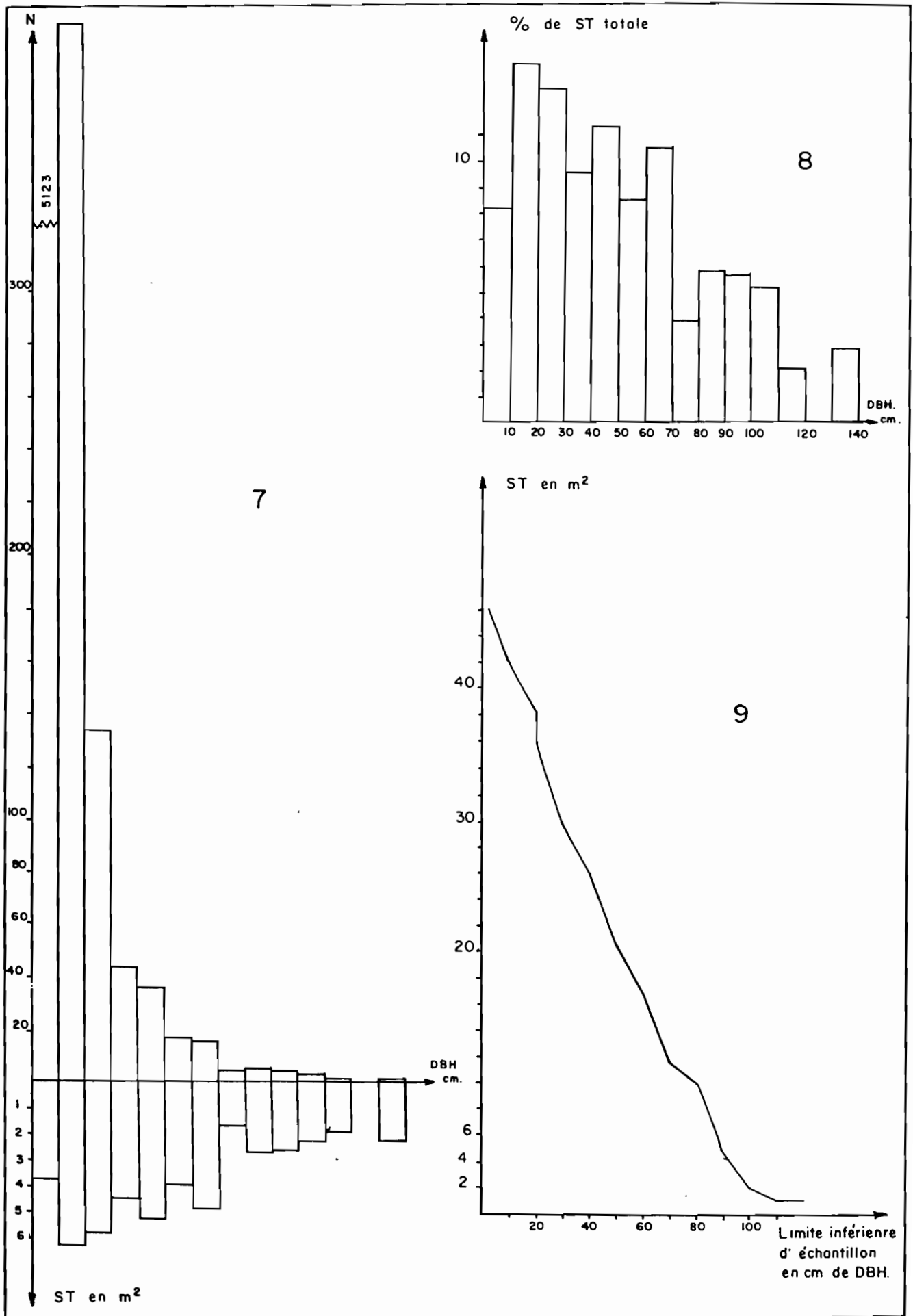


Figure 7, 8 & 9

où a et b sont des constantes calculées, D le diamètre à hauteur de poitrine exprimé en cm., et P le poids exprimé en Kilogrammes. Les formules calculées pour un échantillon pris sur la piste de Saint Elie ont été appliquées à un échantillon étudié au Suriname par P. SCHMIDT, et ont permis d'estimer une valeur de la phytomasse très proche de la valeur observée par le CELOS\* (  $\pm 1\%$  ). Ceci nous permet de penser que les valeurs calculées à Saint Elie des paramètres a et b nous autorisent à estimer les phytomasses des forêts guyanaises.

Le tableau 4 donne les valeurs de b et de a calculées pour les phytomasses caulinaires et foliaires sur un échantillon de 940 individus étudiés sur la piste de Saint Elie .

En Guyane, on peut appliquer ces formules à la population forestière dont on veut estimer la phytomasse, en utilisant pour D la valeur médiane de chaque classe de diamètre (intervalle 10 cm), et en multipliant les poids obtenus par l'effectif de chaque classe (LESCURE & al. 1983). Le tableau 5 donne pour chaque classe de diamètre la valeur du poids caulinaire, du poids des feuilles, le pourcentage du poids des feuilles par rapport au poids total, et le pourcentage du poids total de chaque classe par rapport au poids total de la population.

On constate l'importance de la phytomasse totale estimée à 607 tonnes de matière sèche par hectare; cette forte valeur de la phytomasse est à mettre en parallèle avec la forte valeur de la surface terrière observée dans cette forêt. Rappelons que dans le meilleur des cas de la piste de Saint Elie, la phytomasse estimée par la même méthode s'élevait à 483 tonnes à l'hectare pour une surface terrière de 41,5 m<sup>2</sup>. Remarquons aussi qu'alors que 10% seulement de la phytomasse totale est concentrée dans les arbres de moins de 20 cm de diamètre, ces mêmes arbres réalisent plus de 25% de la phytomasse foliaire totale. La quantité de matériel foliaire dans les espaces surcimés de la forêt tend à compenser la faible quantité de lumière qui y pénètre.

#### III.1.4. Les chablis

---

Sur les 100 placettes systématiquement réparties sur le kilomètre

\*Stichting Centrum voor Landbouwkundig Onderzoek in Suriname.

carré inventorié, une seule se présentait sous forme de chablis récent de moins d'un an. Cette proportion, 1% de la surface affectée annuellement par un chablis, correspond à celle observée par RIERA (1983) dans la région de Saint Elie. De plus, 32 parcelles portent la trace d'un chablis ancien sous forme de troncs morts, ce qui permet d'estimer très grossièrement la vitesse moyenne de décomposition des troncs à une trentaine d'années

### III.1.5. La composition floristique.

L'annexe 1 présente les informations détaillées concernant la forêt à Peñla<sup>1</sup>. Pour chaque taxon repertorié, espèce genre ou famille, nous y avons indiqué:

- La fréquence relative  $F_1$ , c'est à dire le pourcentage de placettes où le taxon est représenté, quelque soit la taille de l'individu.
- La fréquence relative  $F_2$ , pourcentage des placettes où le taxon est représenté par un individu de plus de 20 centimètres de diamètre.
- Les effectifs à l'hectare pour chaque classe de diamètre.
- Les effectifs totaux à l'hectare.
- Les effectifs à l'hectare pour les individus de 20 ou plus centimètres de diamètre.

A partir de ces données, nous avons tenté de présenter la forêt de diverses manières, de façon à en proposer des images complémentaires, chaque image favorisant particulièrement un aspect de la réalité. Cette présentation ne concerne que les familles.

Le classement par fréquences favorise les taxons uniformément répartis; l'image qu'il propose est de plus lié à la taille des surfaces élémentaires de l'inventaire. Dans le cas présent où ces surfaces sont petites, la fréquence met en relief les taxons uniformément répartis dont les représentants sont de taille petite ou moyenne, qu'il s'agisse de jeunes individus nombreux (Protium) ou d'individus adultes (Iryanthera, Unonopsis).

Le classement par densité donne une bonne idée de la composition

Tableau 5

Phytomasse estimées des ligneux érigés pour un hectare de forêt à Peūla<sup>?</sup> †.

Pc= poids caulinaire      Pf= poids des feuilles      Pt= poids total  
 en Kg . Ha<sup>-1</sup>

PHYTOMASSE	Classe de diamètre en cm.											Total
	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	50-60	60-70	70-80	80-90	90-100	sup.100	
Pc.	21273	35524	47511	39530	64768	53250	79518	29521	52149	56730	117596	597370
Pf.	1392	1167	1133	763	1068	774	1041	353	577	585	1073	9927
PT:	22665	36691	48644	40293	65836	54024	80559	29874	52726	57315	118669	607296
Pf. en % de PT.	6	3	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1,6
Pf <sub>i</sub> en % de Pf Tot	14	11.7	11.4	7.7	10.8	7.8	10.5	3.6	5.8	5.9	10.8	100
PT <sub>i</sub> en % de PT tot	3.7	6	8	6.6	10.8	8.9	13.3	4.9	8.7	9.4	19.5	100



floristique, ainsi que de la dominance (SCHULZ 1960). Cependant, l'appréciation de la dominance ne saurait se passer à notre avis, du classement par surface terrière.

Le classement par surfaces terrières favorise les gros individus, et partant les taxons qui en sont pourvus. Il met en évidence les émergents dont un seul représentant se signale par une surface terrière égale à celle réalisée par des dizaines d'individus du sous-bois.

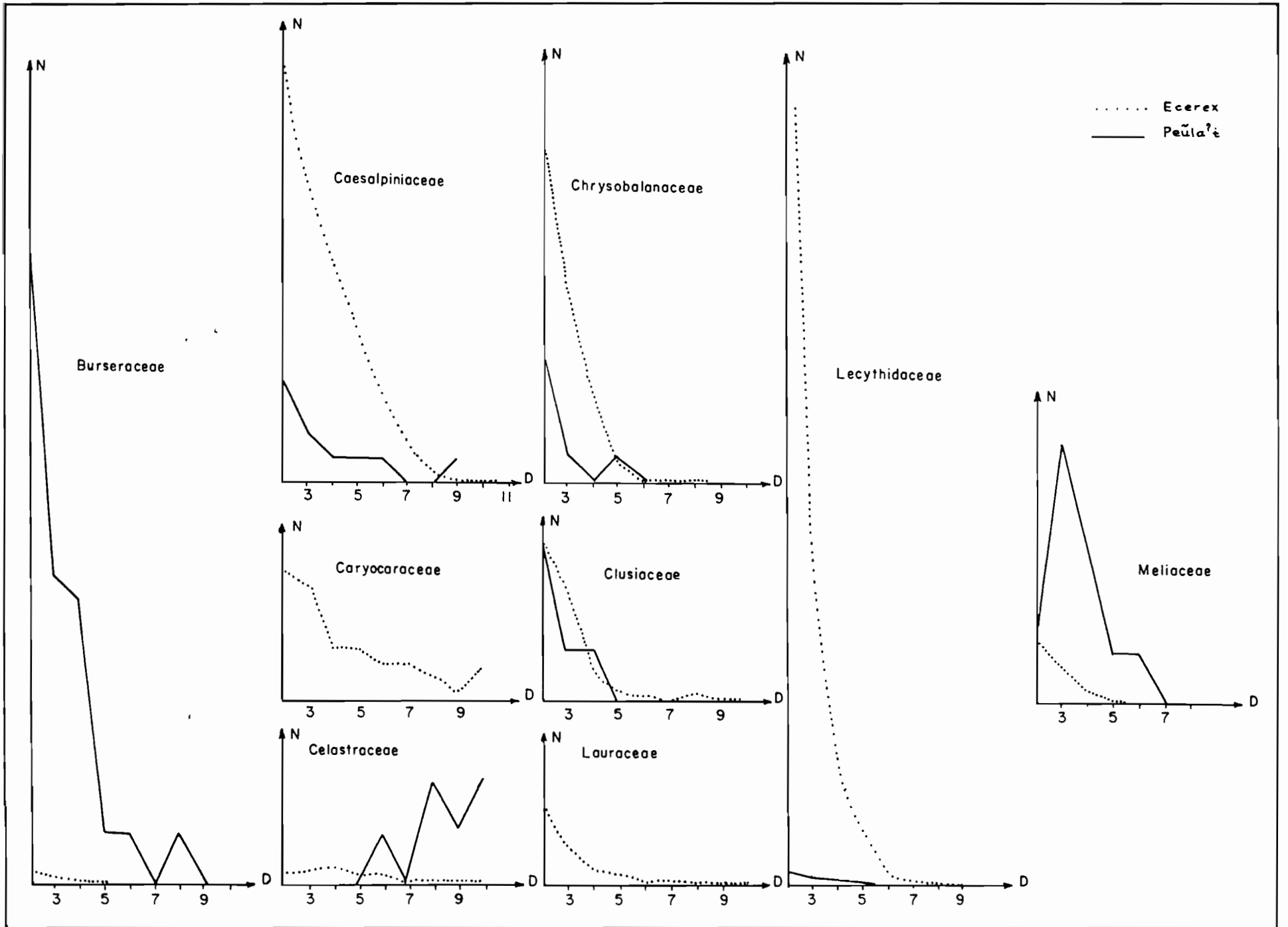
Les structures, au sens de ROLLET (1969), c'est à dire les distributions des effectifs des classes de diamètre, permettent de différencier les taxons selon un certain nombre de types de distribution, chaque type correspondant à une écologie différente. Ces structures donnent une idée du comportement du taxon dans le peuplement (figures 10).

Une autre image intéressante est donnée pour chaque taxon par les effectifs relatifs des classes de diamètre, par rapport à l'effectif total de chaque classe (Figure 11). Cette densité relative par classe de diamètre montre bien l'importance du taxon considéré dans chaque classe de diamètre, et partant, à des niveaux différents de la forêt, bien que la transformation diamètre-hauteur ne soit pas réellement rigoureuse. D'une certaine manière donc, la figure 11 permet de visualiser la classe de diamètre préférentielle de chaque taxon, donc d'estimer le niveau préférentiel d'occupation de l'espace pour chaque taxon.

La population ligneuse érigée de plus de 1 cm. de diamètre à hauteur de poitrine, excluant les formes de jeunesse des lianes, a été analysée sur un échantillon de 5799 individus dont 5145 ont été déterminés au moins au genre (92%). Les ligneux érigés se répartissent en 45 familles, 131 genres et 181 espèces. Si l'on tient compte uniquement des individus de plus de 20 cm de diamètre, on rencontre 26 familles, 47 genres et 63 espèces.

---

Figure 10 a et b: effectifs par classe de diamètre pour quelques familles à Peñla<sup>1</sup>; comparaison avec Ecerex.



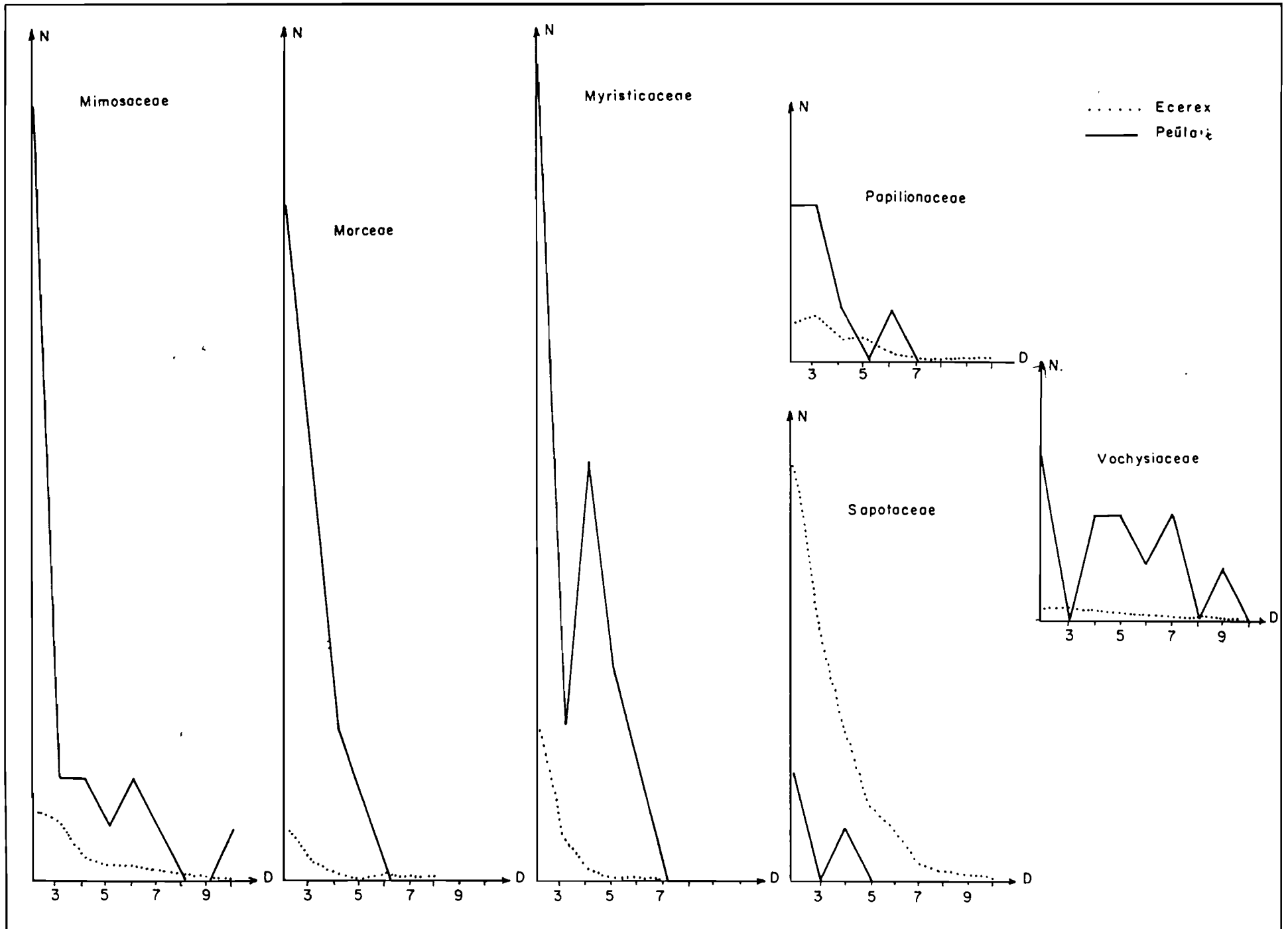


Tableau 6

Indices de diversité

S= nombre d'espèces. (Richesse spécifique)

N= nombre d'individus dans la population.

H' = indice de diversité de SHANNON-WIENER.

H' max. = diversité potentielle maximale.

E= coefficient d'équitabilité.

	Tous diamètres	Diamètres supérieurs à 20 cm.
S	181	63
N	5807	231
H'	5.94	5.36
H' max.	7.53	5.97
E	0.78	0.90

On peut calculer l'indice de diversité de SHANNON WIENER pour ces deux populations; cet indice est défini par

$$\begin{aligned} H' &= - \sum P_i \log_2 P_i \\ \text{où } P_i &= n_i / N \end{aligned}$$

$n_i$  étant la densité de l'espèce  $S_i$  considérée et  $N$  la densité totale de la population.

$H'_{\max}$  représente la diversité potentielle maximale de la population étudiée où  $S$  est le nombre total d'espèces; ainsi  $H'_{\max} = \log_2 S$ .

$E$  est un coefficient d'équitabilité; il indique le degré de diversité atteint dans la population par rapport à la diversité potentielle maximale; il est égal à:  $E = H' / H'_{\max}$ .

Le tableau 6 rend compte des valeurs de ces différents indices. La lecture de ce tableau montre que l'équitabilité est plus forte pour la population de plus de 20cm. de diamètre que pour la population totale; ceci signifie que le potentiel de diversité est moins bien exploité dans le sous-bois que chez les arbres plus grands.

L'analyse par famille est présentée dans le tableau 7 sous forme de trois classements différents des familles par ordre d'importance. Le premier classement se base sur l'ordre décroissant des fréquences, le deuxième des densités et le troisième sur l'ordre décroissant des surfaces terrières. Nous n'avons pas fait la somme de ces trois valeurs pour obtenir le "Important Value Index" (IVI) de CURTIS (1959), car, comme le souligne justement GOUNOT (1969), autant chaque variable donne un outil précieux de comparaison, autant leur somme peut avoir une signification douteuse.

La forêt à Peñla<sup>1</sup> apparaît comme une forêt à BURSERACEAE. Bien réparties, nombreuses, ce qui suppose une forte régénération, bien repré-

---

Figure 11: Densités relatives par classes de diamètres pour quelques familles à Peñla<sup>1</sup>. Comparaison avec Ecerex.

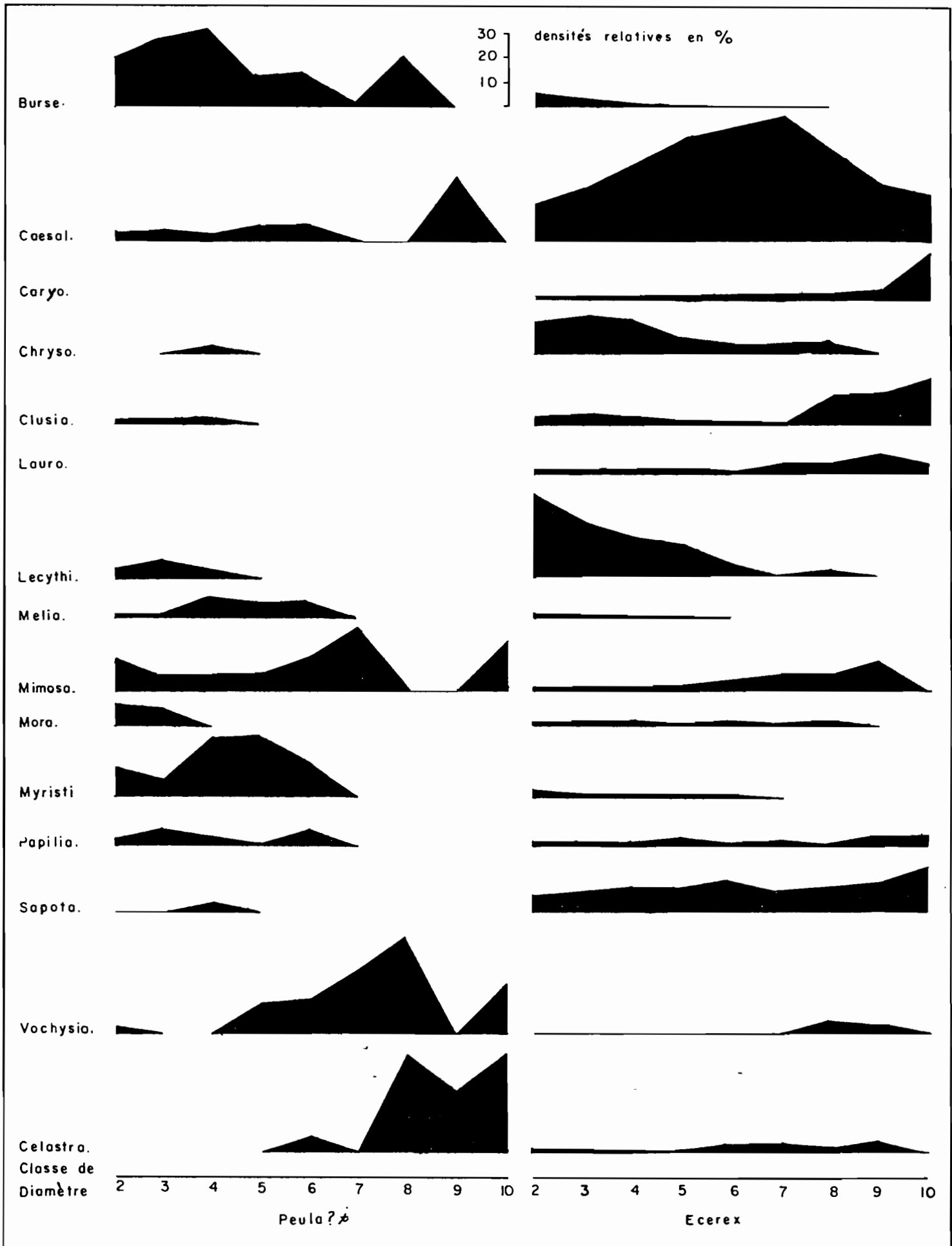


Figure 11

Tableau 7

Importance relative des principaux taxons selon les critères de fréquence,  
de densité et de surface terrière.

Fréquence	%	Densité	absolue n/ha	relative en %	Surface terrière (cm <sup>2</sup> /ha)
BURSERACEAE	98	BURSERACEAE	1029	17.8	BURSERACEAE 57803
CHRYSOBALANACEAE	93	SAPINDACEAE	452	7.8	MYRISTICACEAE 39555
SAPINDACEAE	90	MIMOSACEAE	388	6.7	CELASTRACEAE 39067
MIMOSACEAE	85	ANNONACEAE	314	5.4	VOCHYSIACEAE 37298
CAESALPINIACEAE	84	CAESALPINIACEAE	252	4.3	MIMOSACEAE 19657
MYRISTICACEAE	84	CHRYSOBALANACEAE	236	4.1	CAESALPINIACEAE 18257
ANNONACEAE	83	MYRISTICACEAE	230	4.0	MYRTACEAE 17931
MORACEAE	83	MELIACEAE	219	3.8	MELIACEAE 15746
MELIACEAE	82	MORACEAE	210	3.6	OLACACEAE 12977
LECYTHIDACEAE	73	OLACACEAE	177	3.0	PAPILIONACEAE 9256
MONIMIACEAE	69	VIOLACEAE	171	2.9	LECYTHIDACEAE 6926
OLACACEAE	66	LECYTHIDACEAE	155	2.7	STERCULIACEAE 6239
VIOLACEAE	66	MONIMIACEAE	133	2.3	ANNONACEAE 5401
APOCYNACEAE	60	CLUSIACEAE	121	2.1	BOMBACACEAE 5395
RUBIACEAE	56	APOCYNACEAE	104	1.8	ELAEOCARPACEAE 4618
CLUSIACEAE	51	SAPOTACEAE	102	1.8	APOCYNACEAE 4018
PAPILIONACEAE	48	MELASTOMACEAE	91	1.6	CLUSIACEAE 4018

sentées dans les grandes classes de diamètre, ce qui se traduit par une surface terrière élevée, les BURSERACEAE dominant largement le peuplement. La structure de cette famille, schématisée figure 10a, présente des irrégularités probablement imputables à la faiblesse de l'échantillonnage à moins qu'il ne soit explicable suivant BAAREN et HILGEN (en préparation OLDEMAN comm. pers.), par l'existence de classes de séjour, à fréquences accrues, et de classes de passage, à fréquences diminuées, ces dernières étant des étapes de croissance rapidement parcourues dans lesquelles on ne rencontre que peu d'arbres à la fois. La forme générale de la structure est en L redressé, ce qui indique une bonne régénération et une mortalité importante au passage d'une classe à l'autre. La distribution des densités relatives (fig.11) par classe de diamètre indique la place importante que la famille prend dans les petites classes arborescentes (20-40) ainsi que dans les grandes classes correspondant aux émergents (90-100).

Trois genres et sept espèces constituent ici cette famille; les espèces les plus importantes sont Trattinickia demerarae, et Tetragastris altissima. Les Protium semblent se cantonner dans les petites classes de diamètre; Protium heptaphyllum, peu représenté, est une plante fortement héliophile que l'on peut considérer comme un marqueur d'une perturbation récente dans la voûte forestière. *c'est 1 première.*

Deuxième famille par sa densité, celle des SAPINDACEAE se cantonne dans l'occupation de sous bois. Aucun de ses représentants ne dépasse ni n'atteint 20 cm. de diamètre, ce qui l'exclut du classement par surface terrière. La famille est bien répartie sur le terrain et occupe 90% des placettes. Deux espèces la représentent essentiellement ici, Cupania hirsuta et Talisia cf. longifolia, la première étant plus grégaire que la deuxième si l'on considère leurs fréquences respectives.

L'importance des MIMOSACEAE, bien réparties comme l'indique leur fréquence, se révèle dans la constitution de la voûte forestière avec des espèces comme Piptadenia suaveolens, Pithecellobium jupumba, Inga bourgoïni. Mais la famille compte aussi beaucoup de petits individus du genre Inga, genre très riche en espèces dans cette forêt, et qui prend une importance assez grande dans le sous-bois.



Les ANNONACEAE sont nombreuses, comme partout en Guyane, dans le sous-bois. Mais , elles participent aussi à la constitution d'un étage arborescent surcimé grâce à la présence de nombreux Unonopsis perrottetii qui peuvent atteindre, et même dépasser trente mètres de haut. Cette espèce semble jouer ici le rôle généralement dévolu en Guyane à la MYRISTICACEAE Iryanthera sagotiana. La présence d'Unonopsis est profondément ressentie à Peūla? non seulement à cause du nombre des représentants de l'espèce, mais aussi du fait que les individus sont tous conformes à leur modèle initial (modèle de ROUX) dont on ne peut manquer d'être frappé par la silhouette régulière. Les autres espèces d'ANNONACEAE présentes se cantonnent dans le sous-bois et dépassent rarement quinze mètres de haut.

Les CAESALPINIACEAE, arrivent en cinquième position par leur densité. Elles se rencontrent surtout dans les classes de diamètre qui correspondent aux émergents. Néanmoins, dans les petits diamètres (0-10cm.) on trouve de nombreux Candolleodendron brachystachyum . On remarque dans les gros individus l'importance de Tachigalia paniculata, espèce fortement héliophile au moment de la germination, dont la présence marque l'emplacement d'anciens chablis.

Les CHRYSOBALANACEAE bien que correctement représentées, se cantonnent ici dans les étages dominés, qu'il s'agisse d'individus du présent comme les Hirtella spp., ou des jeunes individus d'avenir comme les Licania spp et les Parinari spp.

Les MYRISTICACEAE sont assez nombreuses et bien réparties; elles se composent de deux populations bien distinctes qui apparaissent clairement dans les figures 10b et 11. Les Iryanthera sagotiana constituent comme partout en Guyane une partie d'un ensemble structural surcimé dans lequel on retrouve les Unonopsis. Les Virola melinonii se répartissent dans le plan vertical et atteignent assez fréquemment la voûte comme le montrent les effectifs absolus des classes de 40 à 60 cm. de diamètre (Figure 10b & 11).

Les MELIACEAE se divisent aussi en deux populations: les Guarea spp.,

restent de petits arbustes, alors que les Carapa guianensis se retrouvent assez nombreux dans les grandes classes de diamètre. Remarquons que ces Carapa sont des marqueurs d'anciens chablis.

Les MORACEAE sont ici très diversifiées. De nombreux Pourouma spp., qui peuvent atteindre la classe 30-40 cm., marquent d'anciens chablis. Le reste de la population est essentiellement constitué de jeunes Brosimum spp. et de jeunes Helicostylis spp.. La famille n'est représentée par aucun gros individu.

Les OLACACEAE occupent le sous-bois avec Heisteria microcalyx et Ptychopétalum olacoides dont on rencontre très rarement des individus de taille adulte qui peuvent atteindre une vingtaine de mètres de haut. Le Minquartia guianensis occupe les étages supérieurs.

Les VIOLACEAE, sont relativement nombreuses mais se cantonnent dans les petites classes de diamètre et n'apparaissent donc pas dans le classement par surface terrière.

Les LECYTHIDACEAE sont très peu nombreuses par rapport aux autres forêts guyanaises que nous connaissons (LESCURE 1981, MAAS 1971, SCHULZ 1960), et sont essentiellement représentées ici par de jeunes individus.

Les MONIMIACEAE occupent une bonne partie du sous-bois avec Siparuna decipiens.

Les CLUSIACEAE se répartissent entre des arbres de taille moyenne comme les Tovomita spp. et d'autres qui atteignent ou dépassent la voûte comme Rheedia spp., Symphonia globulifera.

Les APOCYNACEAE sont représentées par de grands arbres comme Aspidosperma spp. et Couma guianensis, ou dans le sous-bois par Lacmellea aculeata et Ambelania acida.

Les SAPOTACEAE sont assez fréquentes, mais uniquement représentées par de jeunes individus à l'exception d'un grand Micropholis melinoniana

Quant aux MELASTOMACEAE, elles se cantonnent dans le sous-bois.

Les 28 familles restantes sont représentées chacune par moins de 90 individus chacune. On citera parmi elles les RUBIACEAE assez fréquentes dans le sous-bois avec Duroia eriopila, et Psychotria spp. Six familles jouent avec peu d'individus un rôle assez important dans la voûte ce qui fait qu'elles se retrouvent dans le classement par surface terrière ; ce sont par ordre d'importance, les CELASTRACEAE, VOCHYSIACEAE, PAPILIONACEAE, STERCULIACEAE, BOMBACACEAE et ELAEOCARPACEAE. Les CELASTRACEAE ne sont représentées que par Goupia glabra, espèce exigeante en lumière et envahissant très rapidement les lieux déforestés; cette essence peut devenir très grande et elle occupe ici une partie de la voûte et de l'étage des émergents (fig.11). Les VOCHYSIACEAE, largement distribuées dans la voûte, sont représentées par des Qualea spp. et des Vochysia spp.. Les PAPILIONACEAE ne comptent ici que quelques beaux individus du genre Pterocarpus. Les STERCULIACEAE contribuent à la constitution de la voûte avec le genre Sterculia, de même que les BOMBACACEAE et les ELAEOCARPACEAE avec les genres Bombax et Sloanea.

La figure 12 schématise la composition des ensembles structuraux telle que l'on peut la reconstituer à partir des données disponibles, ces ensembles n'étant, rappelons - le, que constitués d'arbres adultes.

L'aspect floristique le plus original de cette forêt réside d'une part dans la place prédominante occupée par les BURSERACEAE. Une telle prédominance des BURSERACEAE est rare dans les Guyanes mais a déjà été signalée par SCHULZ (1960) dans la région des montagnes Voltz au Sud du Suriname, sur substrat granitique. D'autre part dans le grand nombre et la fréquence importante d'espèces héliophiles qui marquent d'anciens chablis. Cinq espèces sont ici caractéristiques de phases sylvigénétiques post-pionnières: Carapa guianensis, Goupia glabra, Pourouma sp, Tachigalia paniculata, Virola melinonii; 88% des placettes contient au moins une de ces espèces. Le tableau 8 indique pour chacune de ces espèces les différentes fréquences pour trois limites inférieures d'échantillonnage. La figure 13 indique la répartition de ces cinq espèces dans les 100 placettes inventoriées; trente deux placettes ne possèdent qu'une des cinq espèces, trente sept en possèdent deux, quatorze et quatre en possèdent respectivement trois et quatre.

Ensemble  
structural

I

*Vochysia sp.*, *Goupia glabra*, *Tachigalia paniculata*, *Piptadenia suaveolens*,  
*Pithecellobium jupumba*

II

*Aspidosperma sp.*, *Carapa guianensis*, *Micropholis melinoniana*,  
*Minuartia guianensis*, *Pterocarpus sp.*, *Qualea coerulea*,  
*Rheedia macrophylla*, *Sloanea sp.*, *Sterculia sp.*,  
*Symphonia globulifera*, *Tetragastris altissima*, *Virola sp.*,

III

*Iryanthera sagotiana*, *Lúhea speciosa*, *Protium sp.*, *Tovomita sp.*,  
*Unonopsis perrotetii*

IV

*Cupania sp.*, *Candolleodendrom brachystachyum*, *duroia eriopila*,  
*Guatteria chrysopetala*, *Heisteria microcalyx*, *Hirtella racemosa*,  
*Inga spp.*, *Leonia sp.*, *Ouratea guianensis*, *Siparuma sp.*,  
*Tolisia longifolia.*

V

*Psychotria spp.*, *Piper spp.*, *diverses MELASTOMACEAE*

Sur les 88 placettes considérées, 31 possèdent au moins un individu de l'une des cinq espèces de plus de 20 cm. de diamètre, ce qui permet de penser que ces placettes sont déjà relativement âgées. Tous les Goupia glabra rencontrés sont assez gros et dépassent 30 cm. de diamètre dans six placettes qui représentent sans doute un stade encore plus âgé de la régénération des chablis. Les placettes avec des Pourouma seuls ou associés à des petits individus des quatre autres espèces sont au nombre de 23; on peut les considérer comme des stades jeunes de régénération des chablis.

La fréquence de ces stades assez jeunes de régénération pourrait être réduite si l'on prenait en considération l'interprétation que fait OLDEMAN de la présence d'un Pourouma sur la parcelle architecturale qu'il a réalisée à Trois Sauts. Il pense que ce Pourouma a pu se développer dans une phase sylvigénétique âgée grâce à la faible densité foliaire des arbres qui le surciment, à savoir un grand Newtonia (syn. Piptadenia) et un Swartzia (HALLE & al 1978). Cette explication pourrait peut-être s'appliquer à certaines placettes de Peñla<sup>7</sup> † présentant des Pourouma. Cependant il nous semble que cette hypothèse demande à être vérifiée par des études autoécologiques sur le genre Pourouma, et sur l'énergie lumineuse qui atteint le sol sous un couvert peu dense du type de celui des MIMOSACEAE. Nous ne tiendrons donc pas compte ici de cette hypothèse. Notons par contre que la composition floristique de la parcelle d'OLDEMAN correspond bien aux données dégagées par notre inventaire.

Nous pouvons tenter de situer les placettes les unes par rapport aux autres dans le temps, en définissant grossièrement des phases sylvigénétiques et en leur affectant une fréquence d'apparition d'après nos données. Nous obtenons la succession suivante:

- Chablis, phases pionnières jeunes : 1% des placettes.
- Phase de reconstitution assez jeune caractérisée par la présence de Pourouma et de Carapa de moins de 20 cm. de diamètre : 23% des

---

Figure 12: Composition floristique des ensemble structuraux à Peñla<sup>7</sup> †.

Tableau 8

Fréquence des espèces indicatrices d'anciens chablis.

espèces	limite inférieure d'échantillonnage		
	Diamètre 1 cm.	Diamètre 20 cm.	Diamètre 30 cm.
<u>Carapa guianensis</u>	30	8	0
<u>Goupia glabra</u>	11	6	6
<u>Pourouma spp.</u>	36	4	2
<u>Tachigalia paniculata</u>	50	7	2
<u>Virola melinonii</u>	46	21	14
Total	88	31	24

placettes.

- Phases de reconstitution plus âgées caractérisées par Carapa et autres espèces indicatrices dont les individus ont un diamètre compris entre 10 et 20 cm.: 6% des placettes.
- Phases de reconstitution âgées, les individus des espèces indicatrices ayant un diamètre compris entre 30 et 60 cm.: 17% des placettes.
- Phases de reconstitution très âgées marquées par des Goupia de plus de 60 cm. de diamètre: 6% des placettes.
- Phases sylvigénétiques anciennes sans trace floristique de reconstitution: 12% des placettes.

Cette forêt est donc très perturbée, essentiellement composée de phases sylvigénétiques relativement jeunes. Par phase sylvigénétique jeune ou ancienne nous voulons indiquer non pas l'âge de la phase mais sa position dans la succession des phases qui se relaient les unes les autres au cours de la sylvigénèse. On serait tenté d'expliquer ainsi la composition floristique de cette forêt particulière dans les Guyanes si l'on s'en réfère aux autres descriptions que l'on trouve dans DAVIS & RICHARDS (1933), SCHULZ (1960), MAAS (1971), LESCURE (1981); mais il ne faut pas oublier que la fréquence des chablis ne semble pas plus élevée à Peñla<sup>1</sup> qu'à Saint Elie, par exemple, où la forêt est bien différente floristiquement, marquée par la présence de nombreuses LECYTHIDACEAE qui présentent généralement une croissance très lente (., GAZEL comm. pers.\*), ou par de grosses CAESALPINIACEAE telles que Peltogyne pubescens ou Vouacapoua americana, caractéristiques des phases avancées de la sylvigénèse (HALLE & al. 1978).

A Peñla<sup>1</sup>, les LECYTHIDACEAE comme les SAPOTACEAE, peu nombreuses, ne sont représentées que par des petits individus. On peut alors se demander si l'abondance des BURSERACEAE et la rareté des LECYTHIDACEAE et des SAPOTACEAE, ne représente pas un caractère historique voué à changer; dans cette hypothèse, cette forêt représenterait un état sylvigénétique antérieur à la forêt à LECYTHIDACEAE. Cependant les travaux de P. GRELAND n'indiquent aucune présence humaine importante post-colombienne dans la région de sorte qu'il n'est pas permis de penser qu'il s'agit ici d'une forêt secondaire ancienne d'origine anthropique.

\* et aussi PREVOST & PUIG 1981.

On peut alors se demander s'il ne s'agit pas d'un faciès plus sec de la forêt des Guyanes; en effet, la carte des isohyètes de la Guyane (ORSTOM - CNRS 1979) montre que la pluviosité moyenne annuelle atteint tout juste 2000 mm. à Trois Sauts contre plus de 3000 dans les autres régions étudiées, avec de plus de 5 mois pendant lesquels la pluviométrie reste inférieure à 100 mm. Il pourrait aussi s'agir d'un faciès sur substrat granitique peu profond (environ 2 m) comme le suggère la concordance avec les observations de SCHULZ (1960).

Pour terminer cette description floristique succincte de la forêt à Peñla<sup>?</sup>, il nous faut mentionner les lianes et les palmiers. On rencontre peu d'espèces de lianes; les plus fréquentes sont citées dans le tableau 9 qui indique aussi leurs fréquences.

Les palmiers sont représentés par Oenocarpus bacaba Mart., avec 42 individus dont les stipes mesurent entre 1 et 20 mètres de haut et qui se répartissent sur 27 placettes. Ce palmier est spécialisé d'après OLDEMAN (1974a) dans l'occupation des petites trouées de la voûte, formant d'après cet auteur des "cheminées écologiques". Nous avons rencontré également quelques individus de Bactris raphidacantha W. Boer et de Bactris acanthocarpoides Barb. Rodr., le premier avec une fréquence de 8% le second avec une fréquence de 9%, ainsi qu'un seul individu d'Astrocaryum paramaca Mart.. Notons enfin la présence de quelques Euterpe oleracea Mart. dans les quelques placettes qui se trouvaient dans des têtes de crique asséchées.

En résumé, la forêt du Haut Oyapock présente une surface terrière élevée; assez riche et diversifiée au point de vue floristique, elle se distingue par la prédominance des BURSERACEAE et des MIMOSACEAE, le cas le plus général en Guyane étant des forêts à LECYTHIDACEAE et CAESALPINIACEAE. De plus elle semble riche en phases sylvigénétiques jeunes. Ce fait pourrait sembler contradictoire avec la forte surface terrière observée, mais nous verrons plus loin que la surface terrière

---

Figure 13: Peñla<sup>?</sup>, forêt primaire. Parcelles comportant une ou plusieurs espèces indicatrices d'anciens chablis.



**A**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
		+		+		+			
				+		+			
⊕		+	+	+	●	+	+		
					+	+			

layon  
Parcelle  
*Pourouma*  
*Carapa*  
*Goupia*  
*Virola*  
*Tachigalia*

**B**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
				+	+				
	+		+	+					+
					⊕		+	+	
●	+	+	●						

**C**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
			+	+	●		+	+	
+							+		
				●	●				
						+	+		
+									

*Pourouma*  
*Carapa*  
*Goupia*  
*Virola*  
*Tachigalia*

**D**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
+	+		+						
+						+	+	+	
●	●								
			●			+			

**E**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
								+	
			+			+			
●		●	●	⊕					
+	+	+	+				+	+	+

*Pourouma*  
*Carapa*  
*Goupia*  
*Virola*  
*Tachigalia*

**F**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
+	+					+	●		
	+								
			●						
+	+		+	+			+		+
+		●	⊕	+		+	+	+	

**G**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
					+	+	+	+	
			+						+
+	+						●		
	+		⊕						
+	⊕	⊕	●	+		+			

*Pourouma*  
*Carapa*  
*Goupia*  
*Virola*  
*Tachigalia*

**H**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	+			+			+	+	+
					+		+		
									+
		●	+		+		+	+	

**I**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	+		+	+	+				
+					+			+	+
	+								+
●		●	●	+	⊕	●	+		+
+					+	+	+	+	

*Pourouma*  
*Carapa*  
*Goupia*  
*Virola*  
*Tachigalia*

**J**

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
			+	+				+	+
+	+			+		+	+	+	+
	●	●	●						●
+	+	+	+		+				+

+ Présence d'un individu : ≥ 1cm. DBH.  
⊕ - - - - - : ≥ 20cm. DBH.  
● - - - - - : ≥ 30cm. DBH

Figure 13

qu'une phase autre que pionnière n'est probablement pas corrélée à la place de cette phase dans le cycle sylvigénétique mais plutôt avec l'état de maturité de cette phase.

Tableau 9.

## Principales lianes à Peñla' ±

espèces	fréquences
<u>Connarus spp.</u>	64%
<u>Derris amazonica</u> Killip	54%
<u>Dolioscarpus spp.</u>	15%
<u>Humirianthera ampla</u> (Miers.) Baehni	43%
<u>Odontadenia grandiflora</u> (G.G.W. Mey) O.Ktze	25%
<u>Paragonia pyramidata</u> L.C. Rich	34%
<u>Salacia sp.</u>	28%
Diverses espèces de BIGNONIACEAE	31%

#### IV.- Le milieu humain et les techniques agricoles.

##### Quelques éléments de compréhension.

La région du haut Oyapock est peuplée par les Wayãpi qui comptaient, en 1977, 180 personnes (GRENAND & HAXAIRE 1977), réparties en trois villages, le plus gros d'entre eux comprenant les deux tiers de la population. Ce groupe amérindien a longuement été étudié par P. & F. GRENAND. Les activités de subsistance sont axées sur la chasse, la pêche, l'agriculture itinérante sur brûlis et, dans une plus faible mesure, sur la cueillette. Ces activités s'articulent dans un système d'utilisation des ressources naturelles basé sur le déplacement de la population lorsque l'une des ressources vient à diminuer. Il semble que le potentiel de chasse et de pêche soit plus fragile que le potentiel agricole (GRENAND 1981). La densité de population du territoire réellement occupé et parcouru a été estimée par GRENAND (1982) à 0,45 habitants par Km<sup>2</sup>.

L'agriculture se pratique sur des parcelles forestières défrichées entièrement puis brûlées que l'on nomme "abattis" en Guyane. Pour désigner une telle parcelle cultivée le terme abattis est préférable à celui d'essart qui implique une exportation importante du bois sous forme de grume ou de charbon. Les surfaces défrichées et cultivées sont de l'ordre d'un demi à un hectare; elles sont isolées les unes des autres par des surfaces forestières gardées intactes, ce qui correspond au dire des Wayãpi, à un moyen de lutte contre les prédateurs des cultures et les agents pathogènes qui peuvent s'y manifester. Pour le village le plus important du groupe, on comptait entre 1971 et 1977 une vingtaine de cultivateurs défrichant chacun un abattis par an. La zone exploitée pour l'agriculture s'étend dans un rayon de trois kilomètres autour du village, la rivière et quelques chemins constituant des axes préférentiels.

La zone exploitée assez régulièrement pour la chasse et la cueillette s'étend sur un rayon de quinze kilomètres. Le reste du territoire n'est visité qu'épisodiquement au cours d'expéditions de chasse et de pêche qui durent quelques jours.

Les façons culturales ont été décrites par GRENAND & HAXAIRE (1977) dont nous résumerons ici les observations. L'abattis est généralement coupé à la hache au début de la saison sèche en juillet, puis brûlé en octobre. La plantation commence avec les premières pluies en novembre. Le manioc couvre pratiquement toute la surface plantée; entre les boutures de manioc, on plante aussi du coton, des ignames, des patates douces, de la banane, des arachides, des haricots, des ananas et du tabac. La récolte commence en février pour le maïs et en avril pour le tabac. Le manioc va être récolté à partir de juillet, 9 à 10 mois après sa plantation, et les ignames à partir d'octobre. Après cette date, l'abattis sera visité régulièrement pendant deux ans pour récolter les bananes, le coton, les papayes etc... Quelles-que soient les fréquences des visites, l'entretien est pratiquement nul et se borne à l'aménagement des chemins d'accès à quelques zones particulièrement intéressantes et le désherbage est presque inexistant. Notons encore qu'environ dix pour cent de la surface défrichée n'est pas brûlée, et par la suite pas cultivée. De plus les gros troncs ne sont brûlés que très superficiellement en général et les zones d'endainage restent d'un accès difficile. La surface cultivée réellement ne représente en fait que 50 à 60% de la surface défrichée.

Le rôle du feu dans les jeunes stades de la reconstitution du couvert végétal a été souligné par de FORESTA (1981,1983) qui précise que son impact sur la régénération dépend de son intensité. Nous devons donc préciser ici comment se brûle un abattis. Dans un premier temps, on pratique un feu de litière rapide qui brûle les feuilles mortes et les petits branchages; il peut suffire à enflammer quelques gros troncs qui vont se consumer entièrement comme certains Licania. Ce feu de litière peut se transmettre au chevelu racinaire dense qui se trouve dans l'horizon supérieur des sols forestiers. Il peut donc avoir une influence sur le devenir des graines en réserve dans le sol (PREVOST 1981 c). Après ce feu de litière, on coupe et on endaine les branches; on constitue ainsi de gros bûchers répartis dans l'abattis, auxquels on met le feu. Ce feu de longue durée et de forte température est peu étendu et va créer des tas de cendres, où certaines plantes seront plantées de préférence, comme le maïs et le tabac.

Enfin, signalons que le travail de la terre n'implique pas de gros bouleversements de la surface du sol; il se limite à l'usage de la houe pour planter les boutures et du bâton plantoir pour semer les graines.

Nous ne nous étendrons pas plus ici sur les Wayãpi, et nous renvoyons le lecteur qui désirerait en savoir davantage aux deux ouvrages de P. GRENAND (1980, 1982) cités en bibliographie.

V.- Observations sur quelques parcelles d'âges différents.

Nous présenterons ici en détail chaque étape étudiée pour établir par la suite des images plus synthétiques de la reconstitution des flores, des structures et de l'architecture.

V.1.- Les premiers stades.

Au tout début de la régénération, les plantes cultivées jouent un rôle essentiel, et particulièrement le manioc, dans la reconstitution du couvert végétal. Il faut préciser ici que les Wayãpi ne sarclent guère leurs cultures; l'abattis une fois planté semble être laissé à l'abandon, et les plantes sauvages poussent en même temps que les plantes cultivées. Ceci nous permet de dater une végétation secondaire à la date de la plantation; ceci ne peut être étendu à d'autres cultures sur brûlis en Amazonie pour lesquels on observe un entretien des cultures consistant principalement en un désherbage constant; dans ce type d'agriculture sur brûlis, dont on trouve un exemple chez les Secoyas de l'Amazonie équatorienne ou dans la région de San Carlos de Rio Negro, Venezuela (UHL et al. 1982), il faudrait dater la végétation secondaire à partir de l'abandon des parcelles cultivées, ou mieux du dernier sarclage.

A Trois Sauts, au mois de mars, soit cinq mois après la plantation, l'abattis est couvert d'une végétation assez ouverte où il est encore aisé de circuler entre les pieds de manioc qui atteignent un mètre cinquante de haut. A terre, sur les surfaces laissées libres entre les plantes cultivées, poussent un grand nombre de petites plantes sauvages, hautes de quelques décimètres, dont les plus vigoureuses sont des rejets de souche ou des drageons, alors que les plantules encore peu enracinées, ne dépassent pas 20 cm. de haut.

Sur 100 placettes de 1 mètre carré chacune, nous avons recensé 372 plantes sauvages qui se répartissent comme suit:

-220 plantules soit 59,1%

-12 plantules traumatisées puis réitérées soit 3,2%.

- 114 rejets de souche soit 30,6%
- 19 drageons soit 5,1%
- 7 formes indéterminées soit 1,8%

soit:

- 232 germinations soit 62,3%
- 133 rejets soit 35,7%

Les différentes sortes de rejets représentent donc un tiers des plantes sauvages de l'abattis. Quant aux germinations présentes, il faut remarquer qu'elles sont peu attaquées à ce stade puisque moins de 5% d'entre elles rejettent après avoir subi un traumatisme à l'apex. Le nombre de germinations est bien inférieur à celui que l'on peut observer dans une friche non brûlée, 2,2/ m<sup>2</sup> contre 20 à 40/ m<sup>2</sup> (de FORESTA comm. pers.) ou dans une friche légèrement brûlée et non cultivée (20 /m<sup>2</sup>)

PREVOST 1981a, 1981c). Du fait de l'absence de la pratique de désherbage chez les Wayãpi, cette faiblesse est imputable essentiellement au feu. Le feu joue donc un double rôle dans ce type d'agriculture: il libère les éléments minéraux contenus dans la biomasse et les rend disponibles pour les plantes cultivées, et il protège ces dernières d'une compétition avec les plantes sauvages en détruisant 90% du potentiel séminal édaphique présent sous forêt.

En ce qui concerne la répartition spécifique de ces plantes, 27 espèces ne sont présentes que sous forme de germinations, 4 sous forme de rejets et de germinations, et 37 uniquement sous forme de rejets ou de drageons.

Les espèces qui germent le plus fréquemment sont Laetia procera qui représente 55% de toutes les germinations comptées, Cecropia obtusa qui en représente 10%, Inga ingoides et Fagara sp. qui en donnent chacun 4% alors que Rollinia resinosa n'en donne que 3%.

Puis on trouve les espèces suivantes, qui représentent chacune entre 2 et 0,5% des germinations:

Cassia fastuosa, Citharexylum macrophyllum, Clidemia dentata, Clitoria rubiginosa, Costus sp., Cyathula prostrata, Ischnosiphon sp.,



Miconia sp., Micropholis melinoniana, Nonatelia racemosa, Panicum sp., Peperomia glabella, Physalis pubescens, Piper sp., Pouteria sp., Phytolacca rivinoides, Quina oblanceolata, Sapium ciliatum ., Smilax sp., Solanum surinamensé, Solanum spp.

On note la grande proportion de germinations de Laetia procera, bien plus nombreuses que celles de Cecropia obtusa, ainsi que la présence de germinations de deux SAPOTACEAE. On remarque aussi l'absence de Goupia glabra, familier des lieux fraîchement défrichés. La grande proportion de Laetia peut-être attribuée à la présence d'un individu adulte à proximité de l'abattis étudié. Enfin on remarquera le très petit nombre de plantes herbacées, et particulièrement de POACEAE.

Chez quelques espèces, on rencontre aussi bien des germinations que des rejets de souche; il s'agit de Casearia acuminata, Gonzalaguinia diccoca, Inga thibaudiana, Trema micrantha, ces espèces étant fréquentes dans les formations secondaires.

Les rejets de souche ou les drageons apparaissent tous chez les espèces forestières; pour 71 rejets d'arbres, on a relevé 29 espèces différentes, quant aux 19 rejets de lianes, ils correspondaient à 10 espèces. L'espèce qui rejette le plus est Talisia sp. suivie de Eugenia patrisii et de Gustavia augusta avec chacune 6 rejets, puis de Inga cf. panurensis avec 5 rejets. Suivaient ensuite avec entre 1 et 4 rejets: Aspidosperma album, Aulomyrcia sp., Bombax crassum, Candolleodendron brachystachyum, Cordia exaltata, Couratari sp., Eschweilera cf. collina, Eugenia coffeifolia, Eugenia sp., Guarea sp., Inga capitata, Inga laterifolia, Lecythis corrugata, Ocotea puberula, Stryphnodendron polystachyum, Tachigalia paniculata, Talisia cf. pedicellaris, Herrania kanukuensis, Vatairopsis surinamensis, et cinq espèces indéterminées.

Deux espèces seulement donnent des drageons: Helicostylis tomentosa et Cordia exaltata.

En ce qui concerne les lianes, 19 rejets ont été comptés dont 9 pour Humirianthera ampla, 5 pour Salacia sp. et 1 pour chacune des espè-

ces suivantes: Combretum rotundifolium, Machaerium trifoliatum, Machaerium sp., Stigmatophyllon puberum.

A ce stade, deux flores sauvages se disputent l'espace laissé libre par les plantes cultivées: la première est constituée essentiellement de plantes spécialisées dans la reconquête de terrains défrichés, grâce à des modes de dispersion efficaces des graines, alliés à une capacité de germination dans des conditions microclimatiques différentes de celles du sous-bois de la forêt, puisque selon SCHULZ (1960) les valeurs minimales d'humidité atmosphérique enregistrées au sol sur sol nu sont de 40% au lieu de 70 à 90% en forêt, et l'amplitude thermique à 2 cm. de profondeur dans le sol atteint 14 degrés alors qu'elle est nulle en forêt. Ces plantes pionnières correspondent aux "nomades" de VAN STEENIS (1958) ou aux "cicatricielles" de MANGENOT (1956), dont les graines sont généralement préexistantes dans le sol de la surface défrichée ( SYMINGTON 1933, AUBREVILLE 1947, LIEW 1973, CHEKE et al. 1979, PREVOST 1981c, UHL et al. 1981, HOLTHUYZEN et BOERBOOM 1982)\*. Dans cette catégorie de plantes, il faut remarquer que les herbacées héliophiles pionnières signalées entre autres par KETELAARS & BUDELMAN (1976) ne se rencontrent pas ici.

La deuxième flore représente en fait une partie du complément infrastructural végétatif de la forêt préexistante. Des méristèmes restés inactifs lors de l'édification des arbres, épargnés par le feu lors du brûlage de l'abattis, rentrent en activité sous l'influence de conditions écologiques favorables ou à la suite des traumatismes subis par l'arbre, qui rompent les équilibres hormonaux régissant sa croissance. La mise en route de cette activité méristématique n'est pas immédiate; dans le cadre de l'opération ECEREX, un abattis coupé puis brûlé à fin d'observations, montre que les rejets n'apparaissent qu'un mois après le passage du feu chez certaines espèces ( Eperua falcata, Vouacapoua americana), d'autres espèces rejetant seulement six mois plus tard ( Licaria canella, Tovomita sp.), d'autres enfin ne rejetant jamais (Duquetia sp.). Dans les premiers temps de la régénération, la taille des rejets est bien supérieure à celle des germinations, du fait qu'ils profitent d'un réseau racinaire bien développé (PREVOST 1982b).

\* et aussi ALEXANDRE 1980, BRINKMANN & VIERA 1971, OOSTING & HUMPHREYS 1940, GUEVARA & GOMEZ-POMPA 1972, 1976, KEAY 1960, KELLMAN 1974.

Enfin, il ne faut pas oublier que ces deux flores n'occupent que les endroits laissés libres par l'ensemble des plantes cultivées qui forment déjà un couvert relativement important et un réseau racinaire de surface apte à retenir une partie du sol rendu d'autant plus fragile que le feu en a éliminé la litière. Remarquons aussi que l'absence des plantes herbacées, dont l'importance est toujours signalée dans les zones défrichées non plantées, semble se compenser ici par la présence des plantes cultivées. Il est possible que ces dernières jouent le rôle écologique des herbacées sauvages tout en les empêchant de s'établir. On peut aussi penser que les graines d'herbacées étaient présentes dans le sol mais ont été détruites par le feu.

#### V.2.- L'abattis d'un an.

Un abattis d'un an en pleine production a été étudié par C.HAXAIRE (1976). De la monographie qu'elle en a donnée, nous avons retiré et réanalysé un certain nombre d'éléments qui s'intègrent dans le cadre de cette étude de la régénération .

Dans cet abattis, le manioc atteint trois mètres de haut et forme une couverture quasi-continue mais laissant passer une bonne quantité de lumière. La densité de la plantation avoisine un pied par mètre carré. Sous le manioc, un grand nombre de plantes sauvages se disputent l'espace. Certaines d'entre elles ont réussi à surcimer le manioc et culminent à 4 mètres de haut.

A cet âge de l'abattis, le manioc commence à être récolté selon les besoins, il le sera jusqu'à 22-24 mois, jusqu'à ce que l'abattis de l'année ultérieure devienne productif. A cette date, tout le manioc planté est loin d'être récolté, ce qui reste sera laissé sur pied dans l'abattis (environ un tiers selon les estimations de P.GRENAND), lui laissant donc un couvert végétal important.

L'annexe 2 donne la liste des espèces sauvages rencontrées et leurs fréquences et effectifs par classe de hauteur. Elles ont été recensées sur 80 parcelles d'un mètre carré chacune, le long de deux transects; pour les ligneux érigés, 1253 individus ont été comptés dont 961 de

moins de 50 cm. de haut, 174 ayant une hauteur comprise entre 50 et 100 cm., 118 dépassant 1 mètre.

On notera donc l'accroissement spectaculaire de la flore sauvage en 6 mois puisque 100 mètres carrés contiennent maintenant 1566 individus contre 220 à six mois, et la hauteur atteint maintenant 4 mètres. Ceci démontre l'importance du potentiel extérieur apporté après le défrichement.

Au point de vue systématique, pour la population ligneuse érigée, on relève 33 familles et 76 espèces. Le tableau 10 indique, pour chacune des principales espèces, la densité relative et la fréquence relative.

Sept espèces principales représentent les trois quarts de la population de ligneux érigés sauvages, toutes tailles confondues. Six d'entre elles sont connues pour leur caractère pionnier, quant à Vochysia tomentosa, sa présence peut se comprendre par l'existence d'un grand individu en lisière de l'abattis qui a pu fournir les graines. Ceci confirme le caractère héliophile des germinations de cette espèce.

Les autres espèces de ligneux érigés sont très faiblement représentées. On notera cependant une relative abondance de Casearia sp., Guairea sp., Calypthranthes sp., Cupania sp. et Solanum spp. On remarquera aussi la grande diversité spécifique offerte par le genre Inga dont deux espèces commencent à montrer leur importance numérique: I.edulis et I.thibaudiana.

Le tableau 11 donne les différents indices de diversité de cette population. La diminution de la valeur de l'équitabilité lorsque l'on passe de la population totale à la population de plus de 1 mètre de haut montre que, très vite, certaines espèces spécialisées dans l'occupation rapide de l'espace, envahissent celui-ci au détriment des autres espèces. Le caractère héliophile des germinations ne suffit pas à assurer la prédominance à toutes les plantes présentes quelques mois plus tôt. Celles d'entre elles qui se trouvent maintenant surcimées n'en jouent pas moins un rôle écologique important en protégeant le sol d'une inten-

se érosion et en créant en dessous d'elles des conditions lumineuses pouvant convenir à des plantes sciaphiles.

Les ligneux érigés ne sont pas les seuls représentants de cette flore sauvage; on trouve 137 lianes et 129 herbacées dans les 80 mètres carrés étudiés. Le tableau 12 indique les caractéristiques des espèces les plus abondantes; l'annexe 2.2 présente l'ensemble de ces espèces.

Trois palmiers sont présents: Bactris acanthocarpoides, Euterpe oleracea, Oenocarpus bacaba.

V.3:- Deux ans et demi.

#### Aspect général.

L'abattis est envahi par une végétation dense, broussailleuse, formée en majorité par des individus décombants et lianescents, qui occupent l'espace sur une hauteur de trois mètres cinquante environ; elle est essentiellement constituée de vieilles tiges de manioc auxquelles s'ajoutent deux MELASTOMACEAE et une PAPILIONACEAE lianescente: Clidemia dentata (arbuste sarmenteux), Leandra rufescens, Derris amazonica. A l'intérieur de ce volume broussailleux, on rencontre quelques grandes herbes, Ischnosiphon arouma, Heliconia spp., et quelques jeunes palmiers, Syagrus inajai. On y trouve aussi des ligneux érigés qui parfois le surciment. Ces ligneux érigés ont été étudiés sur une parcelle de 20 X 5 mètres, en ne prenant en compte que ceux qui dépassaient deux mètres de haut.

Sur ces 100 mètres carrés, la population ainsi définie est de 94 individus qui se répartissent en 22 espèces, cinq individus restant indéterminés. Le tableau 13 indique pour chacune de ces espèces leur densité relative. Signalons la présence dans l'abattis de Solanum crinitum qui peut atteindre 6 mètres de haut et un diamètre à hauteur de poitrine de 15 cm.; mais cette espèce n'est pas présente dans la parcelle étudiée.

La figure 14 représente les données concernant les effectifs des

Tableau 10

Principales espèces à 1 an, densités relatives et fréquence en %

espèces	densité %	fréquence %
<u>Cecropia obtusa</u>	38	81
<u>Miconia sp.</u>	17	37
<u>Laetia procera</u>	10	37
<u>Palicourea guianensis</u> (sic)	4	21
<u>Rollinia resinosa</u>	2	31
<u>Inga thibaudiana</u>	2	26
<u>Vochysia tomentosa</u>	2	25

Tableau 11

Abattis d'un an, flore des ligneux érigés sauvages, indices de diversité

indices	N <sub>i</sub> toute hauteur	N <sub>i</sub> supérieurs 1 m de haut
S	76	12
N	1253	118
H'	3.68	1.39
H' max	6.23	3.58
E	0.81	0.61

Tableau 12

Abattis d'un an, espèces lianescentes et herbacées sauvages.

espèces	densité %	fréquences %
Lianes		
<u>Mimosa sp.</u>	18	31
<u>Doliocarpus guyanensis</u>	8	12
<u>Pseudocalymna aliaceum</u>	8	13
<u>Uncaria guianensis</u>	7	18
<u>Humirianthera ampla</u>	7	10
diverses BIGNONIACEAE	11	18
Herbes		
<u>Xyphidium coeruleum</u>	18	36
<u>Costus sp.</u>	14	37
<u>Ischnosiphon sp.</u>	7	13

classes de hauteur; si l'on considère la population totale, l'effectif le plus important est celui de la classe 3-4 mètres; ceci suggère que la population est plus ou moins équiennne, le déficit de la classe 2-3 mètres s'expliquant par le fait que les individus qui passent dans la classe supérieure ne sont pas remplacés à ce stade par de plus jeunes. On constate que le déficit de la classe 2-3 mètres est essentiellement dû à la population de Cecropia. On sait que cette population est généralement issue de graines préexistantes dans le sol (BELL 1970, HOLTHUYZEN & BOERBOOM 1982, KELLMAN 1974; PREVOST 1981 c.) et que les Cecropia ne germent plus une fois que la couverture végétale est établie. Théoriquement, la distribution des effectifs de classes de hauteur (ou de diamètre) dans une telle population équiennne, devrait se présenter sous une forme gaussienne, dans laquelle les faibles effectifs des petites classes s'expliquent par une forte mortalité chez les individus dont la croissance a été inhibée. Cette mortalité chez les Cecropia a été mise en évidence par PREVOST (1982a). Le reste de la population est marqué par le même phénomène à un moindre degré; on remarque que les Fagara et les Trema ne présentent pas de petits individus. Il est probable qu'ils ne puissent plus germer sous un couvert végétal. Les Laetia et les Inga semblent se rapprocher d'une structure exponentielle classique dans laquelle les petites classes sont mieux représentées que les grandes, ce qui implique soit que les individus les moins compétitifs ne meurent pas, soit que l'apport de graines et la germination s'effectuent encore.

La figure 15 rend compte de l'architecture de la parcelle étudiée. Comme nous l'avons déjà signalé, elle est entièrement recouverte par un ensemble broussailleux. Les ligneux érigés sont peu nombreux et leurs cimes peu étalées; leur recouvrement total est de 55% de la surface de la placette. La vue transversale permet de voir que de nombreuses souches sont encore présentes dans la parcelle alors que les troncs abattus ont disparu, une bonne partie ayant servi de bois de feu au propriétaire de l'abattis. L'une de ces souches, un Dicorynia guianensis présente de nombreux rejets qui dépassent quatre mètres de haut. La plupart des Cecropia surciment la végétation décombante. Aucun ligneux ne présente encore des réitérations adaptatives, certains, par contre, après destruction de leur apex, ont développé des réitérations traumatiques. Tous les individus appartiennent ici à l'ensemble d'avenir.

Tableau 13

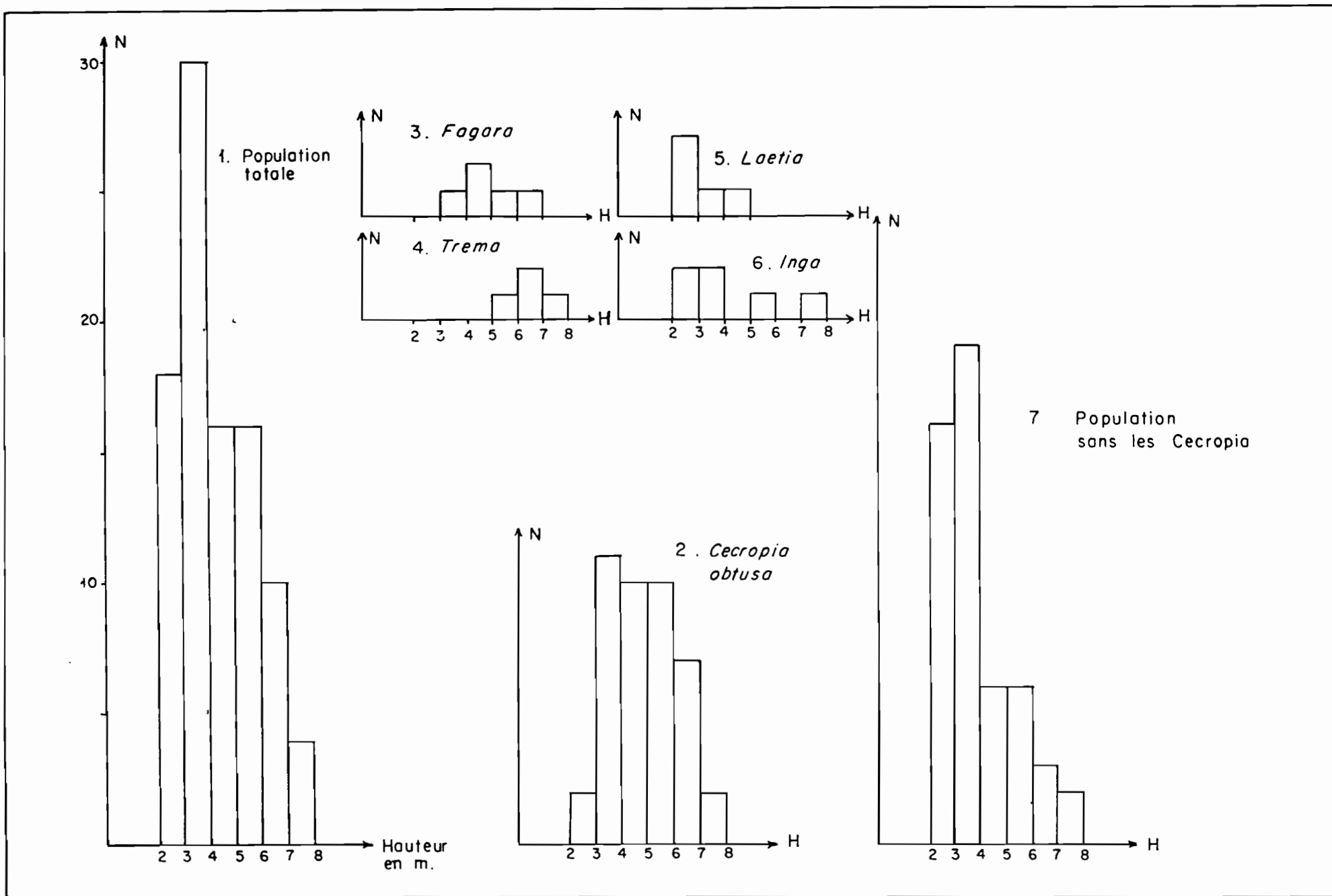
Deux ans et demi; espèces de ligneux érigés; densités en %

espèces	densités en %
<u>Cecropia obtusa</u>	46
<u>Fagara sp.</u>	5
<u>Hyeronima laxiflora</u>	5
<u>Laetia procera</u>	5
<u>Rollinia resinosa</u>	4
<u>Trema micrantha</u>	4
<u>Anacardium occidentale</u>	2
<u>Casearia sp.</u>	2
<u>Inga bracteosa</u>	2
<u>Sloanea sp.</u>	2
<u>Xylopia longifolia</u>	2
<u>Casearia pitumba</u>	1
<u>Cupania hirsuta</u>	1
<u>Didymopanax morototoni</u>	1
<u>Guarea sp.</u>	1
<u>Hirtella sp.</u>	1
<u>Inga auristellae</u>	1
<u>Inga edulis</u>	1
<u>Inga nobilis</u>	1
<u>Inga thibaudiana</u>	1
<u>Sloanea sp.</u>	1
<u>Vochysia tomentosa</u>	1
espèces indéterminées	5

Figure 14: Trois-Sauts, végétation de deux ans et demi, paramètres structuraux d'une population ligneuse érigée sur 100 m<sup>2</sup>.

Figure 15: Trois Sauts végétation de deux ans et demi, profil architectural d'une parcelle de 20 m X 5 m. En pointillés serrés: volume folié des rejets d'une souche de Dicorynia; en pointillés clairsemés, volume occupé par le vieux manioc et des ligneux décombants.





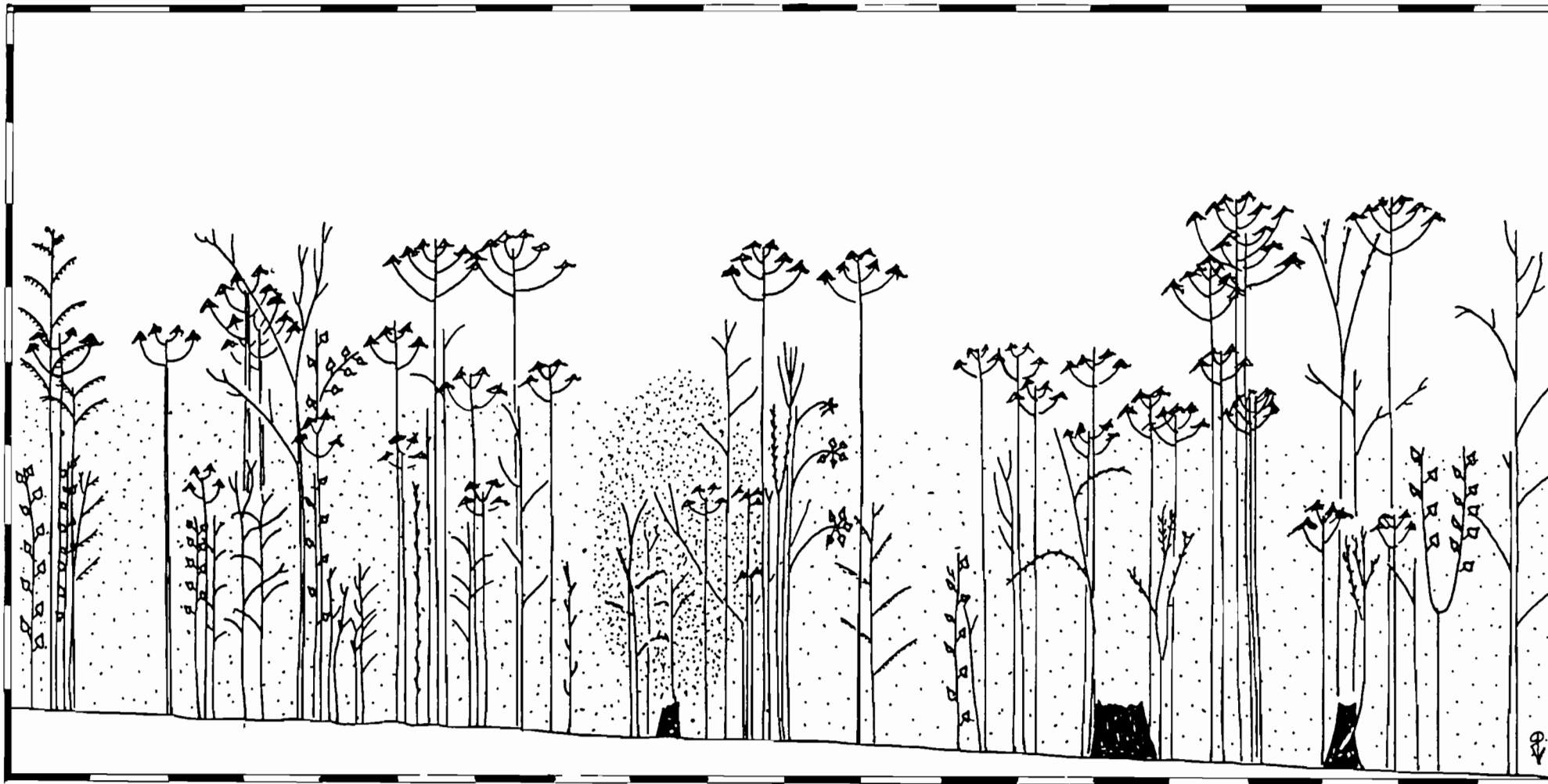


Figure 15

V.4.- Trois ans et demi

L'abattis est toujours envahi par une population broussailleuse très dense qui atteint quatre à cinq mètres de haut, et que composent toujours le vieux manioc associé à Clidemia dentata, Leandra rufescens, Derris amazonica. Les ligneux érigés surciment nettement l'ensemble broussailleux et culminent aux alentours de treize mètres, mais la population n'est pas répartie de façon homogène sur le plan horizontal; des zones plus denses apparaissent, les individus surciment sont groupés en petits bosquets qui forment comme des flots émergeant, ici et là, de la végétation broussailleuse. Une surface de 20 X 5 mètres a été étudiée; on y a pris en compte tous les individus ligneux érigés de plus de deux mètres de haut. 70 individus ont ainsi été répertoriés qui se répartissent en 16 espèces. Le tableau 14 indique la densité relative de chaque espèce. On remarquera que les Cecropia forment le groupe le plus important dans la population, mais que les Inga représentent le quart de la population.

La figure 16 rend compte de la répartition en classes de hauteur de la population totale et de certains de ses éléments floristiques. La répartition de la population totale prend une allure bimodale. Ceci peut indiquer soit l'arrivée d'une deuxième génération de plantes ligneuses érigées, soit une mortalité plus importante à certains niveaux de la population équienne décrite à deux ans et demi. Cette mortalité existe globalement puisque l'on passe de 94 à 70 individus. Une forte mortalité a aussi été observée à cet âge par PREVOST (1982a) sur la piste de Saint Elie, correspondant à 39% de la population de Cecropia obtusa et 14% de celle de Cecropia sciadophylla, et affectant surtout les petites classes de diamètre. Elle peut s'expliquer en partie par le processus de captures racinaires décrit par KAHN (1978) chez Musanga cecropoides et observé par PREVOST (1982 a) chez Cecropia en Guyane .

La distribution s'étend et s'aplatit, les arbres atteignent maintenant treize mètres de haut, et la classe la plus importante ne contient que treize individus.

La population de Cecropia est passée de 42 à 39 individus. Les

plus grands d'entre eux atteignent onze mètres de haut alors que les plus petits en mesurent quatre. L'absence de régénération dans cette population se confirme donc; croissance et mortalité se sont équilibrées et la distribution des effectifs par classe de hauteur est devenue quasi gaussienne.

Les Inga dominent nettement la végétation par leur taille; l'effectif global de leur population a triplé. L'aspect erratique de la distribution des effectifs de classes de hauteur se confirme.

La population de Fagara se maintient à l'état d'individus isolés dans l'ensemble de l'abattis, ce qui n'apparaît pas dans la parcelle de taille réduite. Les Trema ont tous une hauteur de huit mètres, et les Laetia n'ont guère évolué. Le reste de la population ligneuse érigée présente une distribution des effectifs de classes de hauteur classique, décroissante, qui laisse penser que les petits individus non répertoriés sont nombreux.

La figure 17 montre l'architecture de la parcelle. Cette parcelle englobe l'un des bosquets qui surciment la végétation broussailleuse (partie droite) et une zone moins différenciée (partie gauche) qui n'a pas bénéficié d'un apport de graines de Inga et où la croissance des individus a été freinée par le couvert broussailleux. Quoiqu'il en soit, cette hétérogénéité du couvert annonce très tôt sa fragmentation en une mosaïque, en petites éco-unités possédant chacune son architecture et son potentiel de développement.

La couverture des cimes atteint ici 80% de la surface, mais elle est inégalement répartie dans le plan horizontal ainsi que dans le plan vertical, les superpositions étant nombreuses dans le bosquet de Inga.

---

Figure 16: Trois-Sauts, végétation de trois ans et demi; paramètres structuraux d'une population de ligneux erigés sur une parcelle de 100 m<sup>2</sup>.

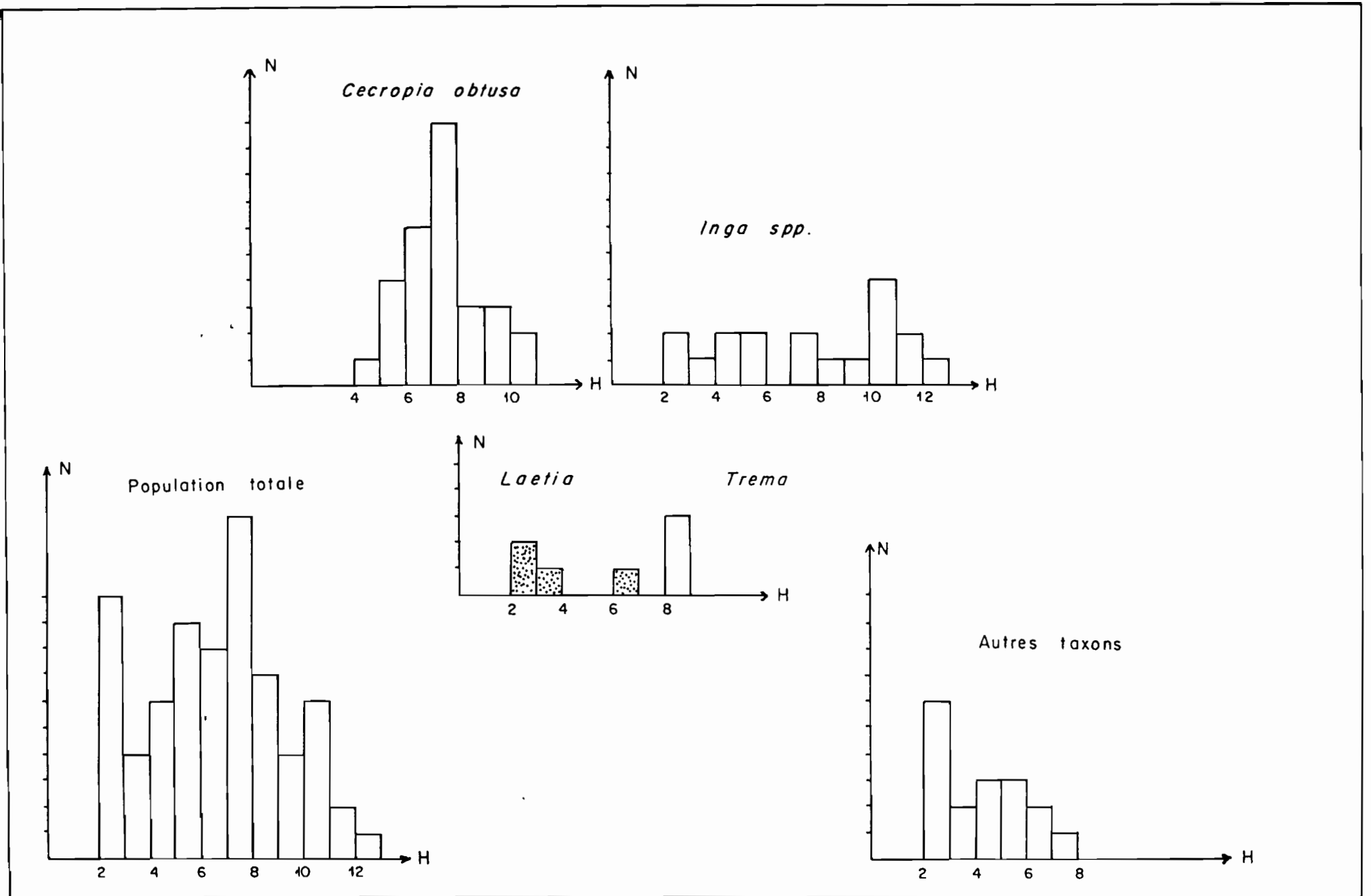


Figure 16

Tableau 14

Trois ans et demi; espèces de ligneux érigés et densités en %

espèces	densités %
<u>Anacampta macrocalyx</u>	1.4
<u>Cecropia obtusa</u>	41.4
<u>Cupania hirsuta</u>	2.8
<u>Eugenia patrisii</u>	1.4
<u>Inga alba</u>	1.4
<u>Inga alata</u>	1.4
<u>Inga edulis</u>	18.6
<u>Inga sp.</u>	1.4
<u>Inga thibaudiana</u>	2.8
<u>Laetia procera</u>	5.7
<u>Lecythis corrugata</u>	1.4
<u>Mabea piriri</u>	4.3
<u>Rollinia resinosa</u>	4.3
<u>Solanum surinamense</u>	2.8
<u>Talisia sp.</u>	4.3
<u>Trema micrantha</u>	4.3

Les Cecropia sont assez régulièrement répartis dans le plan au-dessus de la végétation broussailleuse. Ce sont en fait les Inga qui créent la structure en bosquets dont la présence dans la parcelle démontre un début d'organisation architecturale. Les réitérations des Inga sont plus élevées au centre du bosquet que sur les côtés où elles s'abaissent jusqu'à l'intérieur du niveau broussailleux. Cette architecture mime celle d'un arbre solitaire en milieu ouvert. Un tel abaissement des niveaux de réitération s'observe aussi sur certaines lisières (LESCURE 1981 ) où il peut remplacer l'architecture en éventail décrite par OLDEMAN (1972) ou la cicatrization (MANGENOT 1956) de lisières artificielles par des lianes. Tous ces mécanismes aboutissent au même résultat, la création ou la protection d'un espace microclimatique forestier isolé de tous côtés des contraintes macroclimatiques. Ce type de bosquet peut être considéré comme une éco-unité bien différenciée.

#### V.5.- Quatre ans.

L'aspect général ressemble à celui observé à trois ans et demi. Le volume broussailleux est surcimé par des volumes arborescents constitués de Inga, mais il commence à s'effondrer en d'autres endroits. Corrélativement, les bosquets se resserrent. De nombreuses plantes sont encore surcimées par le volume broussailleux parmi lesquelles on peut distinguer des ligneux à port arborescent ou arbustif, ou à port décombant comme les Piper par exemple. On rencontre aussi des lianes ligneuses ou herbacées; les premières présentent souvent dans leur forme de jeunesse, un port dressé. Les herbes sont généralement érigées.

---

Figure 17: Trois Sauts, végétation de trois ans et demi; profil architectural d'une parcelle de 20 m X 5 m. En pointillés clairsemés, volume occupé par les vieilles tiges de manioc et quelques ligneux décombants.



Figure 17



Dans l'ensemble de l'abattis, les espèces surcimées les plus fréquentes sont, par ordre de densité décroissante: Piper sp., Herrania cf. karukuensis, Clidemia dentatata, Rollinia resinosa, Eugenia patrisii, et les deux lianes Humirianthera ampla et Uncaria guyanensis.

On trouve aussi, avec une plus faible densité, les arbres et arbustes suivants: Ambelania acida, Anacardium occidentale, Apeiba tibourbou, Bonafousia undulata, Casearia sp., Candolleodendron brachystachyum, Cassia quinquangulata, Cecropia obtusa, Cordia exaltata, Cordia nodosa, Conomorpha sp., Cupania hirsuta, Didymopanax morototoni, Discophora guianensis, Fagara sp., Gustavia augusta, Heisteria microcalyx, Helicostylis tomentosa, Inga alba, Inga auristellae, Inga bracteosa, Inga capitata, Inga edulis, Inga nobilis, Inga sp., Iserta coccinia, Laetia procera, Lecythis corrugata, Miconia sp., Myrcia sp., Myriaspora decipiens, Ocotea puberula, Piper spp., Pithecellobium sp., Psychotria sp., Qualea coerulea, Rheedia macrophylla, Sapium ciliatum, Siparuna guianensis, Sloanea echlerii, Solanum surinamense, Solanum crinitum, Solanum subinerme, Spondias monbin, Swartzia panacocco, Talisia longifolia, Tetragastris altissima, Thyrsodium guianense, Trattinickia demerarae, Vatairopsis surinamensis, Xylopia frutescens. La présence d'Anacardium occidentale et de Spondias monbin peut s'expliquer par le fait que ce sont des fruits très consommés par les hommes. Tous ces arbres sont des individus d'avenir qui ont probablement germé peu de temps après les pionniers mais dont la croissance est d'une part plus lente, d'autre part retardée par le couvert de pionniers.

En ce qui concerne les lianes, on rencontre Abuta sp., Arrabidea patellifera, Connarus sp., Doliocarpus guianensis, Doliocarpus brevipedicellatum, Derris amazonica, Humirianthera ampla, Machaerium quinatum, Machaerium sp., Salacia sp., Smilax sp.

Les herbacées sont représentées par Calathea elliptica, Gynerium sp., Heliconia chartacea, Ischnosiphon arouman, Ischnosiphon sp., Laciasis lingulata, Mikania congesta, Orthoclada sp., Phaenacospermum guianensis, Sabicea sp., Stachytarpheta cayennensis, Xyphidium coeruleum.

Bactris gastoniana représente seul les palmiers.

Une parcelle de 15 X 10 mètres a été étudiée en détail après en avoir éliminé la végétation broussailleuse. Le tableau 15 indique les densités relatives des espèces ligneuses érigées rencontrées. Quarante individus de plus de deux mètres de haut étaient présents dans la parcelle. Les distributions des hauteurs et des diamètres ainsi que la relation entre hauteur et diamètre pour cette population est présentée dans la figure 18.

On remarque le faible effectif de cette population par rapport à ceux enregistrés dans les stations précédentes. Une chute d'effectif semblable au bout de quelques années est aussi observée à Tai par de NAMUR (1978), et chez les Secoyas du Perou par HAXAIRE (comm.pers.). Pour l'ensemble de la population, la distribution des hauteurs est gaussienne jusqu'à la classe 8-9 mètres, mais elle présente des effectifs importants pour les plus fortes classes. La distribution des diamètres est franchement bimodale, les plus grandes classes étant entièrement constituées de Inga edulis. Les Cecropia sont faiblement représentés ainsi que les Trema.

La relation  $H = f(D)$  peut être analysée suivant la méthode proposée par OLDEMAN (1974a). Rappelons que pour cet auteur, la répartition des points de chaque côté d'une droite  $H = 100D$  est liée à la situation architecturale de chaque individu. Pour ceux qui sont conformes à leur modèle initial,  $H$  est généralement supérieur à  $100D$ , alors que pour les individus du présent, fortement réitérés,  $H$  est généralement inférieur à  $100D$ . Cette droite  $H = 100D$  ne doit pas être considérée comme une droite de régression entre les deux paramètres; elle ne procède pas du calcul, mais d'une analyse morphologique, cas par cas, effectuée en Guyane sur des arbres forestiers d'avenir et du présent. Elle ne relève pas d'une démarche statistique. Cette droite a été critiquée par CUSSET (1980) qui, se plaçant sur le plan statistique, propose de lui substituer une relation de la forme  $H = K D^{2/3}$ ; ce lissage de CUSSET est extrêmement proche de celui que nous avons obtenu pour une population forestière sur la piste de Saint Elie qui est  $H = 249 D^{0,6985}$  (LESCURE

& al. 1983). Mais ces deux droites, d'OLDEMAN et de CUSSET ne se placent absolument pas sur le même plan conceptuel, et ne présentent donc pas la même signification.

Ceci étant précisé, si l'on s'en tient à l'analyse d'OLDEMAN, deux ensembles d'arbres pour lesquels H est inférieur à D se dessinent, l'un inférieur, pas très net, composé d'un Solanum subinerme et de Trema micrantha, et l'autre, supérieur, bien marqué, composé uniquement de Inga edulis. Les Cecropia restent au dessus de la ligne  $H = 100 D$ .

Nous rencontrons ici un obstacle à l'utilisation des critères architecturaux définis pour l'environnement forestier, lorsque l'on s'adresse à une formation pionnière où la position d'un arbre par rapport à la droite  $H = 100 D$  ne permet pas de décider de l'état d'avenir ou du présent de cet individu. La seule définition toujours valable de ces états est qu'un arbre d'avenir possède encore un grand potentiel d'expansion alors que chez un arbre du présent ce potentiel est faible. Tous les individus ici présents sont encore capables de grandir et donc sont des individus d'avenir, certains déjà réitérés comme les Inga, d'autres pas du tout ou peu comme les Cecropia, les premiers présentant une hauteur inférieure à  $100 D$ , les seconds une hauteur supérieure à  $100 D$ . Mais certains arbres d'avenir, gros, réitérés et surcimants transforment l'environnement des autres arbres d'avenir surcimés, et fonctionnent donc dans la parcelle comme des arbres du présent; cette situation appelle un nouveau terme capable de désigner ces arbres pionniers surcimants influençant la croissance des surcimés; nous proposons d'appeler l'ensembles qu'ils constituent l'ensemble des pionniers surcimants.

La figure 19 rend compte de l'architecture de la placette, peu différente de celle de trois ans et demi. On observera la dégradation visible de la végétation broussailleuse qui s'effondre en certains endroits du fait essentiellement de la mort des tiges de manioc qui se dessèchent sur pied. On notera l'importance architecturale de Inga edulis et son organisation en bosquets qui est d'ailleurs facilitée par le fait que cette espèce réitère de nombreux axes très près du

Tableau 15

Quatre ans; densités relatives des principales espèces  
de ligneux érigés.

espèces	densités en %
<u>Ambelania acida</u>	2.5
<u>Calypthranthes sp.</u>	2.5
<u>Cecropia obtusa</u>	12.5
<u>Diplotropis purpurea</u>	2.5
<u>Eugenia patrisii</u>	2.5
<u>Inga edulis</u>	20.0
<u>Inga rubiginosa</u>	2.5
<u>Inga sp.</u>	2.5
<u>Isertia coccinea</u>	5
<u>Laetia procera</u>	2.5
<u>Lecythis corrugata</u>	5
<u>Myriaspora decipens</u>	5
<u>Rollinia resinosa</u>	2.5
<u>Siparuma guianensis</u>	2.5
<u>Solanum surinamense</u>	2.5
<u>Solanum subinerme</u>	2.5
<u>Trema micrantha</u>	5
espèces indéterminées	17.5
morts	2.5

Figure 18: Trois Sauts, végétation de quatre ans; paramètres structuraux  
d'une population ligneuse érigée sur 150 m<sup>2</sup>

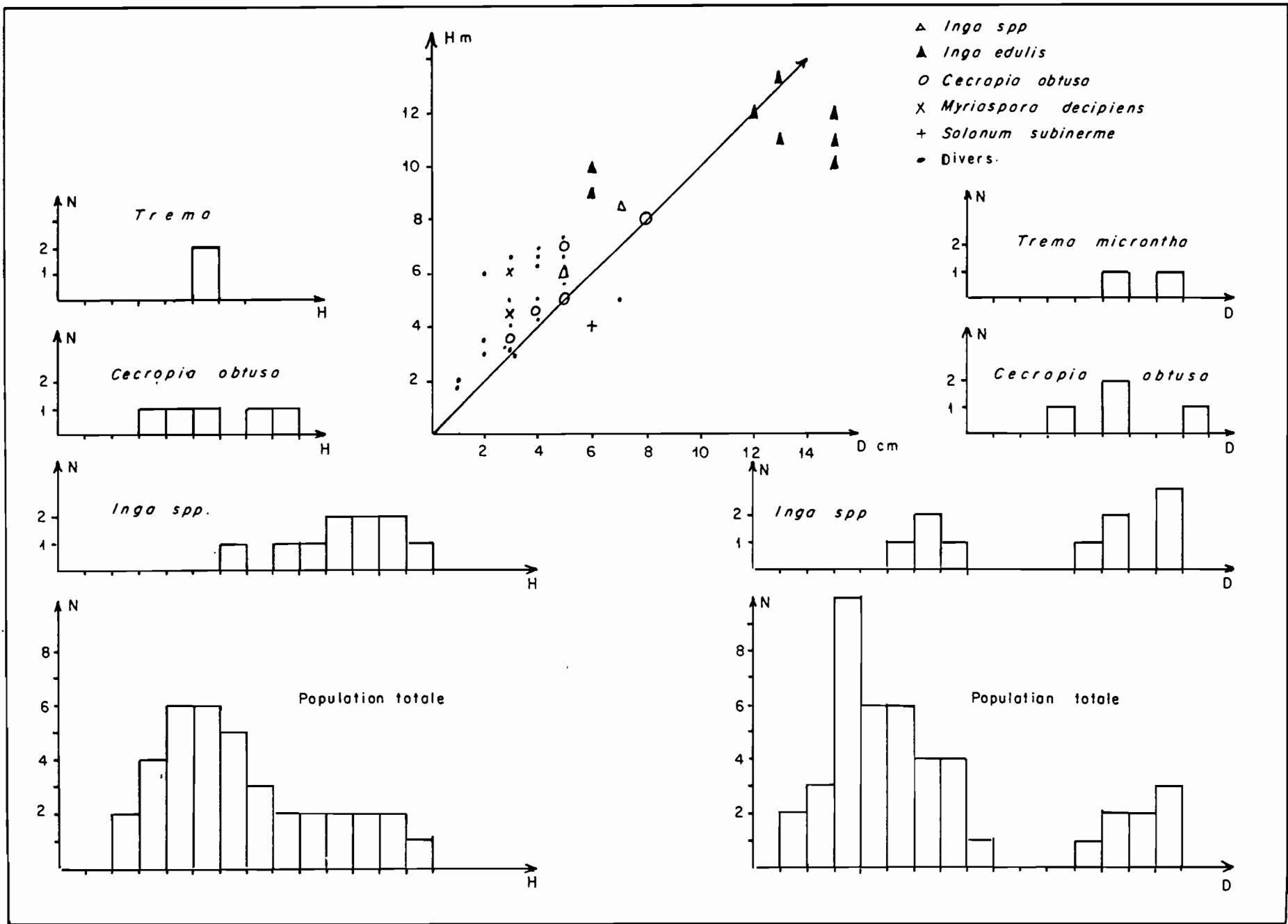


Figure 18

sol, ces axes jouant dans l'architecture le rôle d'autant de troncs serrés les uns contre les autres.

V.6.- Dix ans.

La végétation broussailleuse si caractéristique des phases précédentes, a maintenant disparu. Une forêt secondaire relativement claire lui a succédé; celle-ci possède une voûte presque fermée qui oscille entre 12 et 18 mètres. Une parcelle de 20 X 10 mètres a été étudiée en prenant en compte les individus ligneux érigés de plus de 5 mètres de haut. Quarante deux individus ont été ainsi recensés plus deux palmiers, Astrocaryum sp., de 4 mètres de haut chacun, et dont les stipes n'étaient pas encore formés. Le tableau 16 indique les espèces rencontrées et leur densité relative.

La flore a considérablement changé. Le genre Inga reste dominant avec 21% des individus, mais Cecropia ne représente plus que 5% de la population. Par contre Casearia spp. et Rollinia resinosa sont nombreux. Observons la présence à cet âge d'un Protium sp. de treize mètres de haut et d'un Virola melinonii qui atteint vingt mètres de haut et 14 centimètres de diamètre, ce qui suggère une croissance minimum de deux mètres par an en moyenne. Notons encore la présence d'un Brosimum guyanensis, espèce pouvant être très abondante dans les vieilles forêts secondaires, comme en témoigne, en Guyane, la végétation actuelle de la Montagne d'Argent, ancien camp de transportation abandonné il y a une centaine d'années.

---

Figure 19: Trois-Sauts, végétation de 4 ans; profil architectural d'une parcelle de 15 m X 10. Les individus d'avenir ne sont dessinés que sur une bande de 15 m X 5. Pointillés denses: individus d'avenir. Pointillés clairsemés: volume occupé par les vieilles tiges de manioc et des petits ligneux décombants.

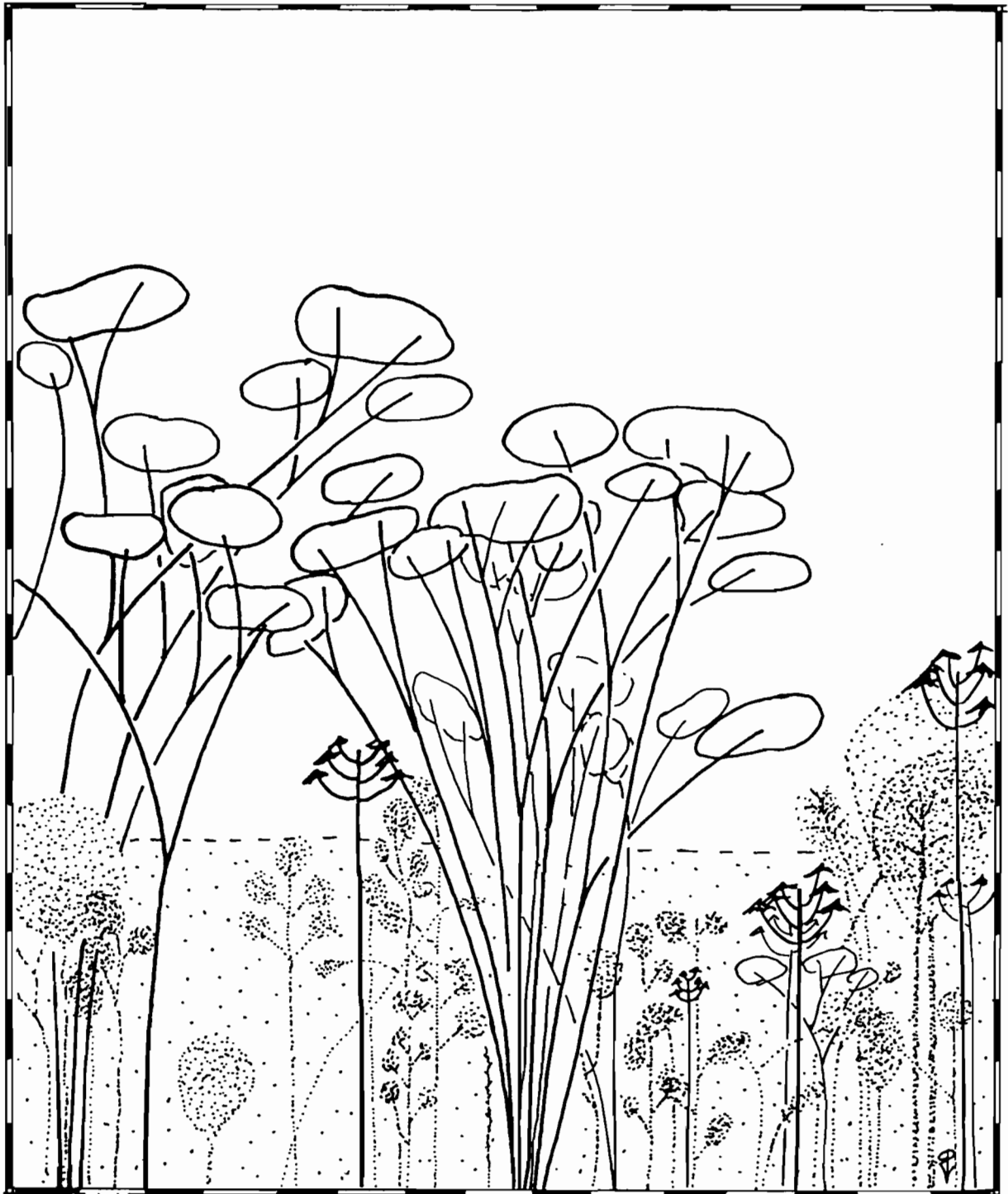


Figure 19

La figure 20 concerne les distributions des diamètres et des hauteurs ainsi que la relation  $H = f(D)$ . L'amplitude des variables H et D a considérablement augmenté sans que l'effectif ait beaucoup changé. On constate donc un aplatissement des distributions si l'on conserve des petits intervalles de classe. Les distributions exprimées avec des intervalles de classes plus forts, 5m ou 5cm selon la variable considérée, sont donc préférées ici. La distribution des effectifs des classes de hauteur est linéaire décroissante, celle des effectifs des classes de diamètre est plus proche d'une exponentielle décroissante. Pour cette dernière, le faible effectif de la classe 0-5 cm doit être imputé à l'échantillonnage basé sur une limite inférieure de hauteur et non de diamètre. On retiendra donc que l'aspect général de ces distributions n'est plus gaussien, ce qui sous-entend que la population n'est sans doute plus équienne, mais qu'elle est constituée d'une population pionnière associée à une population post-pionnière dont les éléments auraient germé sous le couvert de la population pionnière.

L'étude de la relation  $H = 100 D$  montre que pour la majeure partie de la population H est supérieure à 100 D; pour quelques individus H est inférieure à 100 D; il s'agit d'un Cassia fastuosa, d'un Inga bracteosa, d'un Inga edulis, d'un Cecropia obtusa, d'un Virola melinonii et d'un Cordia exaltata. On remarquera que le genre Inga s'est considérablement diversifié..

La figure 21 montre l'architecture de la parcelle. Les Inga et les Cecropia ont poursuivi leur croissance. Si les Cecropia restent, comme ils sont apparus, plus ou moins épars, les Inga constituent toujours des bosquets entre lesquels on trouve maintenant des représentants d'un nouvel ensemble floristique qui contient des taxons assez caractéristiques de forêts secondaires: Brosimum guyanensis, Casearia sp. Bagassa tiliaefolia, Protium sp., Cassia fastuosa, Virola melinonii.

L'ensemble pionnier surcimant, constitué de Inga spp., Cecropia obtusa, Cassia fastuosa, Myriasporea decipiens, Cordia sp, est figuré en traits pleins, ainsi que deux Casearia du présent, surcimés. Les autres individus surcimés, tous d'avenir, sont figurés en pointillés.



Tableau 16

Dix ans; densités relatives de principaux taxons de ligneux érigés.

espèces	densités en %
<u>Bagassa tiliaefolia</u>	4.8
<u>Brosimum guyanensis</u>	4.8
<u>Casearia acuminata</u>	4.8
<u>Casearia sp.</u>	11.9
<u>Cassia fastuosa</u>	7.1
<u>Cecropia obtusa</u>	4.8
<u>Cordia exaltata</u>	4.8
<u>Discophora guianensis</u>	2.4
<u>Goupia glabra</u>	2.4
<u>Gustavia augusta</u>	2.4
<u>Inga alata</u>	2.4
<u>Inga bracteosa</u>	4.8
<u>Inga edulis</u>	4.8
<u>Inga rubiginosa</u>	2.4
<u>Inga spp.</u>	7.1
<u>Lecythis corrugata</u>	2.4
<u>Myrciaria floribunda</u>	2.4
<u>Myriaspota decipiens</u>	2.4
<u>Protium sp.</u>	2.4
<u>Rollinia resinosa</u>	7.1
<u>Terminalia sp.</u>	2.4
<u>Virola melinonii</u>	2.4
<u>Vochysia tomentosa</u>	4.8

Figure 20: Trois-Sauts, végétation de dix ans; paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 200 m<sup>2</sup>.

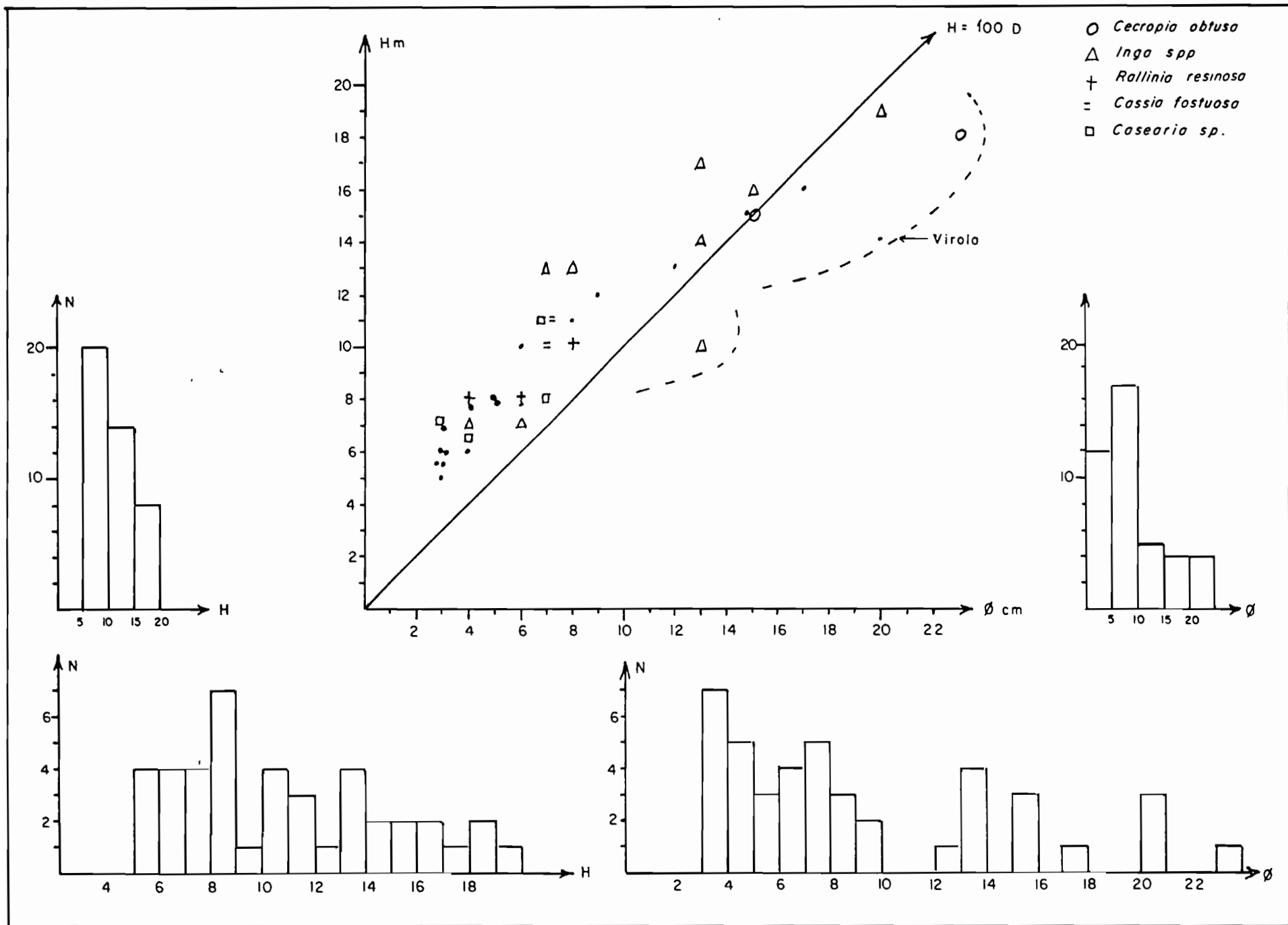


Figure 20

De chaque côté de la parcelle, on trouve un bosquet de Inga auxquels se mêlent Cecropia obtusa, Cassia fastuosa. Ces bosquets sont architecturalement bien organisés avec une voûte en forme de dôme; on y distingue deux niveaux principaux de réitérations, l'un aux alentours de 6 mètres, l'autre vers 10 mètres. La majeure partie des individus ont du réitérer d'abord au premier niveau, puis au second, comme le montrent les traces d'élagage particulièrement visibles sur le Inga à droite de la figure. L'ensemble pionnier surcimant a donc grandi tout en conservant sa cohésion et sa fonction architecturale, et les surfaces d'inversion morphologique s'élèvent par élagage des réitérations les plus basses. Ce phénomène d'élévation de la surface d'inversion par élagage s'observe clairement dans les populations pionnières, qu'elles soient plurispécifiques, comme ici, ou pratiquement monospécifiques dans les mangroves à Avicennia nitida (LESCURE 1977, 1980 ).

Entre les deux bosquets on trouve un ensemble assez dense de jeunes arbres d'avenir pourvus déjà pour la plupart d'un certain nombre de réitérations. La présence de ces réitérations précoces s'explique bien entendu par le niveau élevé d'énergie qui existe dans cet espace inter-bosquets soumis aux facteurs macroclimatiques. On note encore que la hauteur de ces réitérations précoces correspond à peu près à celle du niveau inférieur de réitération dans les bosquets; elle correspond probablement à un niveau privilégié dans l'ancienne végétation broussailleuse qui envahissait l'espace, où un apport d'énergie plus important devait entraîner l'initiation de la réitération.

La structure en bosquets existe toujours et l'espace inter-bosquets, débarrassé de la végétation broussailleuse, est devenu le lieu privilégié du développement d'espèces post-pionnières dont certains individus, soumis à un niveau d'énergie important, réitérent précocement et ne crois-

---

Figure 21: Trois Sauts, végétation de 10 ans. Profil architectural d'une parcelle de 20 m X 10 m Traits pleins: pionniers surcimants et individus du présent; pointillés: individus d'avenir.



Figure 21

sent plus selon leur modèle. Certains individus commencent à en surcimer d'autres comme ce Protium sp. ou ce Bagassa tiliaefolia. Le dynamisme de cette éco-unité inter-bosquets est intense.

#### V.7.- Vingt trois ans.

Les ligneux érigés de plus de 5 mètres de haut ont été étudiés sur une parcelle de 20 X 10 mètres. Quarante trois individus ont été ainsi recensés; la densité de la population n'a donc pratiquement pas varié entre 10 et 23 ans. Le tableau 17 indique les espèces rencontrées et leur densité relative.

La hauteur de la population s'est élevée et atteint 25 mètres. Les espèces pionnières sont toujours présentes et dominent encore la population (Cecropia obtusa, Inga sp. et Didymopanax morototoni).

En densité, les Inga dominent toujours la population avec 21% des individus. Les Cecropia sont toujours présents avec 11% ainsi que Rolinia resinosa avec 7%. On n'observe pas, dans cette parcelle, de Casearia qui représentaient une part importante de la population de la parcelle de 10 ans, mais cette absence peut être imputée à l'échantillonnage. Au niveau de la densité, ils sont ici remplacés par Isertia coccinea qui constituent plus de 16% de la population.

La figure 22 indique les effectifs des classes de diamètre et de hauteur, ainsi que la relation  $H = f(D)$  pour tous les individus recensés. Comme dans le cas précédent, l'amplitude de la variable et la faible population rendent assez erratiques les distributions des effectifs de classes étroites, dont les plus grandes présentent des effectifs assez élevés. Ce décalage vers les grandes classes se retrouve, bien sûr, dans des répartitions avec des classes plus larges. Pour les hauteurs, les classes 15-20 et 20-25 sont presque de même importance, et pour les diamètres, la distribution semble bimodale avec un deuxième pic pour la classe 20-25. Rappelons pour cette dernière distribution que l'effectif de la plus petite classe est sous-estimé du fait que l'échantillonnage est basé sur une limite inférieure de hauteur.

Tableau 17

Vingt-trois ans; densités relatives des principales espèces de ligneux érigés.

espèces	densités en %
<u>Cassia fastuosa</u>	2.3
<u>Cecropia obtusa</u>	11.6
<u>Cordia exaltata</u>	2.3
<u>Cupania hirsuta</u>	2.3
<u>Didymopanax morototoni</u>	2.3
<u>Discophora guyanensis</u>	2.3
<u>Erythroxylon sp.</u>	2.3
<u>Goupia glabra</u>	2.3
<u>Hyeronima laxiflora</u>	4.6
<u>Inga capitata</u>	4.6
<u>Inga edulis</u>	11.6
<u>Inga rubiginosa</u>	2.3
<u>Inga spp.</u>	2.3
<u>Isertia coccinea</u>	16.3
<u>Lacmellea aculeata</u>	2.3
<u>Laetia procera</u>	2.3
<u>Miconia poeppigii</u>	4.6
<u>Pithecellobium sp.</u>	2.3
<u>Qualea coerulea</u>	2.3
<u>Rollinia resinosa</u>	7.0
<u>Sterculia pruriens</u>	2.3
<u>Virola melinonii</u>	2.3
<u>Xylopia frutescens</u>	2.3
espèces indéterminées	4.6

Figure 22: Trois Sauts, végétation de 23 ans. Paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 200 m<sup>2</sup>.

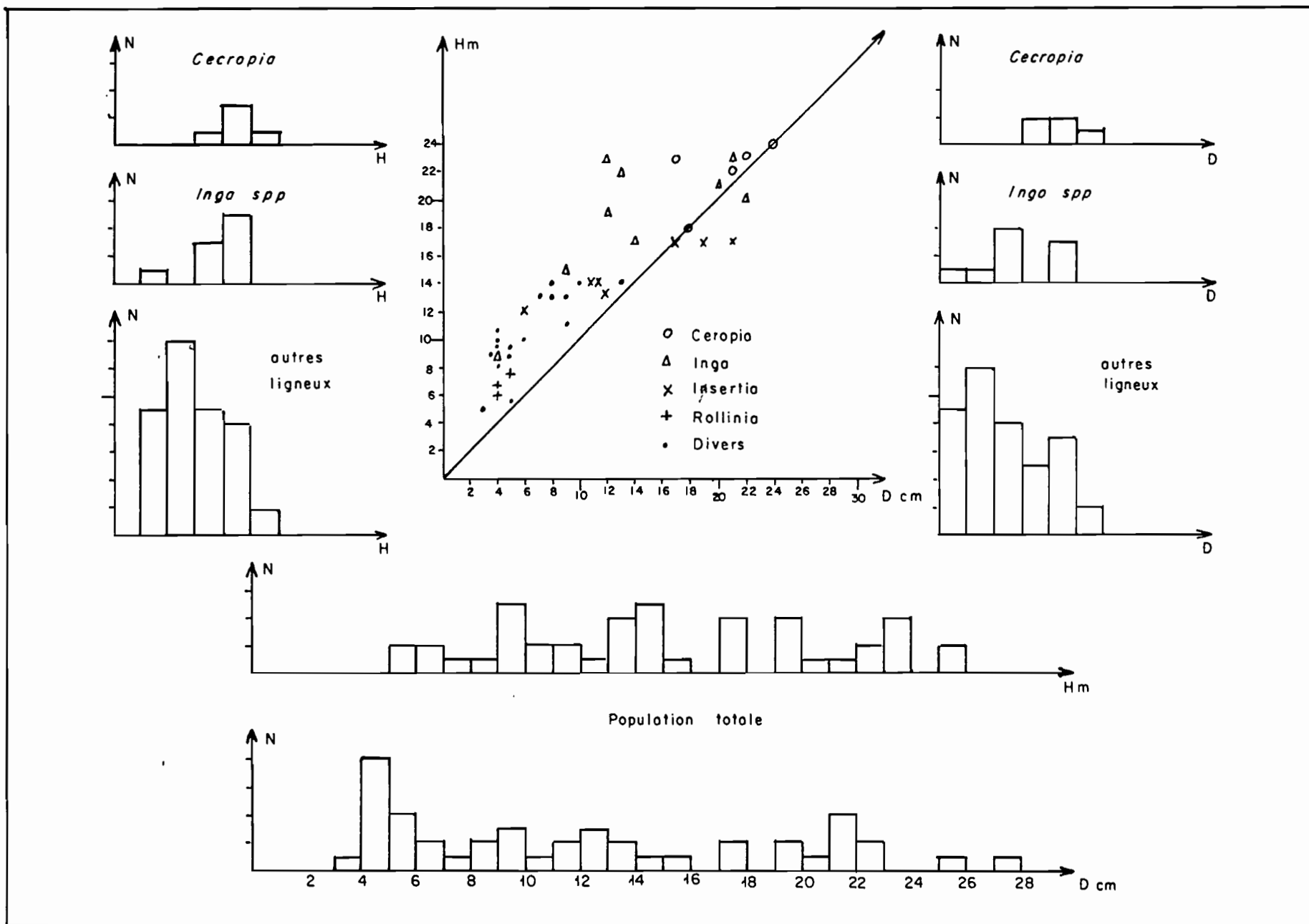


Figure 22

L'aspect bimodal est essentiellement dû aux genres Inga et Cecropia qui forment le groupe supérieur.

La relation  $H = f(D)$  ressemble à celle observée à 10 ans avec peu d'individus pour lesquels  $H$  est inférieure à  $100D$ ; on note que sur 17 individus, de plus de 15 mètres de haut, 10 ont une hauteur supérieure à  $100D$  parmi lesquels on trouve tous les Cecropia et tous les Inga sauf un.

Les figures 23 a et b représentent la placette étudiée; en traits pleins nous avons représenté les Cecropia et les Inga ainsi que les individus très réitérés. Nous y avons adjoint les Isertia coccinea qui ont atteint une taille adulte et forment ici un ensemble du présent très homogène. La densité assez forte des individus de plus de 5 mètres de haut nous a obligé à dessiner la parcelle en deux bandes, parallèles, de cinq mètres de large chacune.

L'architecture a considérablement changé. Non seulement la végétation est plus haute, et culmine à 25 mètres, mais le volume feuillé est devenu très dense et la structure en bosquet a disparu. Parmi les individus répertoriés de plus de 5 mètres de haut, trois taxons se partagent essentiellement l'espace; Cecropia, Inga et Isertia. Si l'on réunit, pour chacun de ces taxons, la cime de leurs représentants par un trait, et les points de ramification ou de réitération les plus bas par un autre, on s'aperçoit que chacun de ces taxons occupe un niveau privilégié dans la formation (fig.24). Aux Cecropia revient le niveau supérieur entre 15 et 25 mètres; Les Isertia s'établissent au niveau inférieur entre 7 et 14 mètres; quant aux Inga ils occupent le niveau in-

---

Figure 23 a et b: Trois Sauts, végétation de 23 ans. Profil architectural de deux bandes contiguës de 20 m X 5 m. Traits pleins: individus du présent; pointillés: individus d'avenir.

Figure 24: Trois Sauts, végétation de 23 ans; schéma de l'architecture de la végétation, traits pleins épais: volume feuillé de l'ensemble structural 1; traits pleins fins: volume feuillé de l'ensemble structural 2; traits pointillés: volume feuillé de l'ensemble structural 3.





Figure 230

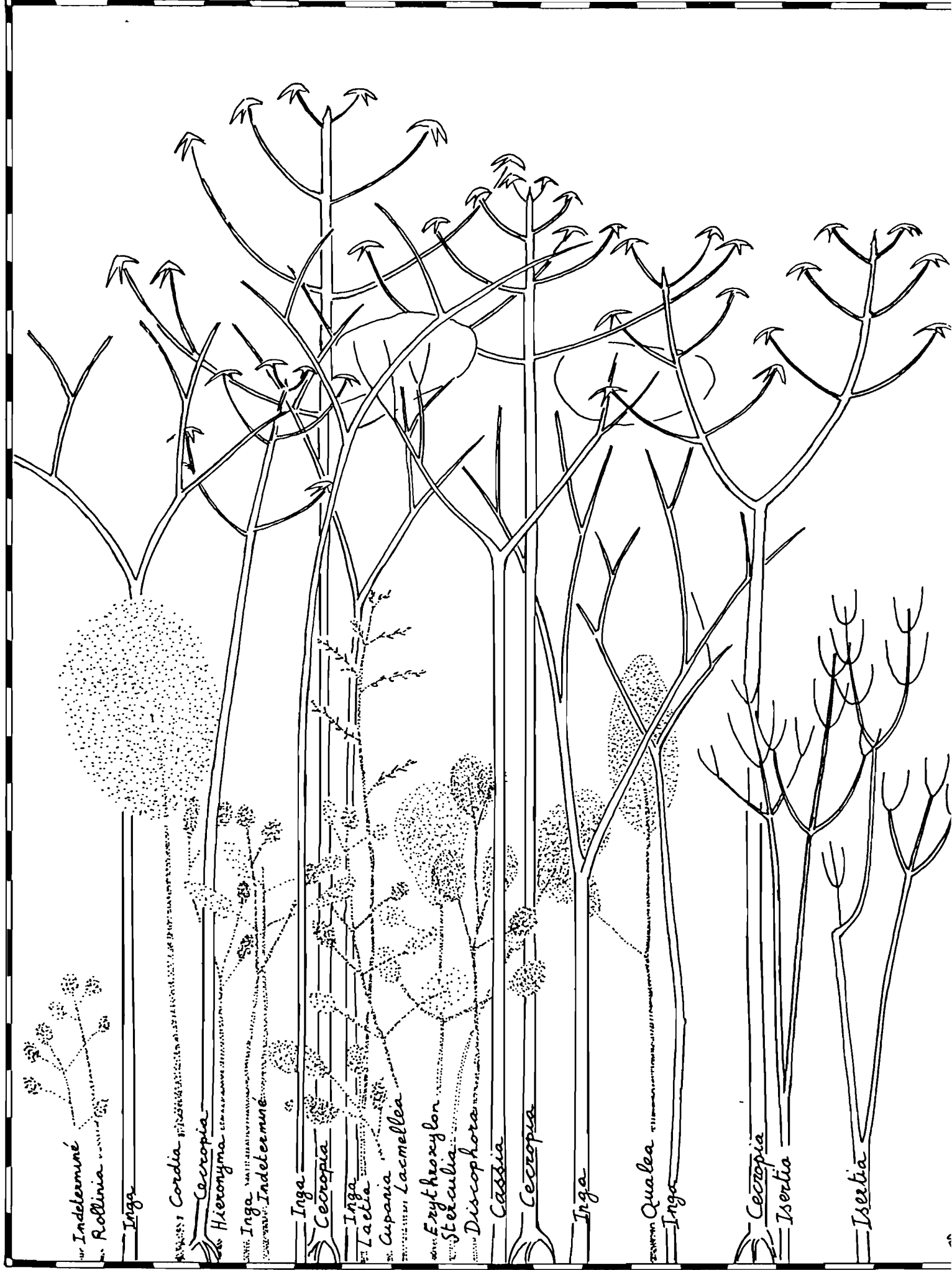


Figure 23b

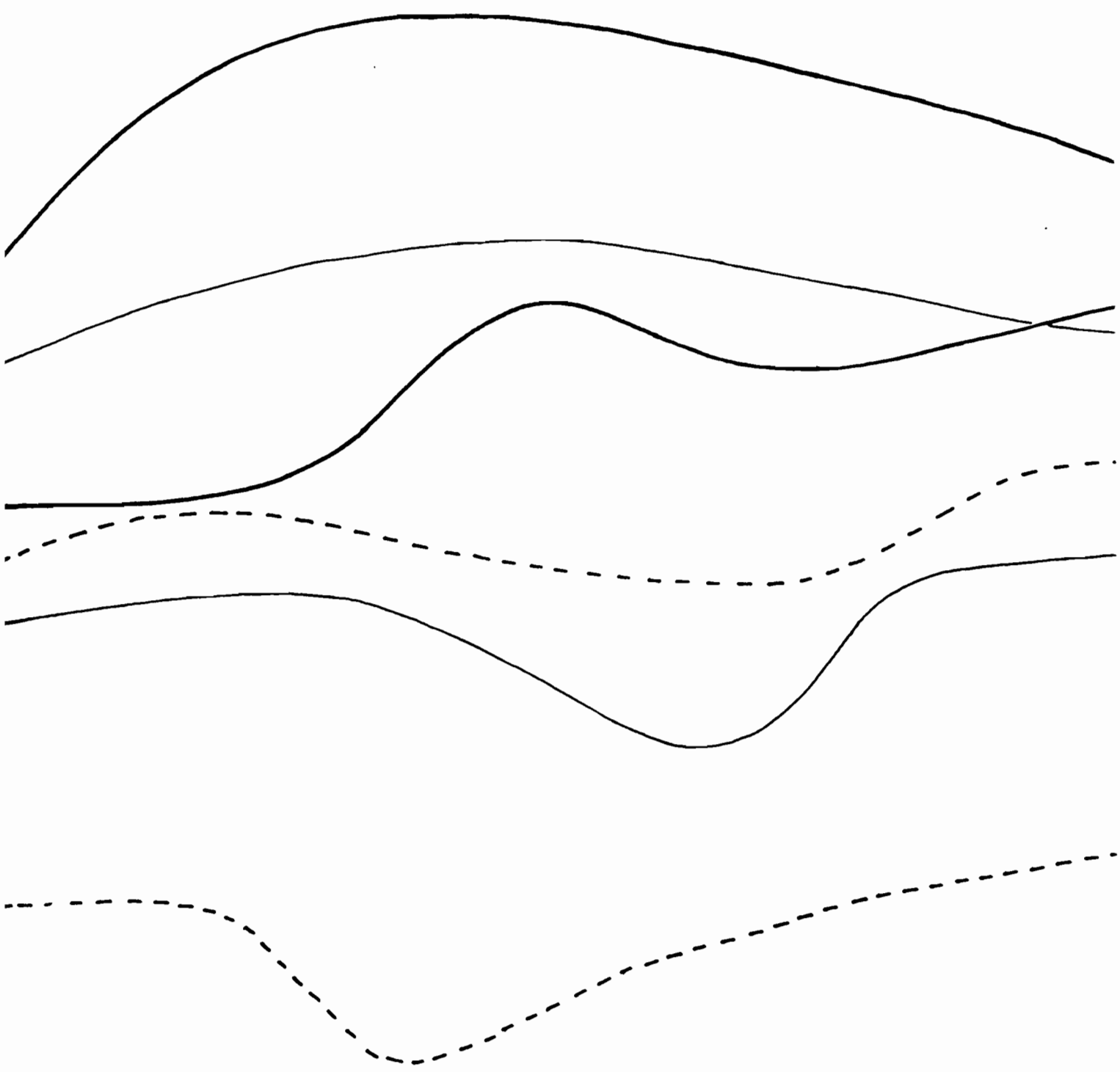


Figure 24

termédiaire entre 12 et 20 mètres. Ces trois taxons ont atteint ici leur taille adulte et forment chacun un ensemble structural presque monospécifique (figure 24).

Au niveau de chaque ensemble structural on rencontre certaines espèces marginales souvent sous forme d'individus d'avenir. Dans l'ensemble structural supérieur, on trouve Didymopanax, dans l'intermédiaire, un Cassia fastuosa et un Miconia poeppigii, et dans l'inférieur, Xylopia longifolia, Cordia sp., Qualea sp. et Virola melinonii.

L'ensemble pionnier surcimant s'est ici différencié en ensembles structuraux 1 et 2 et un ensemble structural 3 s'est établi sous le couvert des deux premiers.

Cette organisation s'accompagne d'une densité foliaire croissante vers le bas; le feuillage très dense des Isertia est surcimé par celui moins épais des Inga lui même dominé par les feuilles clairsemées de Cecropia.

#### V.8.- Trente trois ans.

Un parcelle de 30 X 30 mètres a été inventoriée en y relevant tous les individus ligneux érigés de plus de 10 mètres de haut. 101 individus furent ainsi recensés, qui se répartissent en 38 espèces dont le tableau 18 indique les noms et les densités relatives.

La végétation culmine maintenant à 33 mètres; elle est composée de nombreux individus dont aucun n'atteint un très gros diamètre, ce caractère permettant de ne pas confondre cette végétation avec une forêt plus ancienne.

A 23 ans sur 200 mètres carrés, on comptait sept espèces de plus de 10 mètres de haut; à trente trois ans, sur la même surface, on en trouve en moyenne 15. Il y a donc eu au cours de ces dix ans une diversification floristique qui s'est accompagnée de la disparition de la dominance importante dévolue à quelques espèces précises. La densi-

té relative maximale observée ici est de 7,8% contre 21,2% à vingt-trois ans, pour la même limite inférieure de hauteur.

Les taxons qui dominaient le peuplement précédent ont disparu (Cecropia obtusa, Inga edulis), ou ont été ramenés à une densité relative plus modeste (Isertia coccinea). Les Cecropia ont été remplacés par une espèce post-pionnière Pourouma minor. On sait que les Pourouma sont capables de germer dans de très petits chablis, voire dans des cheminées écologiques (OLDEMAN 1974a) on peut penser que leur présence marque dans cette parcelle l'emplacement des anciens Cecropia morts sur pied.

Le genre Inga reste présent avec de nouvelles espèces: Inga alba, I. auristellae, I. stipularis, dont l'habitat n'est plus lié à la végétation secondaire et que l'on retrouve dans des phases plus avancées de la sylvigénèse (PONCY 1981). Les Casearia sont bien représentés; ce genre est fréquent en vieilles forêts secondaires comme la forêt de Cabassou étudiée par CHARLES-DOMINIQUE & al. (1981). Les individus de ce genre de plus de 5cm de diamètre ont une densité relative de 5,3%. On note aussi l'apparition de Vismia guianensis souvent observé en situation pionnière à Saint Elie, et aussi dans les forêts secondaires âgées et les forêts basses sur sable blanc de la région de Mana. On remarque l'importance de la densité relative de Hyeronima laxiflora ainsi que de Bellucia grossularioides. Le Laetia procera occupe ici une place importante et le Didymopanax morototoni se maintient toujours à cet âge; il est en effet probable que les deux individus présents ont germé peu après la coupe de l'abattis. On observe enfin l'apparition du Trattinickia demerarae qui joue un rôle si important dans la forêt primaire voisine. De nombreuses espèces de phases plus avancées de la sylvigénèse sont présentes comme Aspidosperma sp., Couratari guyanensis, Diploporis purpurea, Ocotea sp., Piptadenia suaveolens, Swartzia panacocco.

La figure 25 présente les répartitions des effectifs des classes de hauteur et de diamètre ainsi que la relation  $H = f(D)$ . La répartition des classes de hauteur est très régulière et s'ajuste pour des classes de 5m à la forme:

$$\log N = a H + \log b$$

Tableau 18

Trente trois ans; densités relatives en % des principales espèces de ligneux érigés.

espèces	densités en %
<u>Aspidosperma sp.</u>	1
<u>Bellucia grossularioides</u>	2.9
<u>Casearia acuminata.</u>	7.8
<u>Casearia pitumba</u>	2.9
<u>Cassia fastuosa</u>	1
<u>Cordia nodosa</u>	1
<u>Couratari guyanensis</u>	1.9
<u>Cupania hirsuta</u>	2.9
<u>Didymopanax morototoni</u>	1.9
<u>Diplotropis purpurea</u>	1
<u>Discophora guyanensis</u>	2.9
<u>Fagara sp.</u>	1
<u>Guarea kunthiana</u>	1
<u>Guarea sp.</u>	1.9
<u>Guatteria chrysopetala</u>	1.9
<u>Guatteria discolor</u>	1
<u>Hyeronima laxiflora</u>	6.9
<u>Inga alba</u>	2.9
<u>Inga auristellae</u>	1
<u>Inga stipularis</u>	1.9
<u>Isertia coccinea</u>	4.9
<u>Jacaranda copaia</u>	2.9
<u>Laetia procesa</u>	4.9
<u>Lecythis corrugata</u>	1.9
<u>Miconia poeppigii</u>	1
<u>Mouriri oligantha</u>	1
<u>Ocotea sp.</u>	1.9
<u>Piptadenia suaveolens</u>	1
<u>Pourouma minor</u>	7.8
<u>Pterocarpus santalinoides</u>	1
<u>Quiina oblanceolata</u>	1.9
<u>Rollinia resinosa</u>	1.9
<u>Swartzia panacocco</u>	1
<u>Tachigalia paniculata</u>	1
<u>Trattinickia demerarae</u>	1.9
<u>Vismia guianensis</u>	3.9
<u>Xylopia frutescens</u>	4.9
espèces indéterminées	5.9

Figure 25: Trois Sauts, végétation de 33 ans; paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 900 m<sup>2</sup>.

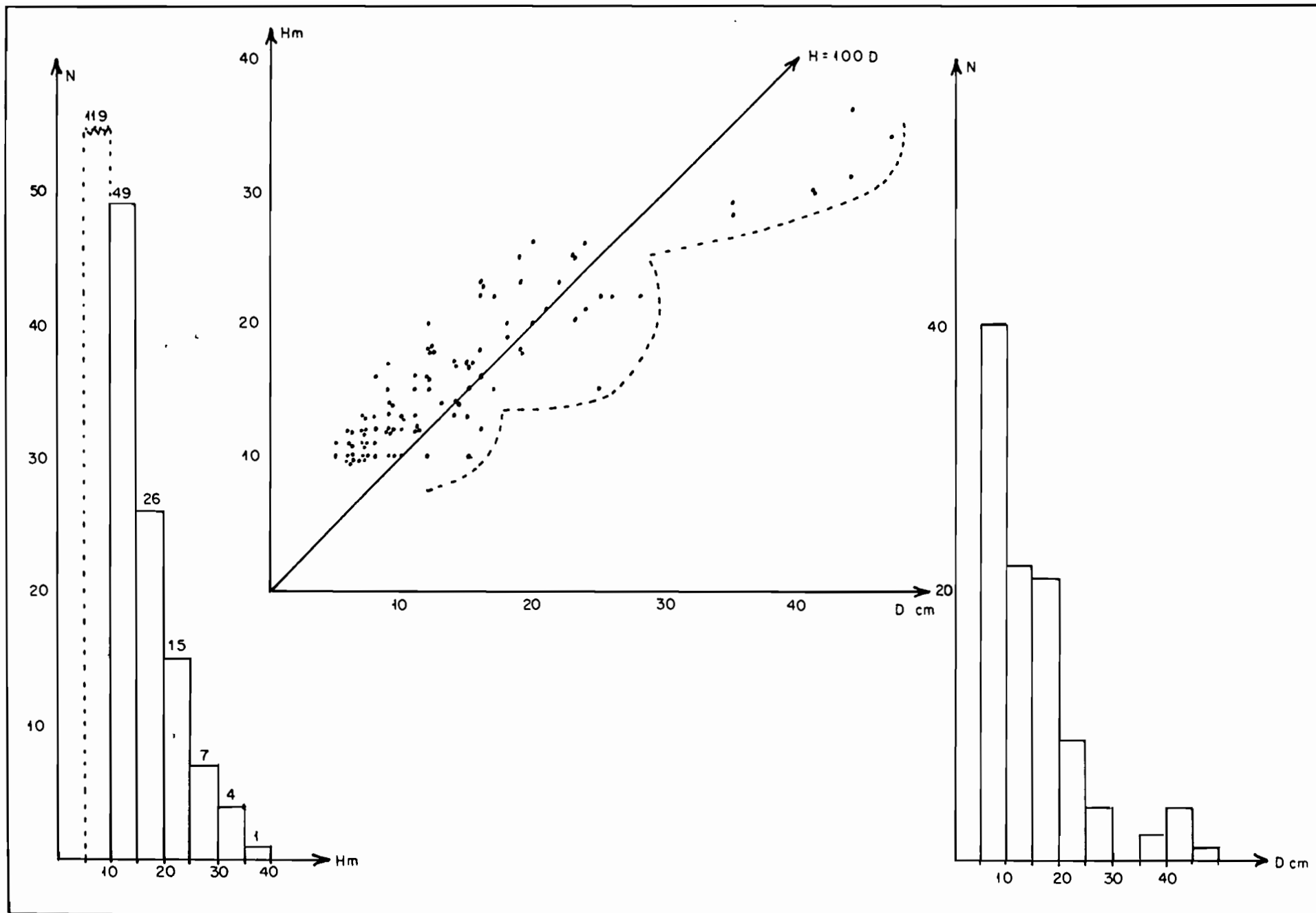


Figure 25

où N représente l'effectif de la classe et H la médiane de la classe, avec les valeurs suivantes:

$$a = -0,0641$$

$$\log b = 2,5577$$

et un coefficient de corrélation  $R = -0,98$ .

Ce lissage nous permet d'estimer la population de la classe 5-10 mètres à 119 individus.

La distribution des diamètres est très irrégulière et ne peut se lisser avec un bon coefficient de corrélation à une courbe du type:

$$\log N = a D + \log b.$$

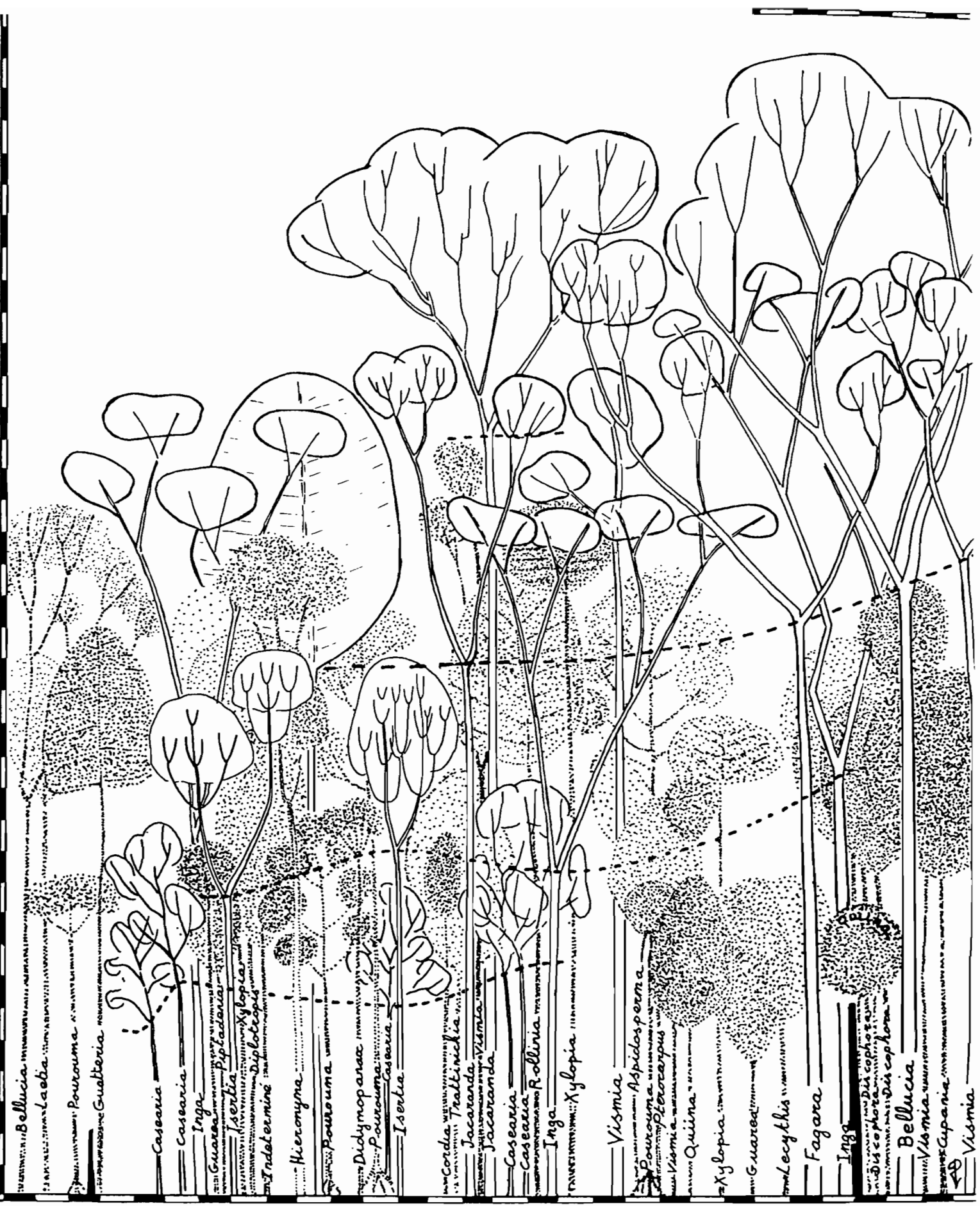
Les effectifs de la classe 5-10 cm. doivent être très sous-estimés du fait de la limite inférieure d'échantillonnage calée sur une limite de hauteur. La classe 15-20 cm. est très importante; on peut penser qu'elle correspond à une classe de séjour. La répartition dans les gros individus est très irrégulière et laisse apparaître un pic dans la classe 40-45. Les trois classes 35-40, 40-45 et 45-50 correspondent à l'ensemble structural supérieur de la parcelle. Le déséquilibre entre les classes ne peut pas être attribué à un ou quelques taxons formant une population d'âge donné et se développant selon une dynamique propre; il traduit plutôt un profond déséquilibre structural lié à une phase dynamique de croissance.

L'analyse de la répartition des hauteurs en fonction des diamètres montre que la population s'organise cependant selon le modèle d'OLDEMAN avec un nombre d'individus, assez faible il est vrai, qui, sous la ligne  $H = 100 D$  pourraient se répartir en deux ou trois ensembles structuraux qui seront discutés plus loin.

---

Figure 26: Trois-Sauts, végétation de 33 ans. Profil architectural d'une parcelle de 30m X 20 m. Traits pleins: arbres du présent; pointillés: arbres d'avenir; tirets: surfaces d'inversion.





- Bellucia
- Laelia
- Pourouma
- Guatteria
- Casearia
- Casearia
- Inga
- Guarea
- Piptadania
- Iserba
- Xylopia
- Diplolepis
- Indetermine
- Hieronyma
- Pourouma
- Didymopanax
- Pourouma
- Casearia
- Iserba
- Cordia
- Prattinella
- Jacaranda
- Jacaranda
- Casearia
- Casearia
- Rollinia
- Inga
- Xylopia
- Vismia
- Aspidosperma
- Pourouma
- Pterocarpus
- Vismia
- Quina
- Xylopia
- Guarea
- Leucythis
- Fagara
- Inga
- Diplolepis
- Casearia
- Casearia
- Bellucia
- Vismia
- Cupanea
- Vismia

Figure 26

La figure 26 ne représente qu'une bande de 20 X 30 m, la bande manquante de 10 X 30 m, non représentée, n'ajoutant en fait que peu d'informations en regard de la confusion graphique qu'elle apporte.

Deux zones distinctes apparaissent sur la figure. Dans celle de droite on rencontre une phase formée d'arbres du présent de 30-35 mètres de haut, Bellucia, Fagara, Vismia. Ces arbres culminent à 36 mètres et une surface d'inversion apparaît autour de 18 mètres de haut. Deux individus se détachent de cette surface d'inversion, sans pour autant devenir émergents: le grand Jacaranda copaia (modèle de Scaronne) qui a dû perdre ses réitérations les plus basses par élagage, et dont la première fourche visible se situe à 25 mètres, et un Vismia guianensis peu feuillé, en phase de sénescence, dont la première fourche se situe à 22 mètres, la hauteur de cette première fourche pouvant aussi s'expliquer par l'élagage de réitérations plus basses. Deux Inga forment avec deux Isertia un ensemble structural surcimé avec une surface d'inversion variant de 10 à 14m.

Sous ces ensembles du présent on distingue aussi une flore assez diversifiée avec des individus typiquement d'avenir: Aspidosperma sp., Pterocarpus santalinoides, Vismia guianensis, Trattinickia demerarae, Dis-cophora guyanensis, ainsi que deux grandes ANNONACEAE conformes à leur modèle mais proches de leur taille maximale, Rollinia resinosa et Xylopia frutescens. De plus on rencontre quelques arbrisseaux du sous-bois, Casearia spp., Cupania hirsuta et Guarea spp.

La partie gauche de la parcelle est moins haute; un grand Xylopia forme un ensemble supérieur, quelques Isertia et un Inga formant un ensemble moyen. Plus bas des Casearia étalent leur masse feuillée entre 6 et 12 mètres de haut et l'on peut considérer qu'ils forment un ensemble structural inférieur. Un Hieronyma de plus de 20 mètres peut encore être considéré comme un arbre d'avenir. Enfin cette partie se caractérise aussi par la présence d'un jeune Didymopanax et de nombreux Pourouma.

Deux phases se partagent ici l'espace; une phase structurée où les arbres du présent se dégagent bien, et une phase plus basse où des ar-

bres d'avenir concurrencent au même niveau des arbres du présent, et dans laquelle les individus pionniers sont nombreux. Ce déphasage entre les deux côtés de la parcelle peut être compris de deux façons:

- Il représente l'aboutissement d'une croissance hétérogène mais continue de la parcelle. Les parcelles précédentes montrent bien que l'hétérogénéité apparaît très tôt.
- La parcelle a déjà été soumise au processus de chablis dont la partie gauche témoignerait par son architecture dynamique et la présence de nombreux Pourouma.

#### V.9. Forêt secondaire d'environ 100 ans.

A proximité de la parcelle de 33 ans, nous avons étudié une parcelle supposée témoin de forêt primaire; cette hypothèse s'appuyait sur les dires de nos informateurs et sur la taille assez exceptionnelle des arbres qui se trouvaient dans la parcelle; et c'est en temps que forêt primaire que nous avons interprété cette parcelle dans un article précédent (LESCURE 1978). Ultérieurement, l'analyse du matériel d'herbier récolté sur le terrain nous montra qu'il devait s'agir d'une forêt secondaire assez âgée; la présence de Bellucia grossularioides, Didymopanax morototoni, Hyeronima laxiflora, Isertia coccinea, Jacaranda copaia, Laetia procera, Pourouma minor, Tapirira guyanensis, Tachigalia paniculata, Vismia guianensis, imprime trop une marque de formation secondaire pour que nous puissions encore interpréter cette parcelle comme un témoin de forêt primaire.

Les renseignements historiques autorisent d'ailleurs cette interprétation; d'après GRENAND, (comm.pers.), les Wayãpi ont effectivement résidé en ce lieu dans les années 1940 (végétation de 33 ans), mais également à la fin du siècle dernier; c'est là que l'explorateur COUDREAU les rencontra; on peut donc raisonnablement penser que la parcelle étudiée représente un ancien abattis abandonné depuis une centaine d'années.

La parcelle de 30 X 30 mètres possède deux individus du genre Par-

kia qui culminent à plus de 50 mètres de haut. Le reste de la voûte qui s'établit entre 33 et 39 mètres, est formé essentiellement par Bellucia, Hyeronima, Inga et Xylopia. Sur la parcelle, 72 individus de plus de 10 mètres de haut ont été recensés et se répartissent en 40 espèces. Le tableau 19 indique leur densité relative.

On note la présence de taxons absents dans les parcelles jusqu'alors étudiées; on peut citer Chrysophyllum sericeum, Iryanthera sagotiane, Licania incana, Parkia nitida, et Parkia pendula, Sclerolobium albiflorum et enfin Tetragastris altissima si abondant en forêt primaire.

La figure 27 indique la répartition des effectifs de classes de hauteur et de diamètres ainsi que la relation  $H = f(D)$ . Pour des classes de 10 cm, la distribution des diamètres s'ajuste avec un coefficient de corrélation  $R = -0,96$  à la droite

$$\log N = -0,0198 D + 1,629$$

la pente de cette droite est la plus faible que nous ayons rencontrée en Guyane et est due à la présence de deux très gros individus.

Le lissage de la distribution des individus par classes de hauteur de 5 m d'intervalle nous donne avec  $R = -0,79$

$$\log N = -0,046 H + 1,98$$

ce qui permet d'estimer la population de la classe 5-10 m. à 44 individus.

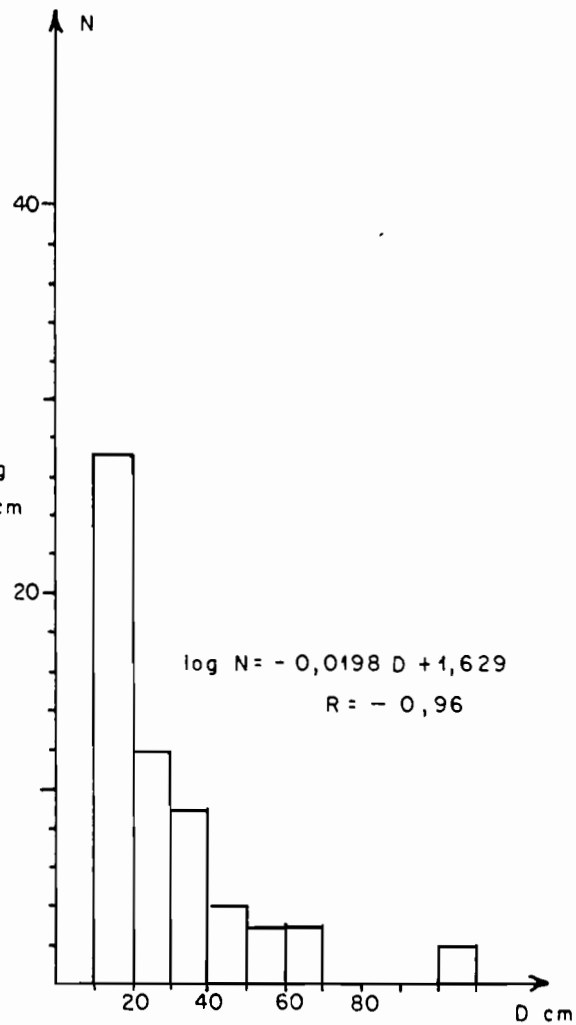
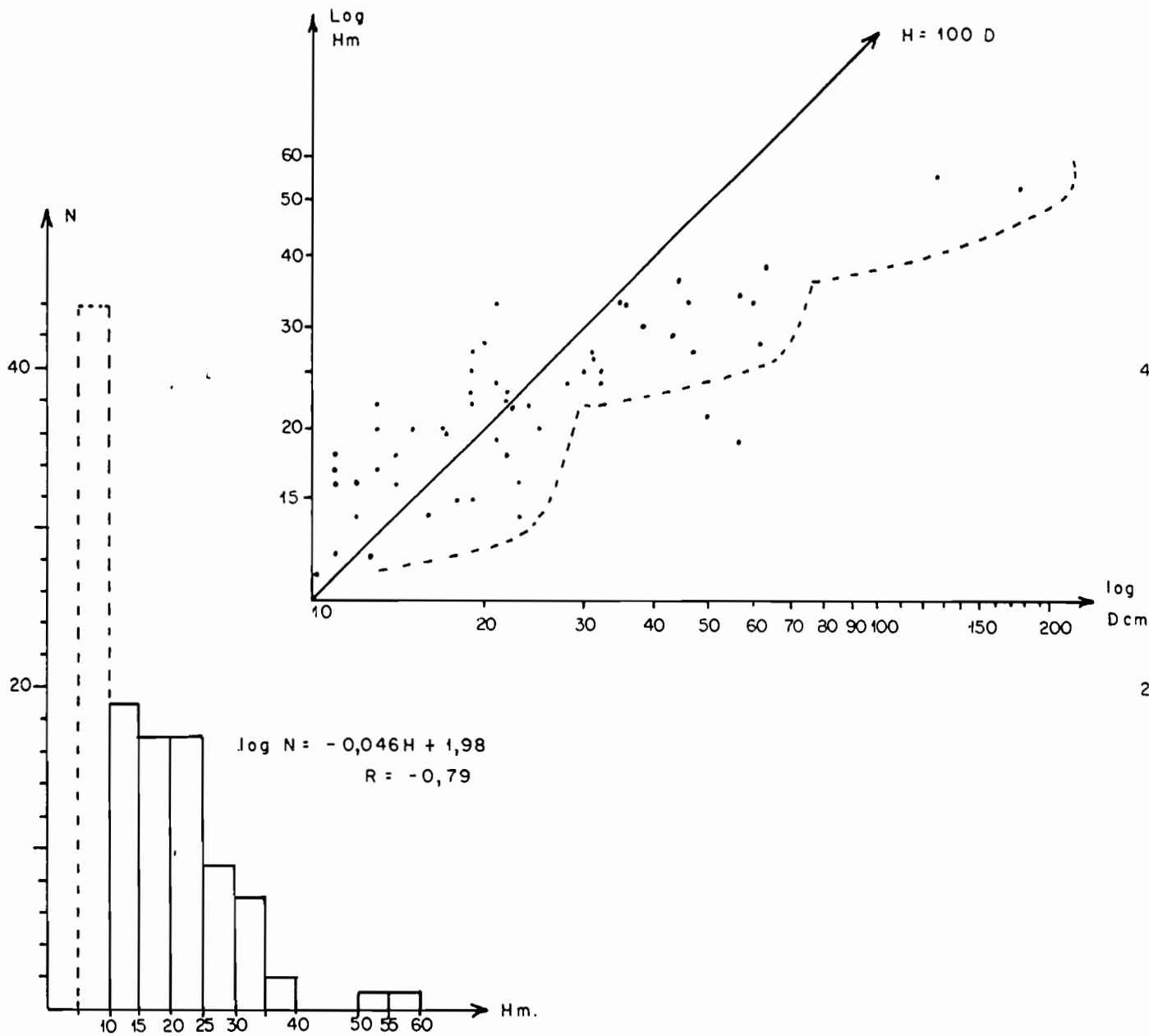
Le graphique représentant la relation  $H = f(D)$  laisse apparaître trois ensembles structuraux, dont le supérieur se détache nettement des deux autres. Deux individus pour lesquels  $H$  est inférieur à  $100 D$  doivent

Tableau 19

Environ 100 ans; densités relatives en % des espèces principales de ligneux érigés.

espèces	densités en %
<u>Aiouea sp.</u>	1.4
<u>Bellucia grossularoides</u>	2.4
<u>Byrsonima densa</u>	1.4
<u>Casearia acuminata</u>	1.4
<u>Casearia sp.</u>	1.4
<u>Chrysophyllum sericeum</u>	1.4
<u>Conceveiba guyanensis</u>	1.4
<u>Cupania hirsuta</u>	1.4
<u>Didymopanax morototoni</u>	1.4
<u>Discophora guyanensis</u>	
<u>Geissospermum argenteum</u>	1.4
<u>Guarea sp.</u>	5.6
<u>Guatteria discolor</u>	1.4
<u>Hyeronima laxiflora</u>	5.6
<u>Hirtella sp.</u>	2.8
<u>Inga alba</u>	4.2
<u>Inga stipularis</u>	1.4
<u>Inga sp.1</u>	1.4
<u>Inga sp.2</u>	1.4
<u>Iryanthera sagotiana</u>	8.3
<u>Isertia coccinea</u>	1.4
<u>Jacaranda copaia</u>	1.4
<u>Lecythis corrugata</u>	1.4
<u>Laetia procera</u>	1.4
<u>Licania incana</u>	1.4
<u>Mouriri<del>a</del> crassifolia</u>	1.4
<u>Ocotea oblonga</u>	2.8
<u>Parkia nitida</u>	1.4
<u>Parkia pendula</u>	1.4
<u>Pourouma minor</u>	6.9
<u>Sclerolobium albiflorum</u>	1.4
<u>Swartzia arborescens</u>	1.4
<u>Tachigalia paniculata</u>	1.4
<u>Tapirira guyanensis</u>	4.2
<u>Tetragastris altissima</u>	6.9
<u>Toulicia guyanensis</u>	1.4
<u>Trattinickia demerarae</u>	5.6
<u>Vismia guianensis</u>	1.4
<u>Xylopia longifolia</u>	1.4
espèces indéterminées	2.8

Figure 27: Trois Sauts, végétation d'environ 100 ans. Paramètres structuraux d'une population ligneuse érigée sur 900 m<sup>2</sup>.



être laissés de côté, un Hyeronima sénéscent, et un Geissospermum argenteum dont la position sur le graphique fait douter de la qualité de la mesure de diamètre, le tronc de cette espèce étant, rappelons le, très tourmenté.

La figure 28 rend compte de l'architecture de la parcelle et laisse apparaître quatre ensembles structuraux. L'ensemble structural I est constitué par les deux Parkia émergents; ces deux arbres sont en pleine vigueur ce qui s'exprime par une hauteur de fût n'excédant pas la moitié de la hauteur totale. Ils ne sont pas encore entrés dans une phase de sénescence qui s'exprimerait par un élagage plus important des réitérations. La surface d'inversion correspondant à cet ensemble se situe vers 23-24 mètres.

L'ensemble structural II forme la voûte qui s'établit autour de 33 mètres. Il est constitué d'arbres fortement réitérés, Bellucia, Hyeronima, Inga, mais aussi de grands individus d'espèces ne réitérant pas ou peu, Iryanthera, Xylopia. La surface d'inversion est légèrement ondulée et oscille autour de 21 mètres; le point supérieur de cette surface est dû à un très grand Hyeronima dont le fût mesure 23 mètres.

L'ensemble structural III est surcimé. Il est constitué de Iryanthera, Inga, Pourouma, Tetragastris, Vismia, Didymopanax.

L'ensemble structural IV, discontinu, est constitué essentiellement d'Isertia et Casearia.

Nous retiendrons ici la forte structuration de l'architecture avec la constitution de 4 ensembles structuraux pour les arbres de plus de 10 mètres de haut, ainsi que la relative régularité, dans le plan vertical des surfaces d'inversion.

---

Figure 28: Trois Sauts, végétation d'environ 100 ans. Profil architectural d'une parcelle de 30m X 20 m. Traits pleins; individus du présent; pointillés: individus d'avenir; tirets: surfaces d'inversion.



Aiouea

Parkia

Laelia

Isertia

Guarea

Ocotea

Inga

Vismia

Licania

Tryanthera

Pourouma

Pourouma

Trichilia

Tetragastris

Casarea

Tryanthera

Ocotea

Indelomire

Inga

Bellucia

Bellucia

Inga

Lapinia

Tetragastris

Guatteria

Pourouma

Guarea

Pourouma

Chytophyllum

Inga

Xylopia

Discofiora

Pourouma

Tryanthera

Hieronyma

Toukua

Pourouma

Tetragastris

Guarea

Tryanthera

Hieronyma

Dydimopanax



#### V.10.- Forêt primaire

Une parcelle de 30 x 30 mètres a été étudiée : la végétation v culmine à 38 mètres et on rencontre six individus de plus de 50 cm. de diamètre. 77 individus de plus de 10 mètres de haut ont été recensés, qui se répartissent en 36 espèces. Le tableau 20 indique leur densité relative. La parcelle est largement dominée par les BURSERACEAE qui totalisent 26% des individus recensés; cette dominance est conforme à ce que nous avons observés à Peñla<sup>?</sup>. Le remaniement floristique entre les parcelles de forêt secondaire et cette parcelle de forêt primaire est important puisque 42% des taxons présents ici étaient absents dans les autres parcelles.

La figure 29 présente la répartition des effectifs des classes de diamètre et de hauteur ainsi que la relation  $H = f(D)$ . Le lissage semi-logarithmique obtenu à partir de la distribution des effectifs des classes de diamètre est assez proche de celui obtenu sur la population de l'inventaire floristique de Peñla<sup>?</sup> ; nous obtenons ici, pour des intervalles de classe de 10 cm :

$$\log N = -0,0269 D + 1,8961 \text{ avec } R = -0,97$$

La pente est ici plus forte, donc la probabilité de rencontrer des gros arbres est plus faible; mais il ne faut pas oublier que les deux populations ne représentent absolument pas le même échantillonnage.

Le lissage de la distribution des effectifs de classe de hauteur (intervalle 5 mètres) donne :

$$\log N = -0,038 H + 1,955 \text{ avec } R = -0,92$$

ce qui permet d'estimer l'effectif de la classe 5-10 mètres à 46 individus.

Le graphique de la relation  $H = 100 D$  laisse apparaître trois ensembles structuraux, le plus élevé étant en fait peu différencié. Deux individus pour lesquels  $H$  est très nettement inférieur à  $100 D$  ont été volontairement isolés sur le graphique : il s'agit d'un Swartzia sp. et un Iryanthera sagotiana sénéscent.

Tableau 20

Forêt primaire; densités relatives en % des principales espèces de ligneux érigés.

espèces	densités en %
<u>Amanoa guianensis</u>	1.3
<u>Brosimum lactescens</u>	3.9
<u>Caraipa densiflora</u>	6.5
<u>Carapa guianensis</u>	1.3
<u>Casearia acuminata</u>	1.3
<u>Diplotropis purpurea</u>	1.3
<u>Duroia eriopila</u>	1.3
<u>Erythroxyton sp.</u>	1.3
<u>Eugenia sp.</u>	1.3
<u>Glycinodendron amazonicum</u>	1.3
<u>Guarea sp.</u>	6.5
<u>Inga bracteosa</u>	1.3
<u>Iryanthera sagotiana</u>	5.2
<u>Lacunaria crenata</u>	2.6
<u>Lecythis corrugata</u>	1.3
<u>Licania incana</u>	1.3
<u>Licania micrantha</u>	1.3
<u>Licaria canella</u>	2.6
<u>Mabea piriri</u>	7.8
<u>Miconia sp.1</u>	1.3
<u>Miconia sp.2</u>	1.3
<u>Ocotea sp.</u>	2.6
<u>Picramnia spruceana</u>	1.3
<u>Pourouma minor</u>	2.6
<u>Pouteria caimito</u>	1.3
<u>Protium giganteum</u>	1.3
<u>Sterculia pruriens</u>	1.3
<u>Swartzia arborescens</u>	2.6
<u>Swartzia panacocco</u>	1.3
<u>Tabebuia serratifolia</u>	1.3
<u>Tachigalia paniculata</u>	1.3
<u>Tetragastris altissima</u>	9.1
<u>Tovomita sp.</u>	1.3
<u>Trattinickia demerarae</u>	13.0
<u>Trattinickia rhoifolia</u>	2.6
<u>Trymatococcus oligandrus</u>	1.3

Figure 29: Trois Sauts, forêt primaire. Paramètres structuraux d'une population de ligneux érigés sur 900 m<sup>2</sup>.

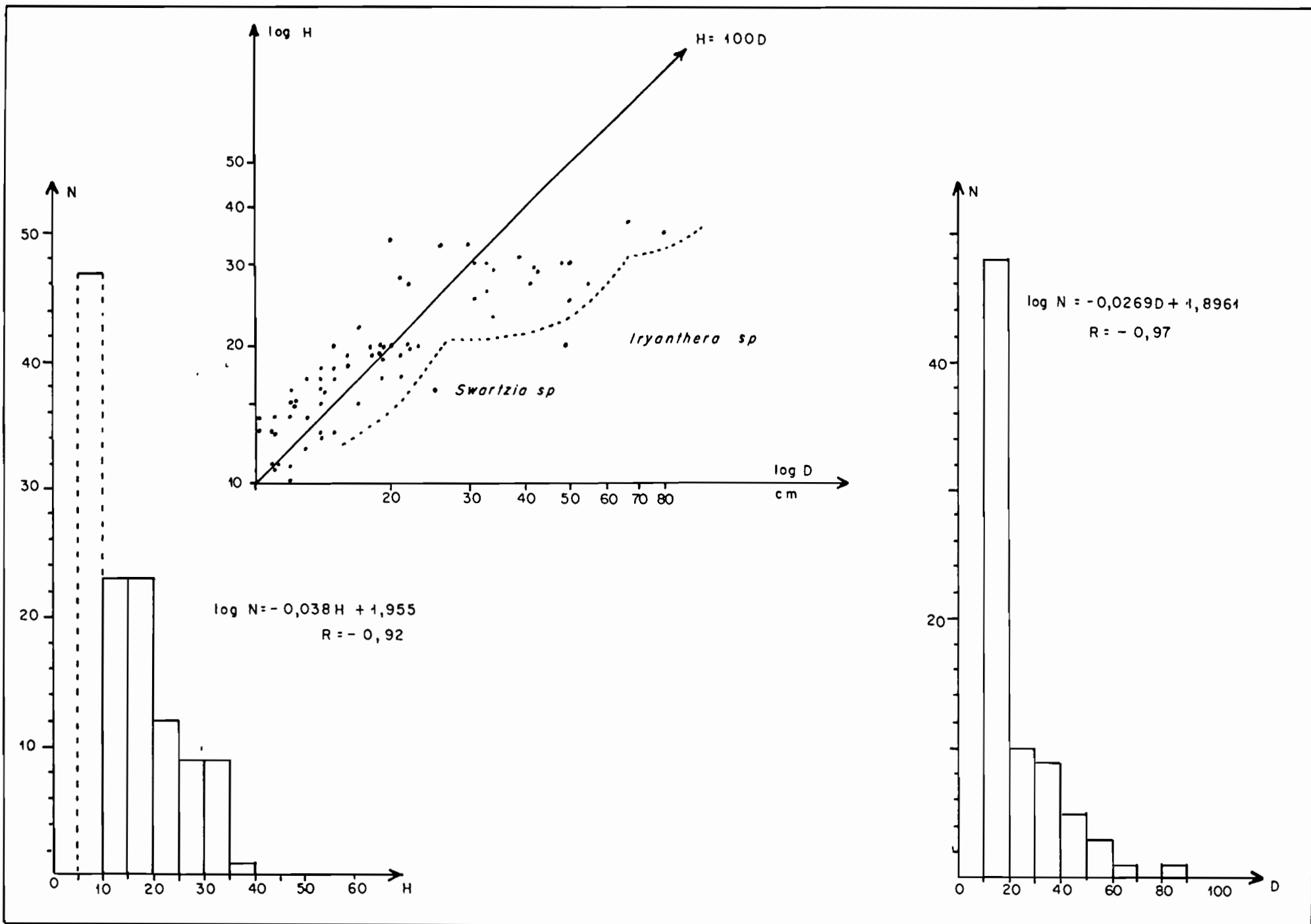
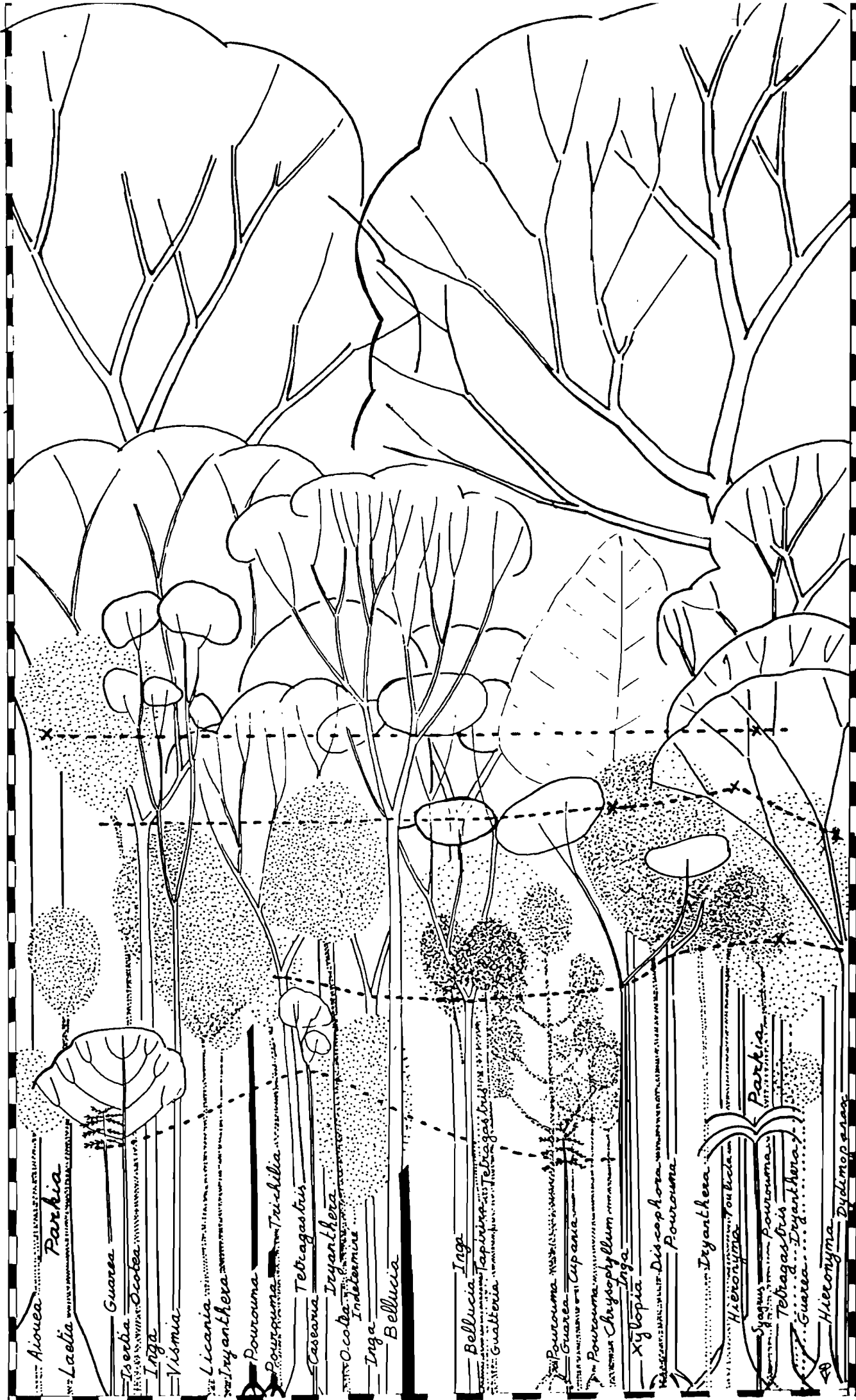


Figure 29



*Aiouea*  
*Parkia*

*Laelia*  
*Guarea*

*Iscevia*  
*Ocotea*  
*Inga*  
*Vismia*

*Licania*  
*Dryanthera*

*Pourouma*  
*Pourouma*  
*Trichilia*

*Casarea*  
*Tetrastichis*

*Ocotea*  
*Indacumie*  
*Inga*  
*Bellucia*

*Bellucia*  
*Inga*  
*Japirina*  
*Tetrastichis*  
*Guateria*

*Pourouma*  
*Guarea*  
*Cupania*

*Pourouma*  
*Chrysophyllum*  
*Inga*  
*Xylopia*

*Discofiora*  
*Pourouma*  
*Dryanthera*  
*Hieronyma*  
*Youtica*

*Syagrus*  
*Pourouma*  
*Tetrastichis*  
*Guarea*  
*Dryanthera*

*Hieronyma*  
*Dydimopanax*

Deux individus sont morts sur pied dont un gros Pourouma qui témoigne d'un ancien chablis. L'impression générale qui se dégage de la figure 30 est qu'il y a dans la parcelle deux phases sylvigénétiques côte à côte; à droite de la figure, une phase bien structurée avec trois ensembles structuraux, le premier supérieur, constitué de trois individus, un Glycinodendron sp., genre rare en Guyane, un Iryanthera peut être sénéscent au vu de la faible hauteur de son houppier, et un Tabebuia qui se présente ici sous la forme d'un jeune arbre du présent.

L'ensemble structural II est constitué de Lecythis corrugata, Swartzia arborescens, Trattinickia demerarae, Tetragastris altissima, Caraipa densifolia. La surface d'inversion de cet ensemble montre un fléchissement au milieu de la parcelle. A gauche, l'ensemble est constitué par un Tetragastris altissima. Notons encore la présence d'un Tachigalia incliné encore peut réitéré, mais dont les premières branches partent au niveau de la surface d'inversion. Cet individu d'avenir va probablement devenir un arbre du présent rapidement, à moins que sa durée de vie soit compromise par son inclination.

L'ensemble structural III est composé de Guarea, Erythroxylon, Lacunaria et Tovomita.

Cette partie droite de la parcelle correspond à une phase bien structurée mais capable encore d'un certain développement. Par contre, la partie gauche ne montre qu'un seul arbre du présent, Tetragastris, surcimant un ensemble d'arbres d'avenir, Brosimum, Trattinickia, Pouteria, Erythroxylon, Mabea, ainsi qu'un petit individu du présent de l'ensemble structural inférieur, Guarea. Les deux parties sont séparées par un espace vide d'arbres de plus de 10 mètres de haut; on peut penser à l'existence

---

Figure 30: Trois Sauts, forêt primaire. Profil architectural d'une parcelle de 30 m X 20 m. Traits pleins: individus du présent; pointillés: individus d'avenir; tirets: surfaces d'inversion.



Figure 30

d'un ancien chablis bien qu'aucun pionnier ne soit visible si ce ne sont le tronc du Pourouma mort et le grand Tachigalia incliné.

## VI.- L'évolution de la couverture végétale au cours de la succession.

Dans le chapitre précédent, nous avons décrit chaque parcelle selon trois axes différents: structure des populations, composition floristique et architecture. Nous nous proposons de reprendre ici chacun de ces points afin d'en montrer l'évolution au cours de la reconstitution du couvert végétal. Nous n'envisagerons toujours que les ligneux érigés.

### VI.1.- L'évolution de la structure de la végétation.

Le tableau 21 indique pour chaque station les effectifs à l'hectare de chaque classe de hauteur et de chaque classe de diamètre. Les effectifs cumulés des classes de hauteur sont présentés dans la figure 31.

Ces effectifs ont été mesurés, comme nous l'avons vu, sur des surfaces relativement faibles -sauf pour la forêt à Peŭla<sup>?</sup> -, et sans que les mesures soient répétées. La variation des effectifs entre les différentes parcelles ne peut donc pas être analysée rigoureusement d'un point de vue statistique; mais elle peut nous indiquer une tendance que nous tenterons par la suite de mettre en parallèle avec les variations architecturales et floristiques observées.

La population totale de plus de 2 mètres de haut n'a été mesurée que jusqu'à l'âge de 4 ans et dans la forêt de Peŭla<sup>?</sup>. Cette population s'accroît rapidement, présente un effectif maximum à deux ans et demi et diminue brusquement jusqu'à quatre ans; ultérieurement, il est probable que l'effectif remonte lentement jusqu'à la valeur observée à Peŭla<sup>?</sup>, 5800 individus.

Pour les individus de plus de 5 mètres de haut, les effectifs ont été mesurés jusqu'à 23 ans; ceux de 33 et 100 ans ont été estimés ( cf § V.8 & V.9 ). La population s'accroît rapidement mais atteint son ma-

---

Figure 31: Trois Sauts: évolution de la densité: dynamiques des classes de hauteur.



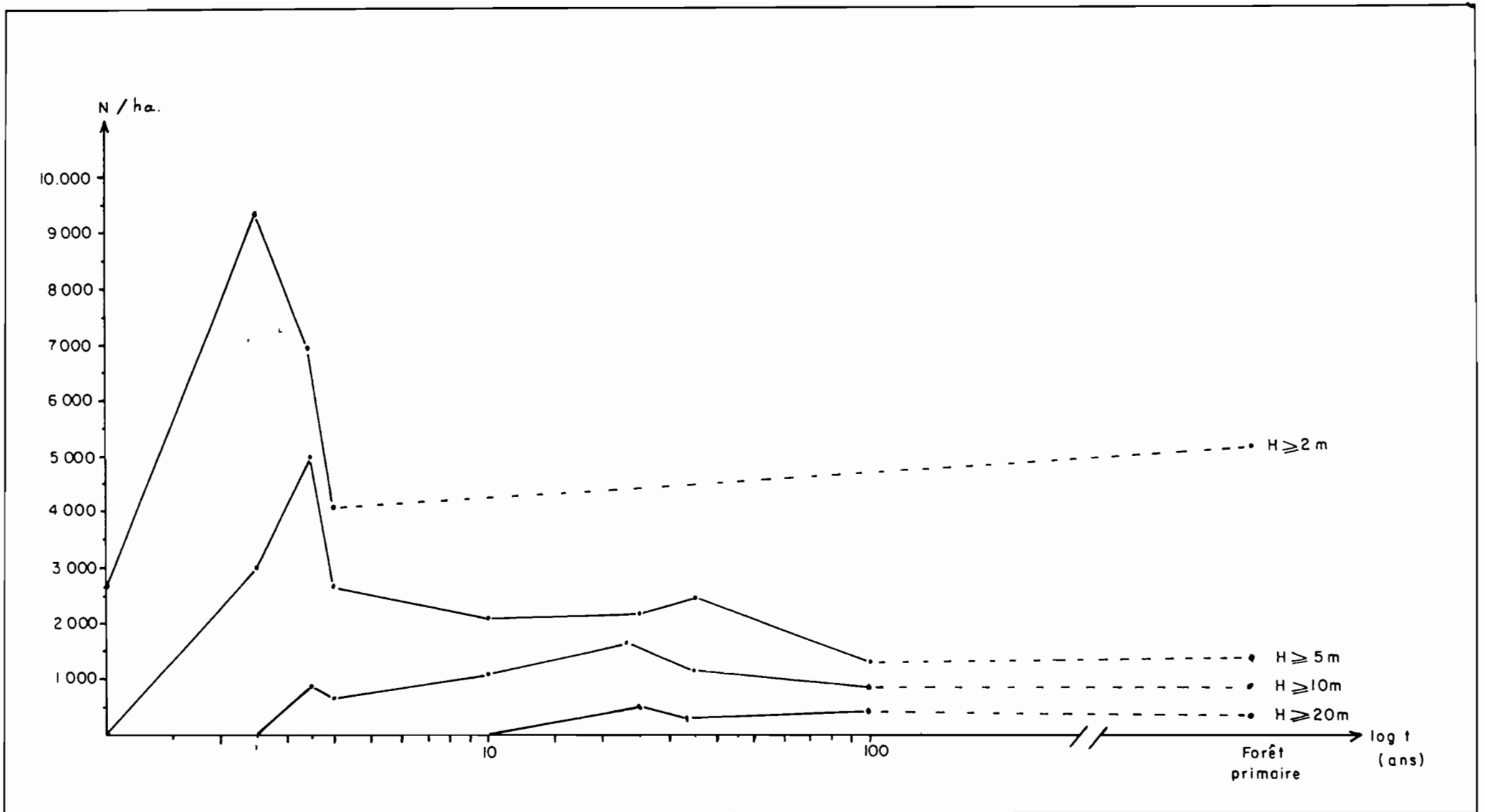


Figure 31

Tableau 21

Population ligneuse érigée; évolution des effectifs rapportés à l'hectare des classes de hauteur et de diamètre.

Parcelle	classes de hauteur en mètres.															
	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-15	15-20	20-30	30-40	40-50	sup. à 50	Total	Total sup. à 5 m.
2 ans $\frac{1}{2}$	1800	3000	1600	1600	1000	400	-	-	3000	-	-	-	-	-	9400	3000
3 ans $\frac{1}{2}$	1000	400	600	900	800	1300	700	400	4100	900	-	-	-	-	7000	5000
4 ans	300	500	600	600	600	400	200	200	2000	700	-	-	-	-	4100	2700
10 ans				200	200	200	350	50	1000	1100	-	-	-	-	2100	2100
23 ans				100	100	50	50	250	550	1150	500	-	-	-	2200	2200
33 ans									(1322)	833	244	55	-	-	1132	(2454)
environ 100 ans									(488)	400	289	100	-	22	811	(1299)
forêt primaire									(511)	511	244	100	-	-	855	(1366)

Parcelle	classes de diamètres en centimètres.																
	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-15	15-20	20-30	30-40	40-50	sup à 50	Total	T. sup. à 5cm
4 ans	200	300	1000	600	600	400	300	100	-	1400	600	-	-	-	-	4100	2000
10 ans			350	250	150	200	250	150	100	850	450	200	-	-	-	2100	1500
23 ans			50	400	200	100	50	100	150	600	700	450	-	-	-	2200	1750
33 ans											478	144	22	55	-	699	-
environ 100 ans											300	133	100	55	89	677	-
forêt primaire	1637	1511	714	443	316	178	137	107	80	818	413	134	50	36	51	5807	1502

Les valeurs entre parenthèses sont des valeurs calculées.

ximum vers trois ans et demi; elle baisse alors jusqu'à 10 ans, repasse par un maximum à 33 ans, atteint sa valeur la plus faible à 100 ans pour remonter en forêt primaire sur la valeur moyenne observée à Peñla'í.

La population de plus de 10 mètres augmente assez lentement jusqu'à 23 ans et diminue ensuite aussi lentement; celle des arbres de plus de 20 mètres croît aussi jusqu'à 23 ans pour rester relativement stable par la suite.

La comparaison de la courbe des arbres de plus de 5 mètres et de celle des arbres de plus de 10 mètres montre que les deux pics observés pour les plus de 5 mètres sont en fait dus à des individus compris entre 5 et 10 mètres. Ces deux époques de grandes concentrations de petits arbres, probablement d'avenir, indique des périodes très dynamiques.

La chute de l'effectif total semble liée à la dynamique des petites classes de hauteur, ce que confirme l'analyse des fréquences classe par classe présentée dans la figure 32: l'effectif maximum est atteint d'autant plus vite que la classe est petite; plus les classes sont petites, plus les variations sont grandes et rapides.

On peut expliquer cette dynamique de la façon suivante: chaque classe passe d'abord par une phase de croissance rapide d'effectif au cours de laquelle de nombreux individus envahissent l'espace aérien libre de végétation, où l'énergie lumineuse n'est pas limitée. Ceci aboutit à l'apparition d'une classe d'ordre supérieur qui transforme les conditions microclimatiques de la classe inférieure dont les effectifs baissent alors rapidement; cette baisse procède de deux phénomènes: la croissance qui entraîne les individus dans la classe supérieure et la mortalité; l'effectif restant dans la classe considérée initialement provient d'une partie de l'effectif ancien, arbres dont la croissance a été bloquée,

---

.Figure 32: Trois Sauts; évolution de la densité: dynamique des petites classes de hauteurs.

Figure 33: Trois Sauts; évolution de la densité: dynamiques des classes de hauteur comparée à celles des classes de diamètres.

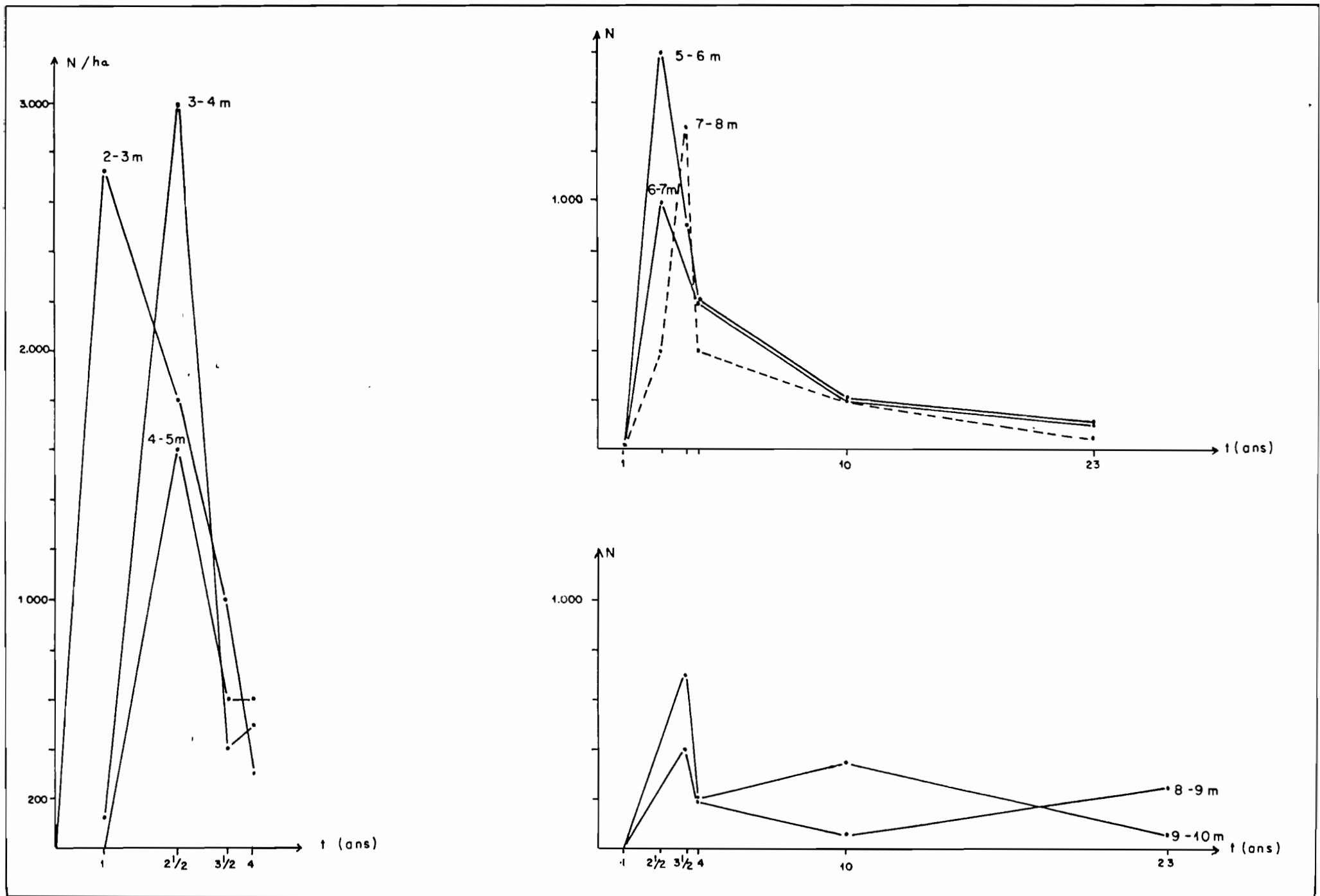


Figure 32

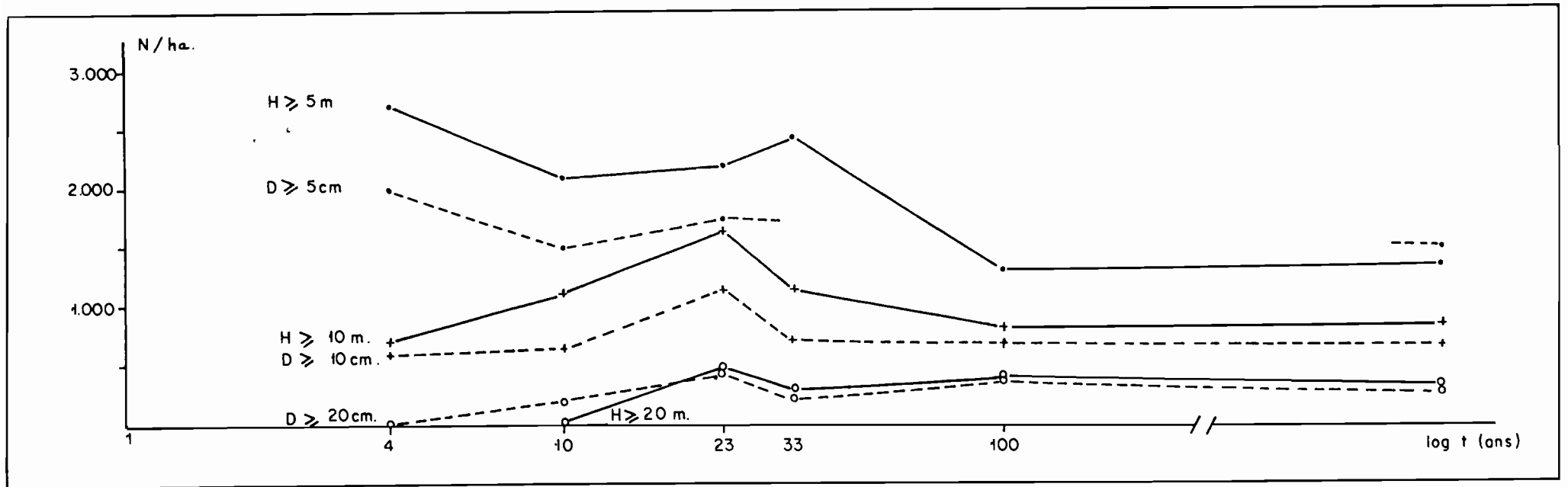


Figure 33

ainsi que de quelques individus provenant par croissance d'une classe encore inférieure, celle des plantules par exemple. L'effectif de classe ainsi ramené à une valeur plus faible, correspondant aux nouvelles conditions du milieu, va probablement rester stable tant que le milieu le restera; le deuxième pic de la population des arbres de plus de 5 mètres, lié à l'accroissement de la classe 5-10 mètres, montre qu'il y a aux alentours de 33 ans un changement dans les conditions climatiques du sous bois.

La dynamique des effectifs de classes de diamètres (figure 33), que l'on peut retracer à partir de 4 ans, reproduit celle des classes de hauteur, et l'on observe la succession croissance, décroissance, équilibre. On constate cependant entre les deux dynamiques un décalage des valeurs des effectifs; en général, l'effectif de la classe des hauteurs  $x$  est plus important que celui de la classe de diamètre  $x/100$ , cette différence variant de 0 à 50 %. Ceci s'explique par le fait que les arbres croissent d'abord en hauteur avant de développer un diamètre important.

#### VI.2.- L'évolution de la surface terrière.

Le tableau 22 indique les surfaces terrières des différentes parcelles étudiées, à partir de diverses limites inférieures d'échantillonnage. De quatre ans à la forêt primaire, il ne montre une série complète que pour les arbres supérieurs à 10 mètres de haut. Pour la parcelle d'environ 100 ans, nous donnons une fourchette du fait de la présence de deux très gros individus qui relèvent statistiquement d'une réalisation très improbable; cette fourchette est calculée à partir de deux placettes de 600 mètres carrés chacune choisies dans la parcelle étudiée, la première ne comprenant aucun des deux gros individus, la deuxième comprenant le plus gros d'entre eux. Pour la forêt primaire, FP 1 désigne la surface calculée à partir de la parcelle architecturale, et FP 2 représente la surface terrière calculée à Peñla<sup>?</sup>. Pour FP 2, la surface terrière est celle des individus de 2 mètres de haut et plus, celle des arbres de plus de 10 mètres de haut est estimée, les mesures de diamètres n'ayant pas été associées à des mesures de hauteur dans ce relevé.

Tableau 22

Evolution des surfaces terrières (m<sup>2</sup> / ha)

échantillon	âge					Forêt primaire	
	4	10	23	33	100	Parcelle	Peula <sup>1</sup> ±
sup. à 2 m de haut	14.17	-	-	-	-	-	46,15
sup. à 5 m de haut	13.15	17.48	31.81	-	-	-	-
sup. à 10 m de haut	9.4	15.72	30.72	25.92	55-72	48.12	( 40 )

---

Figure 34; Trois Sauts; évolution de la surface terrière comparée à celle observée à Tai.

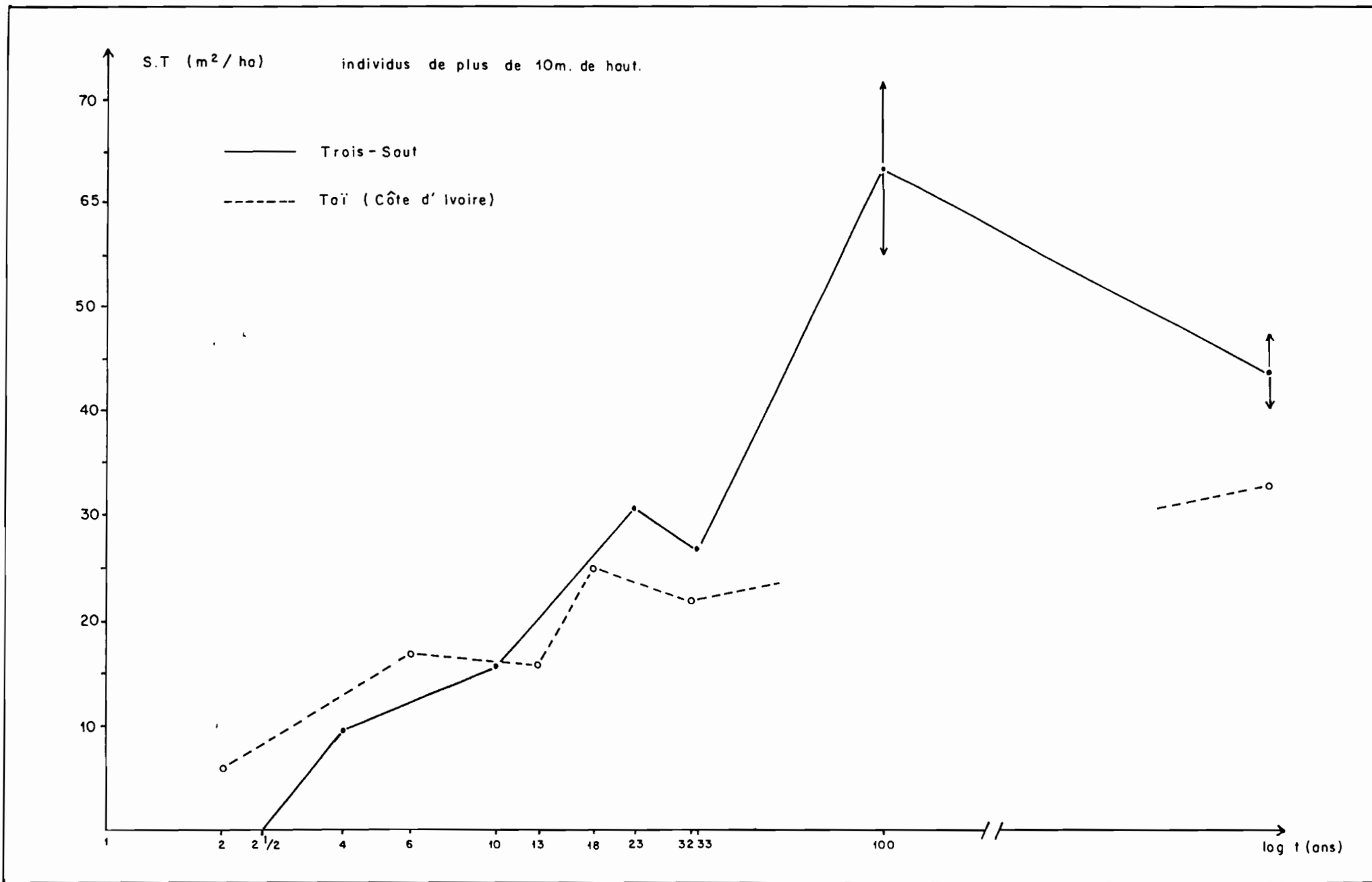


Figure 34



La courbe de l'accroissement de surface terrière est irrégulière (figure 34). Les pics de 23 et de 100 ans correspondent à un aboutissement architectural du développement de la végétation, aboutissement après lequel l'équilibre atteint ne peut être que détruit, entraînant la baisse de la surface terrière; le creux de 33 ans correspond à un effectif élevé de diamètres compris entre 5 et 10 cm (cf VI.1.), c'est-à-dire à une phase dynamique. L'accroissement de la surface terrière s'effectue selon une progression irrégulière; les oscillations autour d'une courbe théorique régulière coïncident avec des phases architecturales matures (valeurs maximales) ou des phases immatures et dynamiques dont les débuts sont marqués par des valeurs minimales.

L'évolution de la surface terrière dans la région de Taï en Côte d'Ivoire, montre à peu près les mêmes variations qu'à Trois-Sauts (de NAMUR 1978). Un peu plus forte avant 10 ans, elle passe par un maximum aux alentours de 20 ans et baisse ensuite aux alentours de 30 ans; cette oscillation correspond à celle de Trois-Sauts. Pour KAHN (1982), 30 ans à Taï correspond à l'installation du stade pré-climacique, de même qu'à Manaus. Dans ces trois stations, 30 ans correspondent à une phase immature, marquée par une surface terrière plus faible que celle que laisserait prévoir une courbe moyenne.

### VI.3.- L'évolution de la phytomasse

A l'aide de relations allométriques calculées dans le cadre du programme ECEREX sur un échantillon de 940 individus (LESCURE & al . 1983), nous avons estimé la phytomasse épigée de ligneux érigés de chaque parcelle étudiée à partir de 4 ans; pour les parcelles de 33 ans et de 100 ans, dont la structure se rapproche de celle des forêts primaires, et pour lesquelles l'inventaire n'a porté que sur les arbres de plus de 10 mètres de haut, nous avons appliqué une correction de + 3,5% pour le poids caulinaire, + 14% pour le poids des feuilles et +3,7% pour le poids total. D'après les résultats acquis à ECEREX ces corrections permettent de compenser l'absence d'échantillonnage de moins de 10 cm de diamètre; les arbres de moins de 10 mètres ayant un rapport entre H et D généralement proche de  $H = 100 D$ , nous pensons que cette correction couvre à peu près les arbres non échantillonnés dans nos parcelles.

Pour les parcelles échantillonnées à partir de 5 mètres de haut, nous n'avons aucune idée précise de la correction à apporter, la structure de ces parcelles étant trop différente de celle d'une forêt primaire. Les valeurs présentées ici seront donc sous-estimées dans les parcelles de 10 et 23 ans.

La phytomasse de la parcelle de 100 ans a été calculée avec une fourchette de la même façon que l'avait été la surface terrière.

Le tableau 23 indique les poids calculés. Ces résultats permettent de penser que:

- La phytomasse épigée des ligneux érigés est reconstituée aux environs de 100 ans; au delà, l'évolution du couvert végétal porte plus sur des plans floristiques et architecturaux que sur des plans structuraux.

- L'estimation faite ici est assez proche des observations réalisées par JAFFRE & de NAMUR (1982) en région de Taï, en Côte d'Ivoire, qui montre que la phytomasse est reconstituée aux environs de 80 ans.

- Le poids relatif des feuilles diminue avec l'âge de la formation et passe d'environ 4% à 4 ans à 1% en forêt primaire.

- De 4 à 100 ans, les variations de phytomasse autour d'une courbe théorique sont moins fortes que celles des surfaces terrières. Ceci n'enlève rien à l'analyse que nous en avons fait : au cours du temps, les variations autour de la courbe moyenne obtenue par lissage, correspondent probablement aux alternances de phases architecturales stables (valeurs de biomasse au dessus de la courbe) et de phases dynamiques (valeurs de biomasse en dessous de la courbe); ceci est confirmé par exemple par la parcelle de 16 ans décrite par FÖLSTER & al. (1976), dont la biomasse est extrêmement élevée, (Tableau 24) mais qui correspond sans doute à la fin d'une phase structurée, voire au début de sa décadence, si l'on en juge par la description qu'en donne l'auteur (6% de troncs morts, 1200 individus de plus de 10 cm de diamètre par hectare, équilibre floristique autour de Bellucia grossularioides et Miconia minutiflora).

Tableau 23

Evolution de la phytomasse des ligneux érigés en fonction du temps.  
poids secs en Kg m<sup>-2</sup>

poids	âge					F.P
	4	10	23	33	100	
Pc.	3.64	8.57	18.02	20.05	61 - 111	60
Pf.	0.15	0.27	0.51	0.51	1.14 - 1.15	1
PT.	3.79	8.84	18.53	21	62 - 113	61
Pf. en % de PT.	4%	3.1%	2.8%	2.2%	1.6% - 1.3%	1.6%

Pc. = poids caulinaire

Pf. = poids des feuilles.

PT. = poids total érigé.

L'hypothèse d'une telle évolution de la phytomasse a déjà été émise par OLDEMAN (1974b) et confirmée aux Etats-Unis par BORMAN & LIKENS (1979).

Le tableau 24 présente l'évolution des phytomasses au cours de la reconstitution telle qu'elle apparaît dans différentes études. Ces données ne sont pas toutes exactement comparables du fait des différences d'échantillonnage, mais elles indiquent cependant la tendance générale de cette régénération de la phytomasse. La figure 35 schématise l'évolution des phytomasses à Taï, Trois-Sauts, Magdalena, Izabal, Darien et au Congo. Pour Izabal et pour le Congo les données concernant la forêt primaire sont absentes ce qui interdit d'estimer le temps nécessaire à la régénération. Pour Magdalena, la valeur indiquée pour la forêt primaire semble assez faible bien que la forêt soit basse (30 m); mais la répartition diamétrale est bonne avec 720 individus de plus de 10 cm de diamètres, 49 de plus de 30 cm, et 9 dépassant 60 cm, cette dernière valeur étant un peu petite mais pas assez pour expliquer une si faible phytomasse.

Les données de Mindanao (KELLMAN 1970) ne sont pas reportées sur le tableau; elles sont effectivement très disparates ; c'est ainsi que la phytomasse dans une parcelle de 27 ans est donnée pour 420 Kg par hectare, ce qui peut être vrai pour un échantillon réduit mais probablement pas pour une parcelle importante à moins qu'il ne s'agisse d'une reconstitution particulièrement bloquée au niveau d'une phase herbacée; quoiqu'il en soit les données de KELLMAN présentent une grande hétérogénéité liée à des façons culturales très diverses ainsi qu'à des conditions édaphiques différentes, et ne peuvent se prêter à une comparaison avec nos données.

Des droites de régression ont été calculées, qui lient la phytomasse à l'âge des parcelles :

$$P = a T + b$$

où P est exprimé en Kg par mètre carré et T en mois. Les paramètres a, b et le coefficient de corrélation R sont présentés dans le tableau 25. On constate que la valeur de a, déterminant la pente de la droite donc la vitesse moyenne de l'accroissement de phytomasse, oscille entre 0,047

---

Figure 35 : Trois-Sauts : évolution de la phytomasse estimée, comparée à quelques données bibliographiques.

Tableau 24.

Phytomasses épigées en  $\text{Kg.m}^{-2}$  pour différentes stations en fonction du temps.

Stations	âge en mois.																				
	12	14	24	26	36	48	60	72	78	84	96	108	120	180	192	216	276	396	480	1200	Forêt.primaire
Trois-Sauts Guyane.						3.79							8.84			18.53	21.0		61.0		61.0
Tai Côte d'Ivoire		0.89		1.46		2.16			6.17					7.77					23.0		35.0 - 56.0
Izabal Guatemala	0.84				2.29	2.71	3.67	4.47		4.67	6.59	7.24	5.41								?
Congo			1.32				7.67				12.17					12.11					?
Darien Panama			1.3			3.55							4.30								26.0 - 37.0
Magdalena Colombie						1.87	6.8								19.81						17.7

Tableau 25

Relations entre phytomasse et âge des parcelles; paramètres a et b, et coefficient de corrélation R des droites de régression  $P = a T + b$  où P est exprimé en  $\text{Kg m}^{-2}$  et T en mois.

Stations	a	b	R
Trois-Sauts	0.04852	3.4216	0.99
Tai	0.05591	0.4740	0.99
Izabal	0.05479	0.33	0.99
Congo	0.04712	3.6497	0.76

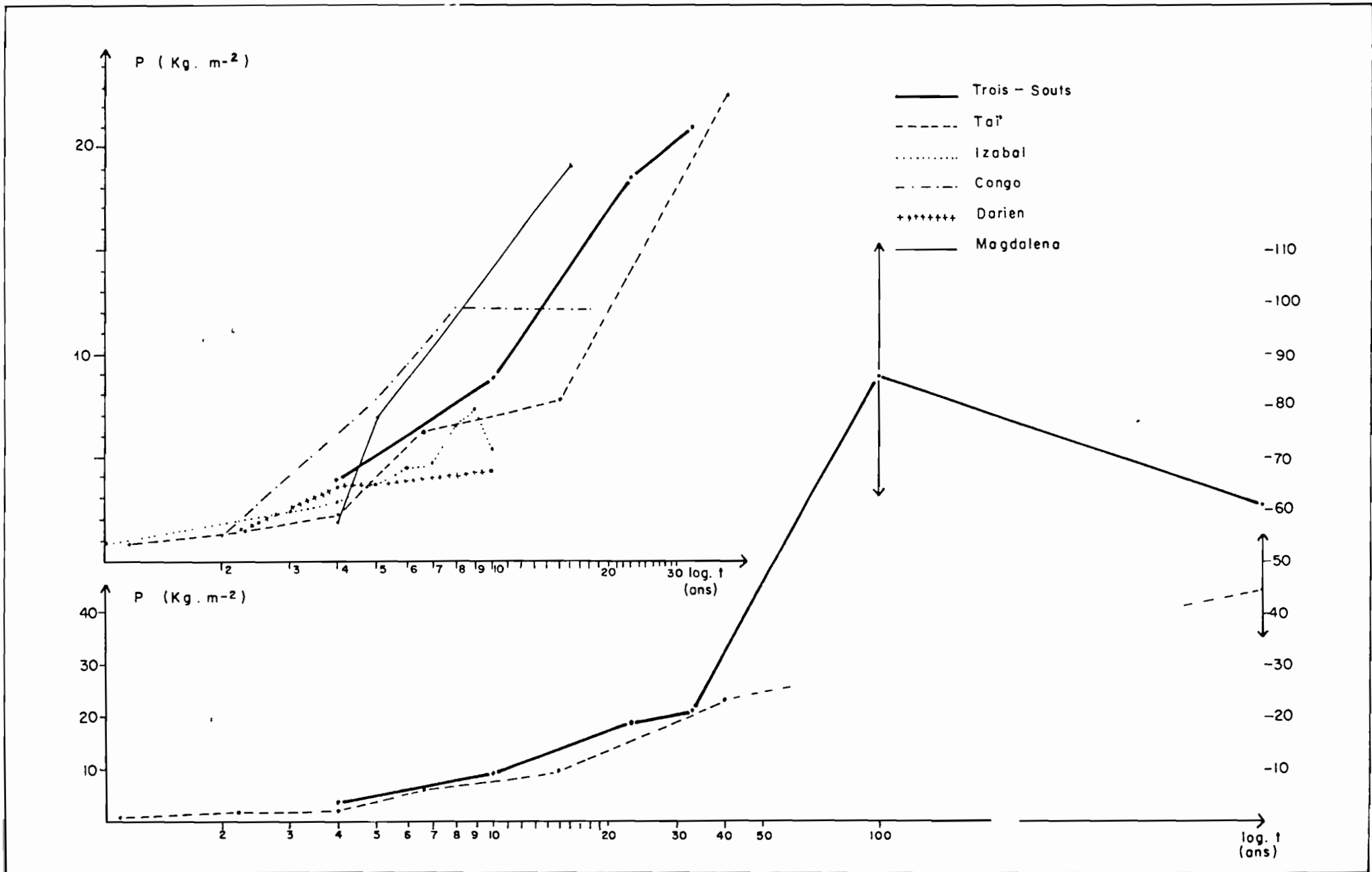


Figure 35

et 0,056, l'écart est donc assez faible entre les vitesses d'accroissement de la phytomasse dans ces différentes stations. A Trois Sauts, comme à Taï, on peut estimer que la phytomasse est entièrement régénérée au bout d'un siècle, temps qui correspond à la maturité de la phase pionnière, caractérisée par une flore particulière.

#### VI.4.- L'évolution de l'architecture.

Dans un article précédent (LESCURE 1978), nous avons donné un aperçu de cette évolution. La reprise des documents de terrain, et les nouvelles données floristiques acquises, nous ont fait revoir profondément cette interprétation antérieure que nous compléterons ici en la nuancant. La figure 36 résume l'évolution architecturale au cours de la succession , grâce à une série de schémas, dont certains représentent des phases réellement observées, d'autres des phases hypothétiques permettant de passer d'une observation à l'autre. Chaque schéma est commenté ci-dessous.

1. Dans un premier temps, une couverture de plantes cultivées se met rapidement en place, ainsi qu'un ensemble de plantes pionnières appartenant essentiellement aux genres Cecropia, Laetia, Inga et Solanum. Les plantes herbacées observées à Saint-Elie sur les anciennes friches non suivies de plantation comme les Scleria sont absentes; il est probable qu'elles ne puissent pas entrer en compétition avec les plantes cultivées, essentiellement du manioc. Celui-ci réalise rapidement une couverture pas trop dense, placée suffisamment haut pour ménager un espace surcimé important dans lequel un ensemble de plantes sauvages trouve assez de lumière pour se développer. De plus ce manioc n'est pas entièrement récolté, et va donc longtemps couvrir le terrain. La majeure partie des Laetia est éliminée en un an; les Solanum qui partagent le même espace que le manioc sont fortement concurrencés et ne s'expriment pas bien, quant aux Cecropia, outre le fait que leurs graines ont été, en partie, détruites par le feu, ils subissent une forte concurrence et se retrouvent de ce fait moins nombreux que dans un simple défrichement non suivi de cultures.

2. A un an, la végétation atteint 2,5 à 3 mètres de haut; elle est broussailleuse, formée de nombreuses tiges de manioc enchevêtrées les unes dans les autres, et d'un ensemble assez important de plantes sauvages, généralement surcimé par le manioc.

Dans cet ensemble, deux genres prennent une grande importance, Cecropia et Inga, dont certains individus commencent à émerger de la végétation broussailleuse. Ce stade se prolonge jusqu'à plus de deux ans, et l'on constate que les Cecropia n'arrivent pas à constituer une population réellement dominante comme on peut l'observer à Saint Elie ou au Suriname. On remarque aussi que le Cecropia sciadophylla n'apparaît pas, alors qu'à Saint-Elie, il remplace rapidement le Cecropia obtusa (PREVOST 1982 a). L'absence de dominance des Cecropia en présence de plantes cultivées a déjà été soulignée par RICHARDS (1955).

Soulignons encore qu'un abattis abandonné représente à un an une seule grande éco-unité pionnière.

3. Vers trois ans et demi, quatre ans, la végétation broussailleuse commence à être surcimée par des Inga qui se groupent en bosquets isolés les uns des autres, et atteignent 15 mètres de haut; ils forment ainsi un ensemble discontinu de pionniers surcimant une végétation broussailleuse qui tend à s'éclaircir par la mort du manioc et la disparition progressive de plantes décombantes comme les Clidemia et les Piper. De nombreux arbres d'avenir sont partout présents. L'éco-unité tend à se fragmenter en deux espaces : les bosquets et l'espace inter-bosquets.

4. Vers dix ans, la hauteur des bosquets est de vingt mètres. La végétation broussailleuse a complètement disparu, les plantes cultivées aussi, à l'exception de quelques arbres plantés pour leurs fruits (Anacardium occidentale) ou pour leurs propriétés tinctoriales\*\*(Myriaspora decipiens). Elle a été remplacée par un ensemble d'avenir plus dense entre les bosquets qu'en dessous. L'architecture des bosquets est organisée de telle manière que le volume feuillé protège un micromilieu interne des effets du macroclimat. Ceci est obtenu par un abaissement des

\*\*lire: ou entretenus pour leurs propriétés tinctoriales...



réitérations sur le pourtour du bosquet, aboutissant à une forme hémisphérique. Cette disposition a aussi pour effet de rendre optimum l'interception de la lumière (ASHTON 1978). L'éco-unité pionnière est fragmentée en deux unités plus petites, l'une toujours en croissance mais avec un ensemble pionnier surcimant et un ensemble d'avenir peu vigoureux en dessous, l'autre sans organisation architecturale marquée, mais très dynamique.

5. Après dix ans, l'espace entre les bosquets va petit à petit se combler grâce à la croissance des arbres qui y sont présents. L'ensemble pionnier surcimant se ferme et devient continu; au dessous de lui persistent des individus d'avenir dont la croissance est ralentie. De l'ensemble pionnier surcimant vont émerger quelques individus grâce à une forte croissance apicale d'une part et à l'élagage des branches et des complexes réitérés les plus bas d'autre part. A 23 ans, l'ensemble des pionniers surcimants s'est différencié. Les arbres qui le composent ont généralement atteint leur expansion maximale et sont devenus des individus du présent. Ce faisant ils n'ont pas tous atteint la même hauteur et forment donc des ensembles structuraux.

Les émergents se sont mis en place et forment un ensemble structural 1 discontinu qui culmine à plus de 25 mètres. Plus bas, la majeure partie des individus forment un ensemble structural 2 continu en dessous duquel des arbres ont trouvé des conditions favorables à leur épanouissement et forment un ensemble structural 3 presque continu dont le volume feuillé s'établit entre 8 et 15 mètres. Les individus qui le composent sont essentiellement des Isertia auxquels viennent se joindre des Xylopia sp., Lacmellea aculeata; Cordia sp. A l'intérieur du volume occupé par cet ensemble et en dessous, on trouve quelques individus d'avenir dispersés.

Emergents vigoureux, ensemble structural 2 bien fermé, ensemble du futur réduit, représentant 47% de la population, tous ces éléments donnent à cette phase un aspect de stabilité.

On doit remarquer que les deux types d'éco-unités qui s'étaient

distingués vers 10 ans, semblent s'être confondus à 23 ans; ceci pourrait s'expliquer par un dynamisme plus grand de l'éco-unité inter-bosquets, mais devrait être confirmé par d'autres observations de terrain.

6. Cette stabilité va ensuite être remise en question par la chute ou la mort sur pied de l'ensemble structural 1. La mortalité va être importante du fait que de nombreux émergents sont des Cecropia obtusa qui atteignent maintenant un âge avancé. Les trouées ainsi créées vont libérer la croissance plus ou moins bloquée jusque là de nombreux individus d'avenir. On rencontrera à nouveau sur le terrain des phases dynamiques et des phases biostatiques. L'ensemble d'avenir qui va se développer contient des éléments floristiques nouveaux parmi lesquels on remarque Bellucia, Casearia, Guatteria, Pourouma, Xylopia.

7. Vers 33 ans, l'ensemble structural 1 a disparu, l'ensemble structural 2 est devenu très discontinu et comprend les Inga survivants; quant aux Isertia qui composaient l'ensemble structural 3, ils ont perdu une grande partie de leur volume feuillé par élagage et sont en passe de composer un ensemble du passé.

La disparition des individus qui composaient ces trois ensembles n'a probablement pas été régulièrement répartie ni dans le temps ni dans l'espace, et les arbres d'avenir qu'ils dominaient n'ont sans doute pas non plus réagi aux éclaircies avec la même vitesse. Il en résulte une hétérogénéité visible sur la parcelle étudiée.

Parmi les individus d'avenir qui existaient, certains se sont nettement installés dans l'état du présent et préfigurent un ensemble structural ultérieurement plus homogène, d'autres n'ont pu croître et sont entrés en phase de décrépitude, d'autres enfin restent d'avenir. A cet âge dynamique, où le nombre d'individus d'avenir représente les trois quarts (74%) de la population totale, l'ensemble structural 2 se maintient encore bien que très clairsemé, et un nouvel ensemble structural plus élevé et plus jeune se met en place.

Nos données ne nous permettent pas de préciser s'il s'agit ici

d'une seule éco-unité ou de plusieurs. En effet, de nombreux arbres du présent et d'avenir ont peut-être germé en même temps que les survivants de ensembles structuraux 2 et 3, auquel cas il s'agirait d'une seule éco-unité très déphasée. A l'inverse, il peut s'agir d'une vague ultérieure de germinations et nous sommes alors en présence de plusieurs éco-unités imbriquées enfin il est probable que les deux cas soient intimement mêlés compliquant ainsi singulièrement le modèle.

8. Par la suite, de nouveaux ensembles structuraux 1, 2 et 3 (ES'1, 2 et 3) vont se mettre en place alors que les lambeaux des ensembles précédents vont disparaître définitivement.

9. Vers 100. ans, l'évolution de cette phase sylvigénétique aura atteint son apogée. Un ensemble structural d'émergents, ES' 1, discontinu, vigoureux comme l'atteste le rapport de la hauteur du fût libre à la hauteur totale proche de 50% chez les individus qui le constituent, se met en place. Ces émergents sont, sauf accident, présents pour un bon nombre d'années. Ce sont ici de nouveaux émergents et non des traces d'une ancienne éco-unité disparue; leur niveau encore assez bas de réitération montre qu'ils se mettent en place grâce au double mécanisme de croissance apicale et d'élagage des complexes réitérés les plus bas. Cet élagage conduisant à une stratification par le bas a déjà été mis en évidence par LESCURE (1977) chez les Avicennia et par KAHN (1982) dans les phases de reconstitution en Côte d'Ivoire.

En dessous de ces émergents, un ensemble structural ES' 2 est composé de Bellucia, Inga, mais aussi de nouveaux venus comme les Hyeroni-  
ma et les Iryanthera qui ont fait leur apparition après 20 ans.

Un ensemble structural ES' 3 discontinu, culmine aux alentours de 25 mètres; il est constitué d'Inga et de Pourouma. Il domine un ensemble structural ES'4 discontinu lui aussi, constitué de Guarea, Cupania, Ca-  
searia, arbustes fréquents en forêt primaire. L'ensemble d'avenir n'est pas très dense; il comprend des espèces forestières comme Ocotea, Lica-  
nia, Iryanthera, Conceveiba, Discophora, Chrysophyllum; il atteint 28 mètres de haut.

Emergents vigoureux, ensembles structuraux nombreux et bien situés dans l'espace, ensemble d'avenir peu fourni (47% de la population), tout ceci montre la stabilité de la phase. La flore nettement post-pionnière dans les ensembles structuraux, annonce une phase sylvigénétique plus avancée dans les arbres d'avenir. Cette phase est une phase post-pionnière mature et stable.

10. Cette stabilité va prendre fin avec la sénescence et la chute des individus des ensembles structuraux; l'ensemble d'avenir va croître, s'organiser, de nouveaux ensembles structuraux vont apparaître etc... Par le jeu des chablis les phases sylvigénétiques seront de plus en plus imbriquées les unes dans les autres, sous forme d'éco-unités de plus en plus petites; les surfaces vont être de plus en plus hétérogènes.

#### VI.5.- L'évolution quantitative des ensembles du présent et d'avenir.

Cette évolution a été abordée dans les paragraphes précédents et nous la préciserons ici. Jusqu'à 10 ans, nous avons vu que nous ne pouvions distinguer les arbres d'avenir des arbres du présent, ce qui nous a amené à définir un ensemble d'arbres pionniers surcimants, pour le rôle contraignant qu'ils jouaient vis à vis du reste de la population. Mais à partir de 23 ans, de véritables ensembles sont constitués et il devient possible de suivre l'évolution de la proportion d'individus qu'ils représentent dans la population.

On constate que les arbres du présent représentent 53% de la population à 23 ans, 26% à 33 ans, et à nouveau 53% à 100 ans. En forêt primaire, l'évaluation du pourcentage est difficilement analysable du fait de l'imbrication des phases; à Trois-Sauts et pour les arbres de plus de 10 m de haut, il est de 24% dans la parcelle que nous avons étudiée de 18% dans celle étudiée par OLDEMAN (HALLE & al. 1978). Ces deux parcelles carrées rendent mal compte de l'imbrication des phases sylvigénétiques; à Saint-Elie, mais ce n'est pas tout à fait la même forêt, un transect de 200 X 10 mètres, rendant mieux compte du fait de sa linéarité de l'imbrication des phases, permet de calculer une proportion d'arbres du présent égale à 35%.

Nous constatons qu'à une bonne organisation architecturale, correspondant à des phases matures, la proportion d'arbres du présent est de l'ordre de 50% alors qu'elle est de l'ordre de 25% dans les phases dynamiques. Ce pourcentage d'arbres du présent devrait permettre l'évaluation de la stabilité et de la maturité d'une phase architecturale.

#### VI.6.- L'évolution floristique.

Le manque de répétition des observations sur plusieurs parcelles du même âge, la taille réduite des parcelles étudiées, les erreurs d'identification qui se seront glissées dans cette étude du fait d'échantillons généralement stériles, rendent l'analyse floristique difficile à réaliser et sujette à caution pour certains taxons. Aussi est-ce avec prudence que l'on se reportera à l'annexe 3 qui présente les espèces rencontrées et leur densité relative. D'une parcelle à l'autre, ces densités ne sont pas exactement comparables du fait de la variation de la limite inférieure d'échantillonnage. Néanmoins, il est possible de décrire la dynamique de quelques taxons importants, ou de paramètres d'ordre général.

---

Figure 36: Evolution schématique de l'architecture au cours de la succession.

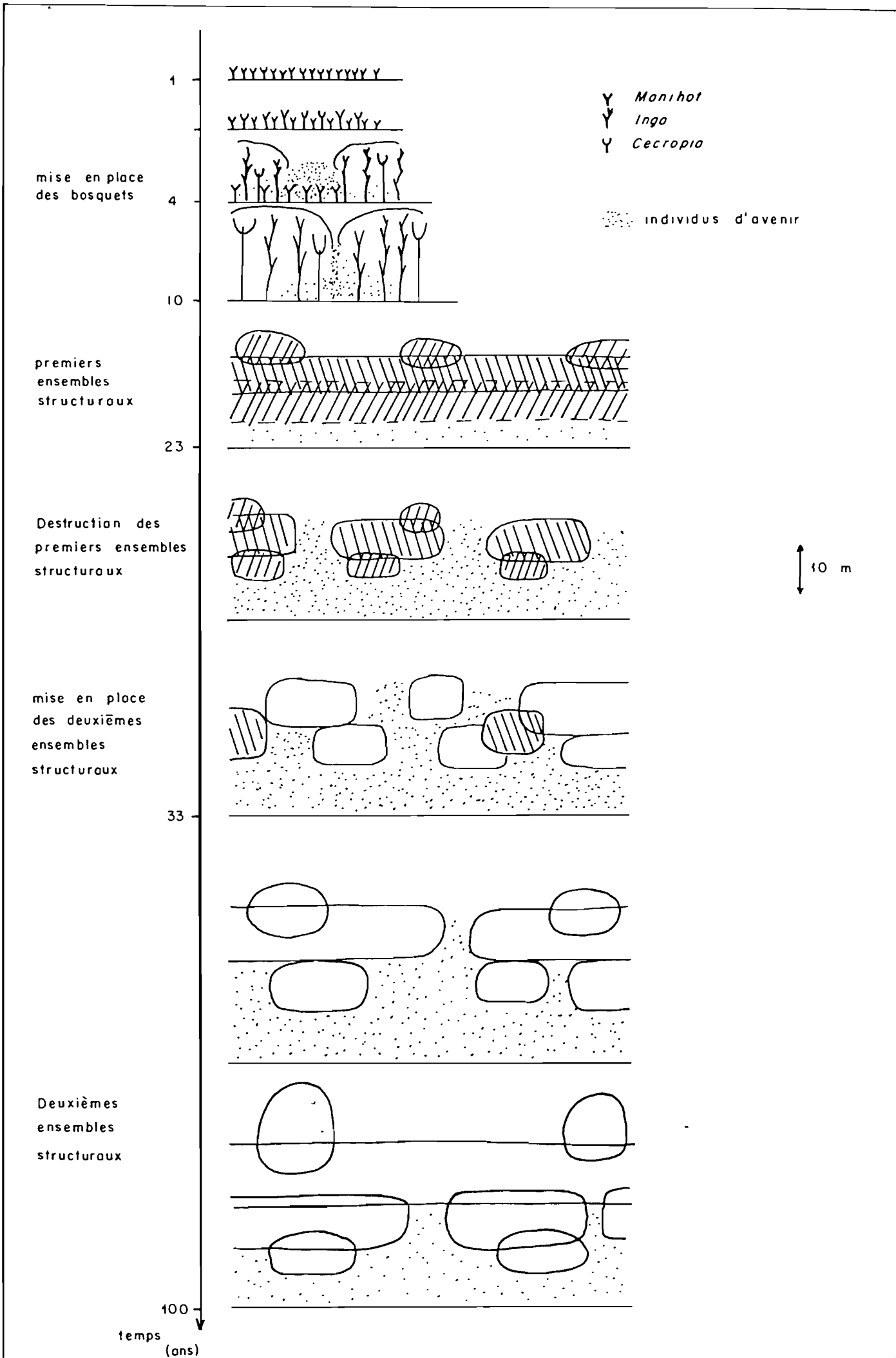


Tableau 26

## Evolution de la diversité floristique

Surface inventoriée (m <sup>2</sup> )	80	100		100		150		200		200		900	900	900	10000
âge de la parcelle en années	1	2 1/2		3 1/2		4		10		23		33	100	F.P.	
limite inférieure d'échantillonnage (m)	2	2	5	2	5	2	5	5	10	5	10	10	10	10	2
N	21	94	30	70	50	40	26	42	22	43	33	101	72	77	5145
S	3	23	8	16	11	19	14	24	14	24	18	38	40	35	181
H' max	1.58	4.52	3.00	4.00	3.46	4.24	3.81	4.58	3.81	4.58	4.17	5.25	5.32	5.13	7.53
H'	0.07	3.05	1.88	2.94	2.32	3.74	3.38	4.41	3.56	4.24	3.67	4.81	4.89	4.62	5.94
E	0.04	0.67	0.63	0.74	0.67	0.88	0.87	0.96	0.93	0.92	0.89	0.92	0.92	0.94	0.78

N = nombre d'individus dans la parcelle; S = nombre d'espèces dans la parcelle

H' maximum =  $\log_2 S$  ;

H' =  $-\sum_1^S P_i \log_2 P_i$  où  $P_i = n_i / N$

E = H' / H' max

Richesse et diversité floristiques.

Le tableau 26 indique pour chaque parcelle étudiée les valeurs des paramètres N, S, H' max, H' et E, ainsi que les surfaces inventoriées et les limites inférieures d'échantillonnage. Le fait que ces deux éléments diffèrent d'un groupe de parcelles à l'autre, variant pour la surface de 80 à 10000 m<sup>2</sup>, et pour la limite inférieure d'échantillonnage de 2 à 10 m de haut, interdit de suivre l'évolution de ces paramètres tout au long de la succession étudiée.

On remarque cependant, pour les individus de plus de 2 m de haut une très forte augmentation de la richesse floristique S entre 1 et 2 ans et demi; cette dynamique s'inverse ensuite jusqu'à 4 ans. Ceci suggère que les éléments de l'ensemble floristique présents à 4 ans sont mis en place dès le départ, atteignent une hauteur de 2 m vers 2 ans, mais ne sont pas enrichis par la suite. La diminution de S après 2 ans et demi dénote la disparition de certains de ces éléments floristiques.

A partir de 33 ans, et à l'échelle de la parcelle de 900 m<sup>2</sup>, la richesse floristique n'évolue plus et oscille entre 35 et 40 espèces représentées par des individus de plus de 10 m de haut. Mais à l'échelle du Km<sup>2</sup>, perçue par l'inventaire de Peñala<sup>9</sup>, cette richesse est bien supérieure, et l'on compte 63 espèces de plus de 20 cm de diamètre (cf; tableau 6). A partir de 33 ans donc, la richesse spécifique dépend de la surface, c'est à dire de la diversité des éco-unités présentes. Ceci est à mettre en parallèle avec les courbes d'aires minimales, telles que celles présentées par SCHULZ (1960) qui ne présentent pas de paliers caractéristiques.

Entre 1 et 4 ans, la diversité H' augmente rapidement aussi bien pour les individus de plus de 2 m que pour ceux de plus de 5 m de haut. Après 33 ans, elle reste à peu près stable, à l'échelle de la parcelle, pour les individus de plus de 10 m de haut. Autrement dit, toujours à l'échelle de la parcelle, on n'observe pas de dominance d'une ou plusieurs espèces, plus forte qu'en forêt primaire.

L'équitabilité, E, maximale lorsque chaque espèce n'est représentée



que par un seul individu, augmente rapidement de 1 à 4 ans pour la population de plus de 2 m, ce qui traduit le fait que la dominance, en densité relative, de quelques taxons, s'estompe rapidement. Entre 33 ans et 100 ans, cette équitabilité reste stable. En forêt primaire, à l'échelle du Km<sup>2</sup> (tableau 6), elle est plus importante pour les arbres de plus de 20 cm de diamètre (0,90) que pour la population totale de ligneux érigés de plus de 2 m de haut (0,78), ce qui indique que les plantes du sous-bois sont moins diversifiées que les arbres.

#### Dynamique des taxons

Pour décrire cette dynamique, nous avons choisi d'analyser l'évolution de la densité relative de quelques taxons qui apparaissent dans plusieurs relevés et qui évoluent dans un sens ou dans l'autre de manière régulière. La figure 37 rend compte de cette dynamique. Le changement floristique mis en évidence au paragraphe précédent vers 20-30 ans, apparaît clairement ici. Nous distinguerons dans un premier temps trois groupes d'espèces:

Les espèces pionnières, ici Cecropia obtusa, Inga edulis, Trema micrantha;

Les espèces post-pionnières, Isertia coccinea, Bellucia grossularioides, Pourouma spp, Rollinia resinosa, Xylopia nitida, Vismia guianensis, qui peuvent être ailleurs des espèces tout à fait pionnières (piste de Saint-Elie); à ce groupe il faut rajouter les espèces non identifiées de Inga et de Miconia.

Les espèces de phase sylvigénétique plus avancée, Unonopsis perrottetii, Guarea sp., Iryanthera sagotiana, Trattinckia demerarae, Tetrasgastris altissima.

On constate que le troisième groupe se met en place entre 20 et 30 ans.

Le genre Cecropia n'est représenté ici que par l'espèce obtusa. Dans d'autres friches observées en Guyane, il est fréquent de rencontrer une espèce associée, Cecropia sciadophylla qui la concurrence fortement

dans les premières années pour la supplanter totalement assez rapidement (PREVOST 1982 a, de FORESTA 1981). Par contre, C.obtusa semble partout présent dans les jeunes friches. La dissémination des deux espèces est assurée par les oiseaux et les chauve-souris. L'absence de C.sciadophylla reste problématique à Trois-Sauts.

L'importance de l'espèce, marquée par sa densité relative, va croissant pour atteindre un maximum à deux ans et demi, puis décline rapidement. A 33 ans, il ne reste plus de trace de cette espèce qui, au sein des MORACEAE se trouve remplacée par Pourouma spp., essentiellement Pourouma minor. Ceci confirme donc le caractère pionnier de C.obtusa et celui post-pionnier de Pourouma spp., qui doit posséder, outre des vecteurs différents, des aptitudes à germer dans des conditions différentes, moins héliophiles. Il faut aussi préciser que les Pourouma semblent liés aux petits chablis; dès que la taille de ceux-ci augmente, ce sont les Cecropia qui germent. Les Pourouma peuvent donc être pionniers dans certaines conditions écologiques plus limitantes au niveau de la quantité de lumière et plus douce au niveau de la température du sol. On peut penser que celles qui existent dans les grands chablis ou dans les abattis ne conviennent pas aux Pourouma.

On notera aussi que la densité des C.obtusa, ainsi que leur vitesse de croissance sont favorisées sur des sites où la libération de nutriments est particulièrement grande, qu'il s'agisse de souches en décomposition ou des zones d'endainage (SWETSLOOT 1981); sur ces milieux, ils sont capables d'établir des peuplements quasiment purs.

En moyenne, leur capacité de croissance est importante, de l'ordre de plus d'un mètre par an. Cette vitesse de croissance est comparable à celle des Didymopanax morototoni et de Inga edulis, mais reste très inférieure à celle du pionnier de l'Amazonie occidentale Ochroma lagopus, qui atteint 3 mètres par an (AIKMAN 1955).

Les Inga edulis jouent à Trois Sauts un rôle très important. Cette plante est probablement dispersée dans les abattis par l'homme en raison de la saveur de son fruit; si elle existe peut-être à l'état sponta-

né en Guyane, force est de constater qu'on la rencontre surtout dans des endroits anciennement habités comme sur les rives parcourues et habitées au temps de l'orpaillage (rives de l'Arataye, PONCY 1981).

A Trois-Sauts, elle apparaît dans les abattis après un certain temps de latence contrairement aux autres Inga; on peut penser que ce temps correspond à celui qu'il faut pour qu'une graine consommée et recrachée par l'homme puisse germer. Cette espèce concurrence sérieusement les Cecropia et constitue jusqu'à 20% de la population. Bien entendu, les animaux doivent aussi contribuer à la dispersion de cette espèce.

Sa capacité de croissance est forte, mais sa stratégie d'occupation de l'espace est très différente de celle du Cecropia obtusa. Au modèle simple du Cecropia,\* elle oppose un modèle complexe, celui de TROLL, fréquemment associé de réitérations qui apparaissent dès les premiers stades de développement; il n'est pas rare de voir des bouquets de Inga constitués de nombreuses réitérations, véritables troncs qui se différencient les uns des autres à quelques centimètres du sol. Le pouvoir de couverture de l'individu est ainsi rendu maximal : cependant, les feuilles laissent encore passer une quantité importante de lumière. Très vite, les Inga edulis font jeu égal avec les Cecropia et les surciment souvent. Leur présence contribue peut-être à éliminer l'arrivée potentielle des Cecropia sciadophylla, dont ils prendraient la place en temps que compétiteurs des Cecropia obtusa.

A côté de cette espèce particulièrement anthropique, on trouve bien entendu de nombreuses espèces d'Inga spécialisées dans la régénération (PONCY 1981, PREVOST 1981a,b,c, Charles-Dominique & al. 1981). Celles-ci apparaissent d'ailleurs rapidement mais n'atteignent leur densité maximale qu'à 10 ans. Par la suite le genre se maintient avec une bonne densité jusqu'en forêt primaire où il joue un rôle encore important grâce à la diversité spécifique qui lui permet de s'accommoder de situations écologiques différentes (PONCY 1981). Certaines espèces héliophiles vont se spécialiser dans les chablis, tandis que d'autres plus sciaphiles vont occuper une partie non négligeable du sous bois. D'après PONCY (1981), de nombreuses espèces de Inga présentent la capacité de germer dans des \*\* (modèle de RAUH)

conditions sciaphiles, mais leur croissance reste par la suite bloquée, ce qui explique le nombre de petits individus "en attente" que l'on rencontre dans le sous-bois. Enfin, toujours d'après cet auteur, le feu affecte particulièrement les possibilités de germination des Inga, affectant leur densité qui demeure assez faible dans les très jeunes stades par rapport aux taxons comme les Cecropia, les Laetia ou certaines MELASTOMACEAE, et confirme le rôle de l'homme dans la densité importante qu'ils présentent dans les friches de Trois-Sauts.

Isertia coccinea forme avec Palicourea guyanensis une silhouette familière des bords de route guyanais ; on le rencontre aussi dans des petits chablis. Cette espèce apparaît assez lentement à Trois-Sauts, mais elle s'impose à 23 ans lorsque les Cecropia et les Inga commencent à décliner. A cet âge, elle soutient fortement l'architecture en créant un étage intermédiaire, surcimé, presque monospécifique et assez dense, qui modifie probablement les conditions lumineuses au sol de façon assez considérable. SWETSLOOT (1978) décrit à Suriname une succession où Palicourea guyanensis remplace, en densité, Cecropia obtusa. Isertia et Palicourea sont donc susceptibles de jouer le même rôle; reste à comprendre pourquoi la présence de l'un semble exclure celle de l'autre.

Trema micrantha marque les premiers stades par sa présence puis disparaît rapidement. Cette espèce est capable de croissance spectaculaire puisque d'après EWEL (1980) elle peut atteindre 9 mètres en un an et 30 mètres en 8 ans. Mais ce n'est guère le cas à Trois-Sauts où on ne les trouve plus dans l'échantillon après 4 ans.

Vismia guianensis n'apparaît que tardivement dans les friches de Trois-Sauts, contrairement à celles de la piste de Saint-Elie. L'espèce est ici représentée par des arbres assez gros qui se maintiennent tard dans la succession. Notons que cette espèce est assez fréquente dans les forêts sur sable blanc (podzols), bloquées à un stade assez jeune de leur sylvigénèse.

Laetia procera peut donner des arbres atteignant 35-40 mètres de haut, que l'on rencontre en forêt primaire où ils témoignent d'anciens

chablis. L'espèce est disséminée par les oiseaux et les graines sont capables de germer dans les conditions difficiles offertes par des défrichements récents. Dans notre exemple, le nombre de jeunes germinations présentes à six mois montre que Laetia prend un départ aussi rapide que celui de Cecropia, mais se trouve rapidement surcimée et sa densité décroît doucement. La croissance en hauteur de Laetia est beaucoup moins rapide que celle de Cecropia; c'est un pionnier à vie longue, fortement compétitif au niveau de la germination, mais à vitesse de croissance moyenne. Il disparaît petit à petit de la végétation au fur et à mesure que la compétition augmente, mais les chablis lui permettent de se maintenir en forêt primaire.

Les MELASTOMACEAE présentent de nombreuses espèces qui se succèdent dans le temps. Aux Miconia spp. des premiers stades succèdent des espèces arborescentes comme Myriaspora decipiens, Miconia poeppigii et Bellucia grossularioides, ou encore Mouriri spp. Comme les Inga, les MELASTOMACEAE présentent suffisamment d'espèces différentes pour être présentes dans tous les stades de la succession.

Les ANNONACEAE apparaissent très rapidement avec Rollinia resinosa et Xylopia nitida. Elles vont être présentes tout au long de la succession puis seront relayées en forêt primaire par Unonopsis perrottettii dont la densité et la fréquence caractérisent la forêt du haut Oyapock.

Le genre Casearia prend son importance maximale vers 10 ans; il va se maintenir jusqu'en forêt primaire probablement grâce aux chablis; il faut aussi tenir compte, selon OLDEMAN (comm.pers.) du changement de tempérament de ces plantes, héliophiles au début de leur vie puis sciaphiles pour les individus du présent, ce qui leur permet de survivre longtemps après qu'elles soient surcimées.

Hyeronima laxiflora (EUPHORBIACEAE) est toujours présente; mais ne s'exprime bien qu'entre 30 et 100 ans. Elle ressemble ainsi au Vismia guianensis. Ces deux espèces sont liées à la réalisation de la deuxième phase sylvigénétique de la succession, la phase post-pionnière.

Didymopanax morototoni, espèce pionnière à vie longue (HLADIK 1970) peut être très fréquente dans les forêts secondaires souvent recoupées que l'on observe aux environs de Cayenne; à Trois-Sauts, on ne la rencontre qu'épisodiquement, elle germe probablement très tôt et sa vitesse de croissance est aussi rapide que celle de Cecropia.

Guarea spp., Iryanthera sagotiana, Trattinickia demerarae et Tetragastris altissima marquent profondément la forêt primaire; ces espèces apparaissent toutes aux environs de trente ans sous forme d'individus de plus de 10 m de haut et s'expriment déjà très largement à 100 ans.

Le genre Protium bien que très fréquent dans les forêts secondaires anciennes ou souvent recoupées (P.heptaphyllum), ou marquant en forêt primaire l'emplacement d'anciens chablis. (P.aracouchini) ne semble pas jouer ici de rôle déterminant.

---

Figure 37: Trois-Sauts; évolution de la densité relative de quelques taxons au cours de la succession.

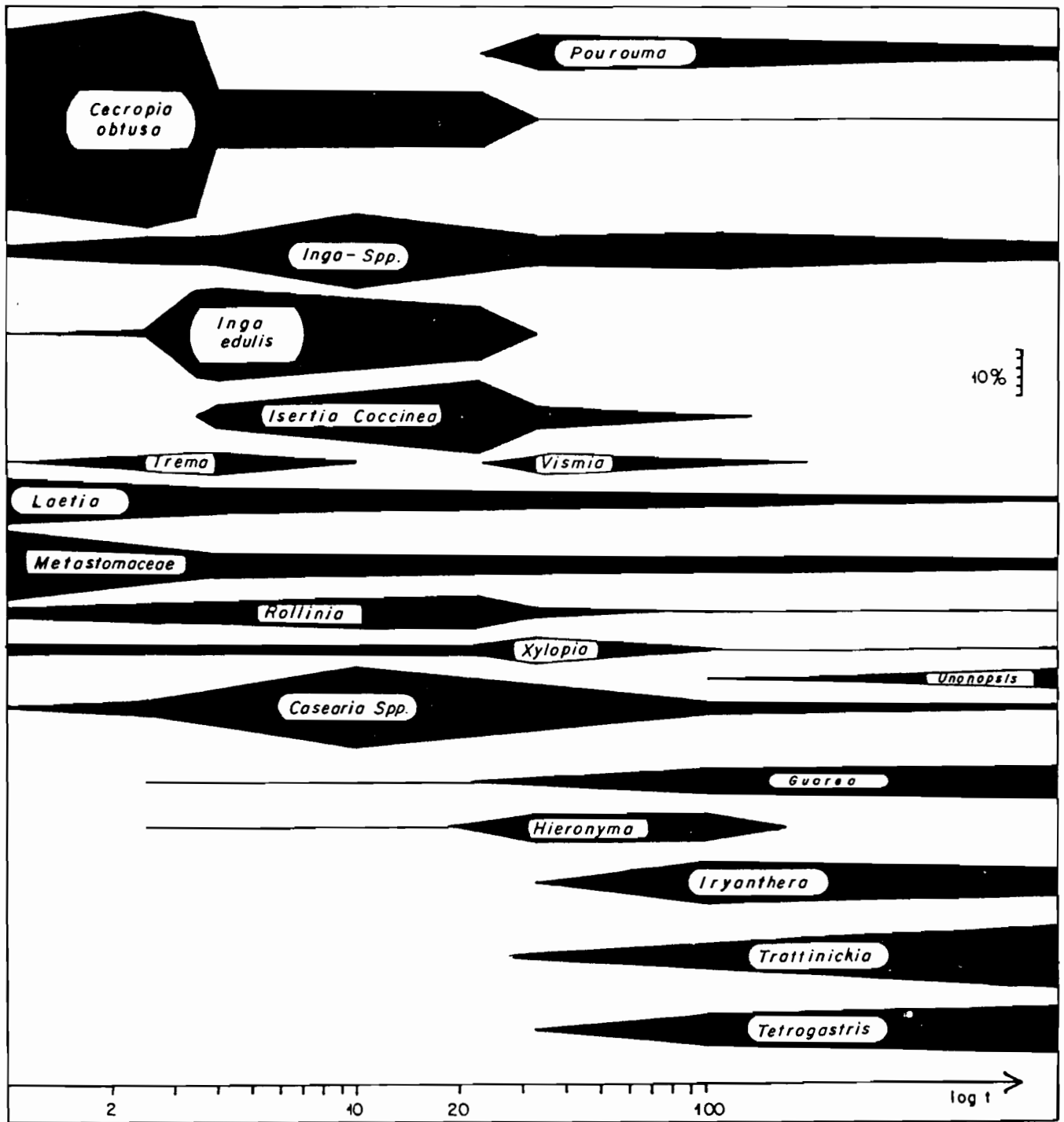


Figure 37

VII. CONCLUSION.

Principaux caractères de la reconstitution du peuplement arborescent après agriculture sur brûlis.

A l'issue de cette analyse, nous pouvons tenter d'esquisser les grands caractères de la reconstitution du peuplement arborescent après agriculture sur brûlis. On note tout d'abord la relative rapidité du phénomène de reconstitution au niveau des caractères structuraux et architecturaux. Qu'il s'agisse de la densité du peuplement, de la répartition des diamètres ou des hauteurs, de la phytomasse ou encore de l'organisation dans l'espace, on peut affirmer que ces caractères du couvert arborescent sont reconstitués en une centaine d'années, ce qui correspond aux observations effectuées en Côte d'Ivoire ( de NAMUR 1978, JAFFRE & de NAMUR 1982). Par contre, la reconstitution de la composition floristique initiale semble plus longue à réaliser; aux alentours de 100 ans, alors que la diversité floristique à l'échelle des parcelles étudiées, est aussi forte qu'en forêt primaire, bien des espèces forestières sont absentes; ceci s'explique bien entendu en partie par la taille modeste de la parcelle étudiée; il n'en reste pas moins qu'entre cette parcelle de 100 ans et la parcelle de forêt primaire, de même taille, la composition floristique est très différente. Les espèces fréquentes de la forêt primaire présentes à 100 ans ne marquent pas encore fortement le paysage floristique. Ceci nous amène à une première conclusion pratique: l'extension, dans une région donnée, des peuplements secondarisés, même après une exploitation du milieu aussi légère que celle effectuée par les Wayãpi, affecterait essentiellement le stock génétique de la région.

L'évolution des caractères structuraux (densité, surface terrière, phytomasse etc...) suit une courbe à tendance asymptotique. Mais il semble que les valeurs mesurées oscillent de part et d'autre de la courbe. Bien entendu, le faible échantillonnage ne permet pas d'accorder avec certitude une signification à ces variations, mais on peut tout de même émettre l'hypothèse qu'elles correspondent effectivement à une réalité. Dans cette hypothèse, chaque oscillation peut être considérée comme l'expression d'une succession de trois phases de développement; une première phase de mise en place, phase d'initiation, est marquée par une



forte croissance des paramètres structuraux; elle est suivie d'une phase de stabilité au cours de laquelle les valeurs des paramètres sont supérieures à celles indiquées par la courbe moyenne, puis par une phase de perturbation au cours de laquelle les valeurs des paramètres structuraux deviennent inférieures à celles indiquées par la courbe moyenne (figure 38).

Ces trois phases peuvent être considérées comme les éléments d'une séquence. La reconstitution du couvert végétal met en oeuvre plusieurs séquences successives. L'amplitude de l'oscillation autour de la courbe moyenne est d'autant plus forte que la reconstitution est récente; inversement, la durée de la séquence est d'autant plus longue que la reconstitution est avancée. De plus, dans les séquences tardives, l'amplitude des variations doit être d'autant plus forte que la surface étudiée est petite et concerne un petit nombre d'éco-unités; autrement dit, le mélange d'éco-unités différentes masque l'amplitude de l'oscillation. Ce phénomène a été bien perçu par OLDEMAN et mérite d'être encore souligné; il conditionne en effet toute interprétation statistique de la forêt et doit être posé comme préalable aux problèmes de stratification de l'échantillonnage.

L'évolution architecturale fait aussi penser à un développement séquentiel. Selon le schéma présenté plus haut, chaque séquence architecturale serait composée de trois phases.

Au cours de la phase d'initiation, les éléments du peuplement se mettent en place et tendent à disposer leur feuillage dans un espace bien défini. A ce stade, les individus se présentent souvent sous une forme réitérée mais leur potentiel de croissance n'est pas totalement utilisé; ce sont encore des arbres d'avenir.

Pendant la phase de différenciation, par le jeu de la croissance, de l'élagage et du potentiel de croissance de chaque espèce, et si aucune

- d) ——— L' hétérogénéité des surfaces forestières augmente en fonction de b jusqu'à un équilibre qui ———>  
définit le climax
- c) ——— La taille des éco-unités diminue ———>
- b) ——— La fréquence cumulée des choblis augmente ———>
- a) ——— La vitesse moyenne de croissance des arbres diminue ———>

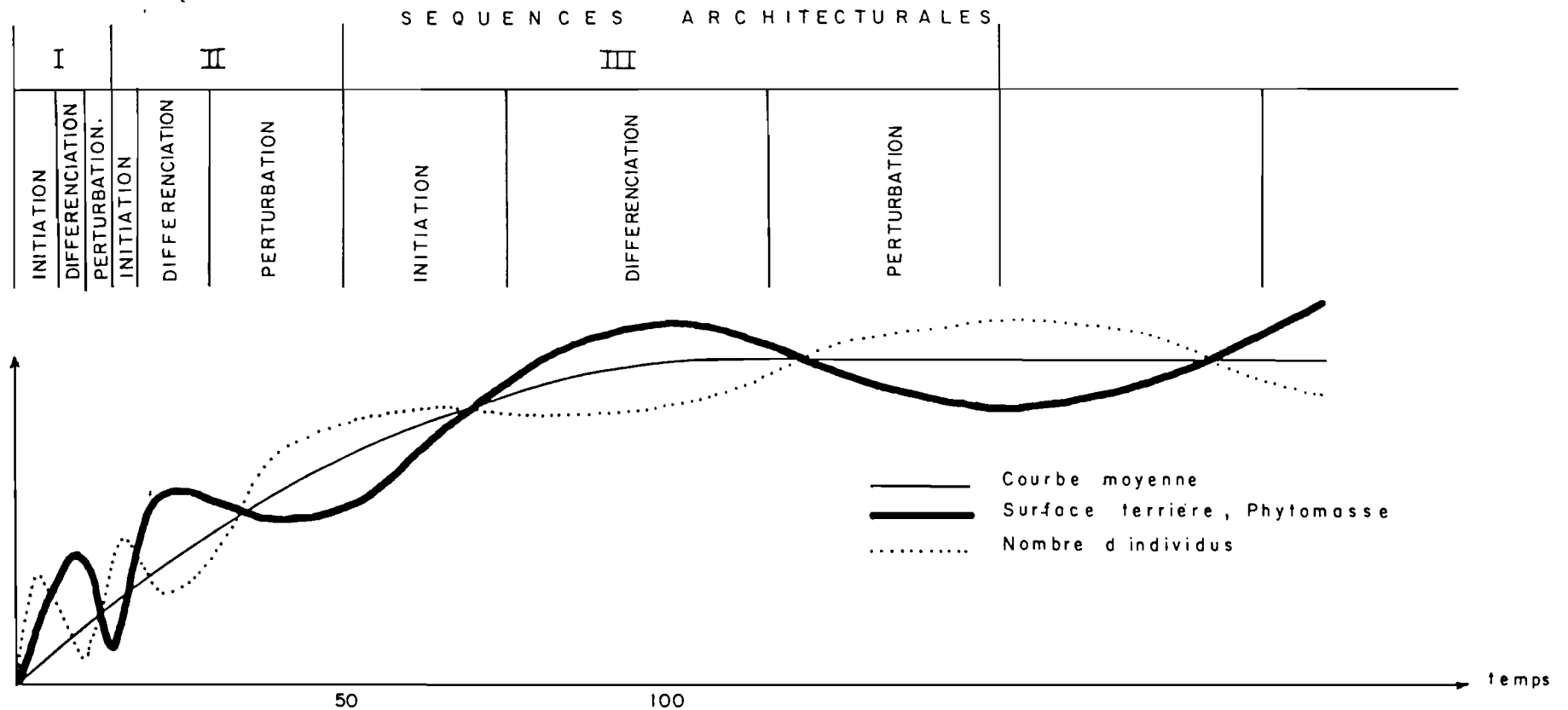


Figure 38

perturbation n'apparaît dans le peuplement, les ensembles structuraux se mettent en place. L'architecture devient stable; cette phase correspond à la phase biostatique. Mais l'état d'équilibre ne peut être qu'éphémère.

La phase de perturbation qui suit conduit au renouvellement de la séquence. Elle fait intervenir le processus du chablis. Elle apparaît soit après une période d'équilibre, soit avant, perturbant ainsi le déroulement de la séquence. Selon BORMANN & LIKENS (1979), cette phase de perturbation correspond en fait à une réorganisation puisqu'une nouvelle forêt se met en place sous une vieille forêt en état de dégradation.

De telles séquences de reconstitution sont perceptibles aux niveaux structuraux et architecturaux, et sont concordantes. Les séquences successives se chevauchent en partie, la phase d'initiation de la séquence n+1 pouvant débiter avant la phase de perturbation de la séquence n.

Les deux premières séquences sont repérables aisément. La première correspond à ce que KAHN (1982) appelle le peuplement arbustif pionnier. A Trois Sauts, ce peuplement arbustif pionnier vit un peu plus longtemps qu'en Côte d'Ivoire où il disparaît vers une quinzaine d'années. La deuxième met en place ce que l'on peut appeler le peuplement post-pionnier (stade pré-climacique de KAHN) qui, à l'état d'équilibre, présente des caractères structuraux de même grandeur que ceux que l'on observe dans une phase avancée et mature de la forêt primaire. D'après HALLE (comm. pers.), certains pionniers asiatiques peuvent être plus grands que des arbres de phases plus avancées tels les individus du genre Koompassia qui peuvent atteindre 70 mètres de haut. Si l'on ne peut en dire autant des pionniers guyanais, ceci fait penser à la grande taille d'arbres présents dans la séquence post-pionnière, ou qui marquent la présence d'anciens chablis comme les Parkia, Terminalia, Couratari, Tachigalia etc...

A mesure que les séquences se succèdent, elles mettent en jeu des espèces qui croissent de plus en plus lentement; les séquences sont ainsi de plus en plus longues. Le risque de chablis, qu'il faut comprendre comme la probabilité cumulée d'année en année d'apparition d'un chablis,

en un endroit donné augmente considérablement au cours d'une même séquence; la surface homogène, c'est à dire la surface d'une éco-unité intacte non perturbée, tend alors à diminuer. La reconstitution du couvert végétal s'accompagne d'une hétérogénéité croissante, et le processus de chablis et de cycle sylvigénétique s'intègre naturellement dans celui de reconstitution du couvert végétal.

Nous ne pouvons, à l'aide des données présentées ici, indiquer le nombre de séquences -ou stades sylvigénétiques- qui mènent à la forêt primaire. KAHN (1982) indique un stade pionnier et un stade préclimacique, ce qui laisse supposer que le suivant est climacique. Pour WHITMORE (1982), il y a aussi trois phases sylvigénétiques. HALLE et al. (1978) ne se prononcent pas clairement, mais font figurer quatre phases sur leur schéma en laissant le cycle ouvert. Nos données ne nous permettent pas de dire ce qui se passe entre la forêt de 100 ans et la forêt primaire. Mais ce problème du nombre de phases est à nos yeux un faux problème, en ce sens qu'à partir de la phase mature post-pionnière, l'évolution concerne surtout la composition floristique et va s'effectuer grâce au mécanisme de chablis, doublement aléatoire aux niveaux de l'emplacement et de la taille. Ce dernier paramètre est important en ce sens qu'il va conditionner le micro-milieu offert à l'ensemble d'avenir. Du nombre de chablis et de leur diversité de taille, induisant des dynamiques aussi différentes qu'un retour aux pionniers dans le cas de grands chablis ou que le développement d'arbres d'avenir sciaphiles, voire la germination d'espèces sciaphiles, dépendra donc le devenir de la forêt préclimacique. Si des phases ultérieures apparaissent, elles n'intéressent plus que des petites surfaces, des petites éco-unités.

D'autre part, ni le chablis, ni la séquence de reconstitution, ne sont l'apanage d'un seul stade (pionnier, post-pionnier, préclimacique) et l'on ne peut raisonnablement avancer que la forêt climacique commence avec l'apparition des chablis donc du cycle sylvigénétique. Le chablis existe au niveau de chaque séquence et entretient donc très rapidement l'hétérogénéité du peuplement forestier.

Pour parfaire le schéma, il faudrait résoudre le problème du carac-

tère équien ou non équien de la reconstitution du couvert végétal. Nos données ne nous permettent malheureusement pas de trancher, et nous nous contenterons de soulever le problème. Les deux modèles aboutissent aux schémas de la figure 39.

Le modèle équien a été démontré par OLIVER (1975) dans la reconstitution des forêts de Quercus rubra du Massachusetts, qui laisse apparaître une dominance de Acer rubrum et de Betula leuta dans un premier temps, puis celle de Quercus rubra, présent dès le début du processus. Ce modèle est accompagné de quelques petites vagues de germinations tardives mais il implique un milieu édaphique presque stérile pour la germination sous forêt, tant en dessous des phases biostatiques que des phases dynamiques de la sylvigénèse. L'enrichissement en espèces ne dépend plus alors que de la fréquence des chablis donc de la diversité potentielle des petites éco-unités. Ceci va dans le sens de l'analyse de DENSLOW (1980). Le modèle serait équien pour chaque éco-unité et la diversité structurale et floristique de la forêt serait due à l'imbrication des différentes éco-unités.

Le modèle non équien est infiniment plus complexe; il admet qu'au sein d'une même éco-unité, la composition floristique puisse progressivement se transformer par l'apport de vagues de germinations sciaphiles successives. Il admet aussi que ces germinations puissent croître suffisamment dans des conditions de lumière défavorables pour remplacer petit à petit les préexistants; il admet enfin que ce remplacement puisse s'effectuer grâce à des petits chablis ou des cheminées écologiques, sans que les pionniers ne concurrencent longuement ces jeunes arbres. Il concorde plus avec le fait que les graines stockées dans le sol et capables de germer à la suite d'un chablis -donc à l'origine d'une éco-unité - ne sont généralement pas des graines d'espèces de forêt mature. Selon

---

Figure 39: Schéma théorique d'une reconstitution du couvert végétal à caractère équien ou non équien.

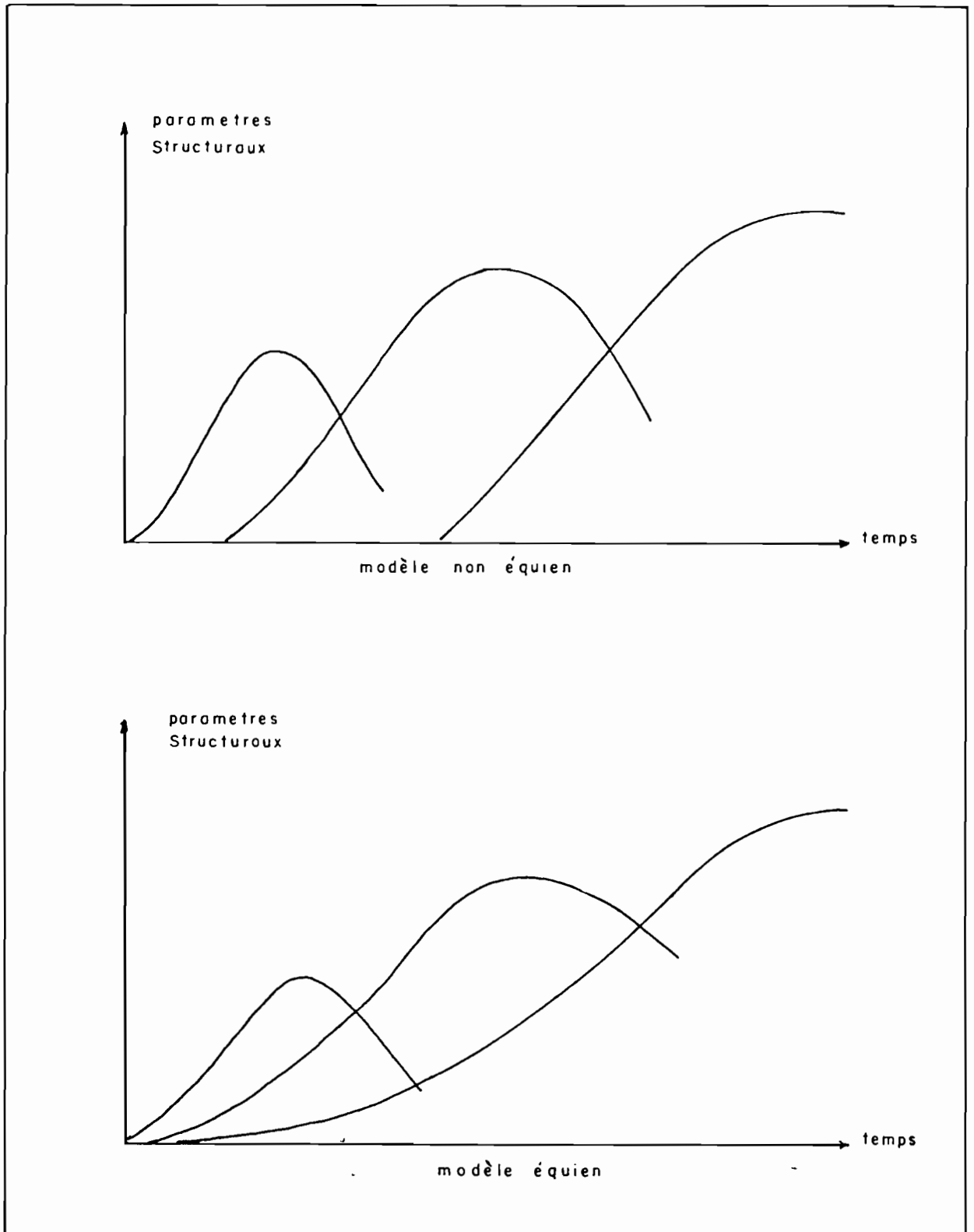


Figure 39

HOPKINS ET GRAHAM (1983), au North Queensland (Australie), le stock de graines du sol serait composé de 0,9% d'espèces "forestières" contre 50% d'arbres et arbustes pionniers ou caractéristiques de la végétation secondaire et 40% d'herbes et de lianes, le reste étant indéterminé. Il concorde aussi avec le fait que les fréquences et les densités des plantes de la phase post-pionnière ou de la phase climacique, présentes dans la parcelle 1 an, sont beaucoup plus faibles que dans ces phases, ce qui suppose un enrichissement important au cours de la succession.

Cependant, nos données ne nous permettent pas de résoudre ce problème qui d'ailleurs doit se présenter de façon beaucoup plus complexe que la simple alternative équien-non équien. Seul le suivi rigoureux de plusieurs éco-unités bien définies permettrait d'apporter des éléments de réponse.

POSTFACE : l'impact de l'agriculture wayãpi sur la végétation.

Nous soulignerons ici les deux caractères qui nous semblent les plus remarquables dans l'utilisation agricole du territoire Wayãpi.

a.- L'agriculture est très économe de travail et d'énergie, tout en procurant de larges excédants par rapport aux besoins de l'économie du groupe. Si aucune mesure n'a été réalisée à Trois-Sauts, on peut rappeler les données de ÜHL et MURPHY (1981) obtenues pour les abattis du haut Rio Negro au Venezuela; d'après ces auteurs, le rapport entre l'énergie obtenue, calculée d'après la nourriture utilisable, et l'énergie dépensée, est de 13 à 1. Ce rapport est à comparer avec celui donné par PIMENTEL et al (1973) pour l'agriculture mécanisée Nord-américaine, qui serait de 2,8 à 1. L'aspect largement bénéficiaire du bilan énergétique de ces activités de subsistance chez les chasseurs-cueilleurs-cultivateurs, c'est à dire chez bien des peuples dits "primitifs" avait déjà été souligné avec insistance par SAHLINS (1972).

b.- L'impact de l'agriculture Wayãpi sur la forêt est faible. D'une part, bien entendu parce que le niveau de densité démographique est très bas -ceci est une constante pour toutes les populations amérindiennes d'Amazonie- et aussi parce que les techniques utilisées sont particulièrement conservatrices. Il s'ensuit qu'en dehors des emplacements des anciens villages, lieux fortement piétinés, on n'observe jamais de phases de blocage herbacée ou lianescente comme celles observées par KAHN (1982) en Côte d'Ivoire, ou par nous même chez les Sionas-Secoyas du Rio Aguatico en Amazonie équatorienne. Pour rendre justice à ces Sionas-Secoyas, il convient de préciser que ces phases de blocage se rencontrent sur des parcelles anciennement cultivées selon les conseils des missionnaires du Summer Institute of Linguistic.

Ce faible impact de l'agriculture sur la régénération est lié à deux pratiques:

- D'une part, les surfaces cultivées sont de petites dimensions, et restent séparées les unes des autres par des couloirs forestiers. Ceci limite un peu l'effet du macroclimat, mais surtout permet à la forêt,



grâce aux animaux disséminateurs, d'émettre dans l'abattis quantité de diaspores d'espèces non pionnières. Ce problème de l'influence de la taille du défrichement sur l'ensemencement en espèces forestières a été souligné par de FORESTA (1983).

D'autre part, les Wayãpi évitent soigneusement le sarclage, probablement pas par nonchalance, car à tout prendre, 2 ou 3 sarclages annuels ne représentent pas l'effort de défrichage que ce système de rotation annuelle implique. Mais l'absence de sarclage influence considérablement les stades initiaux de la régénération; en premier lieu, il n'y a pas destruction de tous les rejets et drageons qui contribuent à la formation rapide d'une couverture ligneuse. En deuxième lieu, UHL et al. (1982). ont montré que le sarclage favorise la pousse des herbacées et défavorise celle des ligneux. Ainsi, à San Carlos de Rio Negro, 90% des plantes sont des espèces ligneuses après le 1er sarclage, et 2% seulement après le 5ème sarclage.

Petites surfaces défrichées, inférieures à l'hectare, absence de sarclage, récolte non exhaustive du manioc, période de culture n'excédant généralement pas le cycle annuel, sont des caractéristiques du système agricole wayãpi qui, compte tenu des impératifs économiques du groupe, apparaît d'un rendement suffisant, et peu perturbateur pour le milieu végétal.

## BIBLIOGRAPHIE.

- AIKMAN, J.M. -1955. The ecology of Balsa (Ochroma lagopus Schwartz) in Ecuador. Proc. Iowa Acad. Sci. 62: 245-252.
- ALEXANDRE, D.Y. -1980. Le recrU forestier après exploitation traditionnelle de la forêt dense ombrophile de Taï (Côte d'Ivoire). Proc. of: Sylviculture under extreme ecological and economic conditions, Athène 1980: 350-366.
- ASHTON, P.S. -1978. Crow characteristics of tropical trees. In P.B. TOMLINSON & M.H. ZIMMERMANN (eds.): Tropical trees as living systems; Cambridge Univ. Press. New York: 591-615.
- AUBREVILLE, A. -1938. La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique Occidentale française. Ann. Acad. Sc. Colon. 9: 1-245.
- 1947. Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. Bois & Forêts des Trop. 2: 21-35.
- BELL, T.I.W. -1970. Seed distribution and germination experiment. in ODUM, H.T. (ed.): A Tropical Rain Forest. 2 (D): 177-182.
- BORMANN, F.H. & LIKENS, G.B. -1979. Pattern and process in a forest ecosystem. Springer Verlag, New York, Berlin; 253 pp.
- BOULET, R. -1975. Rapport provisoire sur l'étude pédologique dans le Haut Oyapock (Trois Sauts). Rap. multigr. ORSTOM, Cayenne, 26 pp.
- BOULET, R.; BRUGIERE, J.M. & HUMBEL, F.X. -1979. Relations entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale. Conséquences agronomiques d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. Sci. du Sol, 1: 3-18.
- BRINKMANN, W.L.F. & VIERA, A.N. -1971. The effect of burning on germination and seeds at different soil depth of

- various tropical tree species. Turrialba 21: 77-82.
- BUDOWSKI, G. -1961. Studies on forest succession in Costa Rica and Panama. Ph. D. Thesis, Yale Univ. School of Forestry; 189 pp.
- CHARLES-DOMINIQUE, P.; ATRAMENTOWICZ, M.; CHARLES-DOMINIQUE, M.; GERARD, H.; HLADIK, A.; HLADIK, C. & PREVOST, M.F. -1981. Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise; interrelations plantes-animaux. Rev. Ecol. (Terre & Vie), 35: 341-436.
- CHEKE, A.S.; WEERACHAI, N. & YANKOSES, C. -1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary species under the canopy of tropical rain forest in Northern Thailand. Biotropica 11 (2): 88-95.
- CHOUBERT, B. -1957. Essai de morphologie de la Guyane française. Carte Geol. dét. Fr.
- CROW, T.R. -1980. A rain forest chronicle: a 30 years record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. Biotropica 12 (1): 42-55.
- CURTIS, J.T. -1959. The vegetation of Wisconsin. An ordination of plant communities. Univ. of Wisc. Press, Madison; 657 pp.
- CUSSET, G. -1980. Sur des paramètres intervenant dans la croissance des arbres. La relation hauteur/diamètre de l'axe principal aérien. Candollea, 35: 231-255.
- DAVIS, T.A.W. & RICHARDS, P.W. -1932, 1933. The vegetation of Morabilli Creek, Br. Guiana; an ecological study of limited area of tropical rain forest. Part 1: J. Ecol. 21 (2): 350-384; Part 2: J. Ecol. 22 (1): 106-155.
- DENSLOW, J.S. -1980. Gap partitioning among tropical rain forest trees. Biotropica, 12 (suppl.): 47-55.
- EWEL, J. -1971. Biomass change in early tropical succession. Turrialba, 21: 110-112.
- FOLSTER, H.; LAS SALAS, G. (de) & KHANNA, P. -1976. A tropical evergreen forest site with perched water table, Magdalena Valley, Columbia. Biomass and bioelements inventory of primary and secondary vegetation. Oecol. Plant., 11 (4): 297-320.
- FORESTA, H. (de) -1981. Premiers temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide; ARBOCEL, Guyane française. Thèse 3ème

- cycle, Univ. Sci. & Techn. du Languedoc, Montpellier. 114 pp.
- 1983. Hétérogénéité de la végétation pionnière en forêt tropicale humide: exemple d'une coupe papetière en forêt guyanaise. Acta oecol., Oecol. Applic., 4 (3): 221-235.
- GOUNOT, M. -1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation. Masson éd. Paris. 314 pp.
- GRANVILLE, J.J. (de) -1978. Recherches sur la flore et la végétation guyanaise. Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. & Techn. du Languedoc, Montpellier. 272 pp.
- GRELAND, P. -1980. Introduction à l'étude de l'univers wayapi. Selaf, Paris. 332 pp.
- 1981. Agriculture sur brulis et changements culturels: le cas des indiens Wayapi et Palikur de Guyane. Jour. Agron. Trop. et Bot. Appl., 28 (1): 23-31.
- 1982. Ainsi parlaient nos ancêtres. Essai d'ethno-histoire Wayapi. Trav. & Doc. ORSTOM, n° 148, 408 pp.
- GRELAND, F. -1980. La langue wayapi: phonologie et grammaire. T.O. n° 41, Selaf, Paris. 117 pp.
- GRELAND, F. & HAXAIRE, C. -1977. Monographie d'un abattis wayapi; Jour. Agron. Trop. et Bot. Appl., 24 (4): 285-310.
- GUEVARA, S. & GOMEZ-POMPA, A. -1972. Seeds from surface soil in a tropical region in Vera Cruz, Mexico. J. Arn. Arb. Harvard Univ., 53: 312-335.
- 1976. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Vera Cruz, Mexico. In: GOMEZ-POMPA ed.: Regeneración de Selvas. Inst. de Invest. sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Vera Cruz.
- HALLE, F. & OLDEMAN, R.A.A. -1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson éd., Paris. 178 pp.
- HALLE, F.; OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. -1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer Verlag, Berlin. 441 pp.
- HAXAIRE, C. -1976. Etude d'un abattis chez les indiens Wayapi de Guyane française. D.E.A., Univ. Sci. & Techn. du

Languedoc, Montpellier; 58 pp.

- HLADÍČEK, A. -1970. Contribution à l'étude biologique d'une Araliacée d'Amérique tropicale: Didymopanax morototoni. Adansonia, Ser. 2, 10 (3): 383-407.
- HOLTHUYZEN, A. & BÖERBOOM, J. -1979. Experiments on the Cecropia seeds of the Suriname lowland rain forest. Rapp. multigr. Univ. Wageningen, 9 pp.
- HOPKINS, M.S. & GRAHAM, A.W. -1983. Species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rain forest in North Queensland, Australia. Biotropica, 15 (2): 90-99.
- HUMBEL, F.X. -1978. Caractérisation par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement des sols de la Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. Sci. du Sol, 2: 83-92.
- JAFFRE, T. & NAMUR (de), C. -1982. Evolution de la biomasse épigée au cours de la succession secondaire dans le sud-ouest de la Côte d'Ivoire. Rapp. multigr. ORSTOM Abidjan, 15 pp.
- KAHN, F. -1978. Occupation spatiale du sol par les peuplements de Macaranga hurifolia. Cah. ORSTOM, Ser. Biol. 13 (3): 239-254.
- 1982. La reconstitution de la forêt tropicale humide, sud-ouest de la Côte d'Ivoire. Mémoire ORSTOM n° 97, 150 pp.
- KEAY, R.W.J. -1960. Seeds in forest soil. Nigeria For. Inf. bull. N.S. 4.
- KELLMAN, L.C. -1970. Secondary plant succession in tropical mountaines Mindanao. Res. School for Pacific Studies, Austr. Univ. Cambera. Publ. B.G. 2. 174 pp.
- 1974. The viable weed content of some tropical agricultural soils. J. Appl. Ecol. 10: 683-694.
- KETELAARS, J.J. & BUDELMAN, A. -1976. Antropogene vegetaties in het Brokopondo district, Suriname. Vorigroep Plant Syst. en Geogr. Landbouwhogeschool, Wageningen, Hollande, 99 pp.
- LESCURE, J.P. -1976. Études interdisciplinaires sur le Haut Oyapock (Guyane française). Actes du XLII<sup>e</sup> eme Cong. Intern. Americanistes, Paris. 2: 453-462.
- 1977. La mangrove guyanaise; architecture des jeunes stades et vie avienne. Cah. ORSTOM, Ser. Biol.

12 (4): 361-376.

-1978. An architectural study of the vegetation's regeneration in french Guiana. *Vegetatio*, 37 (1): 53-60.

-1980. Ecological aspects of the mangrove forest in french Guiana. Mem. Seminario sobre el estudio científico e impacto humano en el ecosistema de manglares, UNESCO, Montevideo: 76-93.

-1981. La végétation et la flore dans la région de la piste de Saint Elie, Guyane française. ECEREX, Bull. de liaison n°3: 4-24. ORSTOM, Cayenne.

LESCURE, J.P. & BOULET, R. -1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rainforest, french Guiana. *Biotropica*, 17 (2): 155-164.

LESCURE, J.P.; PUIG, H.; RIERA, B.; LECLERC, D.; BEEKMAN, F. & BENETEAU, A. -1983. La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 4 (3): 237-251.

LIEW, T.C. -1973. Occurrence of seeds in virgin forest top soil with particular reference to secondary species in Sabah. *Malay. Forest.* 36 (3): 185-193.

MAAS, P.J.M. -1971. Floristic observations on forest types in western Suriname. I and II. *Proc. Kon. Neder. Acad. Wetensch. C.* 74 (3): 269-302.

MANGENOT, G. -1956. Recherches sur la végétation dans les régions tropicales humides de l'Afrique occidentale. *Actes Coll. Kandy, UNESCO*: 115-126.

NAMUR (de), C. -1978. Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide (sud-ouest de la Côte d'Ivoire). 4: Etudes floristiques. *Cah. ORSTOM, Ser. Biol.* 13 (3): 203-210.

5: Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux au cours d'une succession secondaire. *Cah. ORSTOM Ser. Biol.* 13 (3): 211-222.

NAMUR (de), C. & GUILLAUMET, J.L. -1978. Observations sur les premiers stades de la reconstitution de la forêt dense humide (sud-ouest de la Côte d'Ivoire). 3: Grands traits de la reconstitution dans le sud-ouest Ivoirien. *Cah. ORSTOM, Ser. Biol.* 13 (3): 197-202.

OLDEMAN, R.A.A. -1972. L'architecture de la végétation ripicole des fleuves et criques guyanais. *Adansonia, N.S.*, 12

- (2): 253-265.
- 1974 a. L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire n°73, ORSTOM, Paris, 204 pp.
  - 1974 b. Ecotope des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. Rev. Ecol. (Terre & la Vie), 28: 487-520.
  - 1979. Quelques aspects quantifiables de l'arborigène. Oecol. Plant., 14 (3): 289-312.
  - 1983. Tropical rain forest architecture, sylvigensis and diversity. In SUTTON, S.L. & al.: Tropical rain forest ecology and management. Blackwell scientific publication, Oxford, U.K.
- OLIVER, C.D. -1975. The development of northern Red Oak (Quercus rubra L.) in mixed species, even-aged stands in central New England. Ph. D. Yale University. 223 pp.
- OOSTING, H.J. & HUMPHREYS, M.E. 1940. Burried viable seeds in a successional series of old fields and forest soil. Bull. Torey Bot. Club, 67: 253-273.
- ORSTOM, CNRS. -1979. Atlas des D.O.M. IV: la Guyane. ORSTOM, Paris.
- PIMENTEL, D.; HURD, L.E.; BELLOTTI, A.C.; FORSTER, M.J.; OKA, I.N.; SHOLES, O.D. & WHITMAN, R.T. -1973. Food production and the energy crisis. Science, 182: 443-449.
- PONCY, O. -1981. Le genre Inga (Légumineuses, Mimosoidae) en Guyane française. Floristique; morphologie, principalement des formes juvéniles; écologie. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. Paris VI. 244 pp.
- PREVOST, M.F. -1981 a. Recrû de trois ans après coupe type papetier. ECEREX, Bull. de liaison, 3: 68-81. ORSTOM, Cayenne.
- 1981 b. Evolution d'une jeune forêt secondaire entre 6 et 7 ans après coupe, piste de Saint Elie, Guyane. ECEREX, Bull. de liaison, 3: 82-92. ORSTOM, Cayenne.
  - 1981 c. Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de la forêt primaire en Guyane. Turrialba 31 (2): 121-127.
  - 1982 a. Comportement de Cecropia obtusa et de Cecropia sciadophylla dans les premiers stades de la régénération forestière, piste de Saint Elie, en Guyane. ECEREX, Bull. de liaison, 6:

231-250, ORSTOM, Cayenne.

-1982 b. Importance des rejets dans les premiers stades de la régénération après coupe, piste de Saint Elie, en Guyane. ECEREX, Bull. de liaison, 6: 251-264.

PREVOST, M.F. & PUIG, H. -1981. Accroissement diamétral des arbres en Guyane: observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, Ser. 4-3, Sect. B. Adansonia 2: 147-171.

RICHARDS, P.W. -1955. The secondary succession in the tropical rain forest. Sc. Prog. London, 43: 45-47.

RIERA, B. -1983. Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 163 pp.

ROLLET, B. -1969. Etudes quantitatives d'une forêt dense humide sempervirente de la Guyane vénézuélienne. Thèse Doctorat d'Etat, Univ. Toulouse, 398 pp.

SAHLINS, M. -1972. Age de pierre, âge d'abondance. L'économie des sociétés primitives. NRF, Paris, 409 pp.

SASTRE, C. -1975. La végétation du moyen et haut Igara Parana et les modifications provoquées par la culture sur brûlis. Actes Coll. Culture sur brûlis et Evolution du milieu forestier en Amazonie Nord-Ouest. Inst. Ethnol. Neuchâtel, 6-8 Nov. 1975: 31-44.

SCHULZ, J.P. -1960. Ecological studies on rain forest in northern Suriname. Verh. Kon. Ned. Acad. Wet. Afd. Natuurk, reeks 2, 53: 1-267.

STEENIS (Van), C. -1958. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. Proc. Kandy Sympos. Study of Trop. Veget. 1956. UNESCO: 212-215.

ZWETSLOOT, H. -1981. Forest succession on a deforested forest in Suriname. Turrialba, 31 (4): 369-379.

SYMINGTON, C.F. -1933. The study of secondary growth on rain forest sites in Malaya. Malay. For. 2: 107-117.

UHL, C.; CLARK, C.; 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 (2): 631-649.

UHL, C. & MURPHY, P. -1981. A comparison of productivities and energy



values between slash and burn agriculture and secondary succession in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. *Agro-Ecosystems*, 7: 63-83.

UHL, C.; CLARK, H. & MAQUIRINO, P. -1982. Successional patterns associated with slash and burn agriculture in the upper Rio Negro of the Amazon basin. *Biotropica*, 14 (4): 249-254.

WHITMORE, T.C. -1975. *Tropical rain forest of the Far East*. Clarendon Press, Oxford, U.K.

-1978. Gaps in the forest canopy. in: *Tropical trees as living systems*, P.B. TOMLINSON & M.H. ZIMMERMAN eds. Univ. Press, Cambridge, :639-655.

-1982. On pattern and process in forest. in: *The plant community as working mechanism*; E.I. NEWMAN ed. Special Public. serie of British Ecol. Society, n° 1: 45-59.

## ANNEXE I - 1 -

Forêt primaire. INVENTAIRE FLORISTIQUE AU 1/100<sup>ème</sup> SUR 1 KILOMETRE CARRE. Ligneux érigés

ESPECES	Fréquences		Densité par classe de DBH											Total
	f1	f2	0 10	10 20	20 30	30 40	40 50	50 60	60 70	70 80	80 90	90 100	100	
ANACARDIACEAE														
Tapirira guianensis	12		12	1										13
ANNONACEAE														
Anaxagorea acuminata	10		11											11
Annona cf. ambotay	5		5											5
Fusaea longifolia	31		31	4										35
Guatteria chrysopetala	5		9	2										11
Guatteria sp.	2	1	2		1									3
Rollinia resinosa	6		6											6
Unonopsis perrottettii	67	9	192	30	10									232
Xylopia longifolia	1		1											1
indeterminés	10		10											10
APOCYNACEAE														
Ambellania acida	28	1	23	7	1									31
Anacampta macrocalyx	1		1											1
Aspidosperma album	12		13	1										14
Aspidosperma marcgravianum	16	1	14	1	-	-	1							16
Aspidosperma oblongum	7		10	2										12
Couma guianensis	7	3	4	-	2	1								7
Geissospermum argenteum	2		3											3
Lacmellea aculeata	7		9	2										11
Macoubea guianensis	4		3	1										4
Parahancornia amapa	2		2											2
Tabernaemontana sp.	4		4											4
ARALIACEAE														
Didymopanax morototoni	1		1											1
BIGNONIACEAE														
Jacaranda copaia	9	2	4	4	1	-	1							10
Tabebuia serratifolia	1		-	1										

N.B. : f 1 : fréquence de tous les individus. f 2 : fréquence des individus de plus de 20 cm de D.B.H.

Forêt primaire. INVENTAIRE FLORISTIQUE AU 1/100<sup>ème</sup> SUR 1 KILOMETRE CARRE. Ligneux érigés.

ESPECES	Fréquences		Densité par classe de DBH											Total
	f1	f2	0 10	10 20	20 30	30 40	40 50	50 60	60 70	70 80	80 90	90 100	100	
<b>BOMBACACEAE</b>														
Bombax crassum	1	1	-	-	-	-	-	-	-	1				1
Pachira aquatica	5	1	3	1	-	1								5
Quararibea guianensis	23		61	4										65
<b>BORRAGINACEAE</b>														
Cordia exaltata	5		5											5
Cordia nodosa	18		29											29
<b>BURSERACEAE</b>														
Protium giganteum	39	1	112	17	1									130
Protium heptaphyllum	4		3	1										4
Protium insigne	19	6	18	5	3	1								30
Tetragastris altissima	73	19	127	22	9	7	4	-	-	-	1			170
Trattinickia demerarae	91	19	586	42	11	2	5	2	2					650
Trattinickia rhoifolia	33	1	41	3	-	-	1							45
<b>CAESALPINIACEAE</b>														
Candolleodendron brachystachyum	55		106											106
Cassia fastuosa	3		3											3
Macrolobium bifolium	1		1											1
Sclerolobium albiflorum	17	1	19	1	-	-	1							21
Sclerolobium paraense	12	2	10	2	1	-	-	1						14
Sclerolobium sp.	3		2	1										3
Swartzia arborescens	5		4	1										5
Swartzia panacoco	15		13	3										16
Tachigalia paniculata	50	7	70	6	3	2	-	1	-	-	-	1		83
<b>CARYOCARACEAE</b>														
Caryocar glabrum	1		1											1
<b>CELASTRACEAE</b>														
Goupia glabra	11	6	4	1	-	-	-	-	1	-	2	1	2	11

## ANNEXE I - 3 -

ESPECES	Fréquences		Densité par classe de DBH											Total
	f1	f2	0 10	10 20	20 30	30 40	40 50	50 60	60 70	70 80	80 90	90 100	100	
CHRYSOBALANACEAE														
Couepia glandulosa	1		1											1
Hirtella racemosa	61		138	1										139
Licania canescens	1		2											2
Licania heteromorpha	5		13											13
Licania incana	37	1	47	3	1									51
Hirtella glandulosa	8	1	6	1	-	-	1							8
Parinari sp.	4		4											4
CLUSIACEAE														
Caraïpa sp.	3		2	1										3
Chrysochlamis membranacea	1		1											1
Rheedia macrophylla	1		1											1
Symphonia globulifera	29	3	37	3	1	1	1							43
Tovomita choysiana	26		38	1										39
Tovomita sp.	13		21	1										22
indeterminés	8		9	1	2									12
COMBRETACEAE														
Terminalia sp.	5	1	4	-	-	-	-	1						5
ELAEOCARPACEAE														
Sloanea sp.	34	4	32	2	1	1	2							38
ERYTHROXYLACEAE														
Erythroxylon sp.	18		24	1										25
EUPHORBIACEAE														
Conceveiba guianensis	3		2	1										3
Hieronyma laxiflora	1		-	2										2
Mabea piriri	5		6											6
INDETERMINEES	3		2	1										3
FLACOURTIACEAE														
Casearia acuminata	15		18	1										19
Casearia pitumba	9		11											11
Laetia procera	2		2											2

Forêt primaire. INVENTAIRE FLORISTIQUE AU 1/100<sup>ème</sup> SUR 1 KILOMETRE CARRE. Ligneux érigés.

ESPECES	Fréquences		Densité par classe de D.B.H.											Total
	f 1	f 2	0 10	10 20	20 30	30 40	40 50	50 60	60 70	70 80	80 90	90 100	100	
HIPPOCRATEACEAE														
Cheiloclinium cognatum	2		2											2
ICACINACEAE														
Discophora guianensis	25	1	34	6	1									41
LAURACEAE														
Licaria canella	8		8											8
Nectandra grandis	1		1											1
Ocotea argyrophylla	3		4											4
Ocotea caudata	22		22											22
Ocotea oblonga	1		1											1
Ocotea puberula	2		2											2
LECYTHIDACEAE														
Couratari guianensis	13		14											14
Eschweilera collina	3		3											3
Gustavia augusta	49	2	64	4	2									70
Lecythis corrugata	21	4	33	4	3	1								41
Lecythis idatimon	7	1	7	2	-	1	1							11
Lecythis poiteaui	14	1	13	2	-	1								16
MALPIGHIACEAE														
Byrsonima densa	4		7											7
MELASTOMACEAE														
Clidemia sp.	5		6											6
Miconia sp.	22		66	1										67
Mouririri crassifolia	16		16	2										18
MELIACEAE														
Carapa guianensis	30	8	23	6	-	4	2	1	1					37
Guarea kunthiana	62	2	139	1	1	-	1							142
Guarea pubiflora	3		3											3
Guarea sp.	4		7											7
Trichilia sp. 1	19		21	1										22
Trichilia sp. 2	5		7											7

N.B. : f1 : fréquence de tous les individus. f2 : fréquence des individus de plus de 20 cm de D.B.H.

Forêt primaire. INVENTAIRE FLORISTIQUE AU 1/100<sup>ème</sup> SUR 1 KILOMETRECARRE. Ligneux érigés.

ESPECES	Fréquences		Densité par classe de D.B.H.											Total
	f 1	f 2	0 10	10 20	20 30	30 40	40 50	50 60	60 70	70 80	80 90	90 100	100	
MIMOSACEAE														
Enterolobium schomburgkii	1		1											1
Inga bourgouni	12	7	3	3	6	-	-	-	1					13
Inga capitata	10		14											14
Inga ingoides	23	1	30	1	1									32
Inga laterifolia	10		12	2										14
Inga panurensis	26		34											34
Inga splendens	11		34											34
Inga stipularis	26		32	2										34
Inga thibaudiana	11		9	2										11
Inga alata	17	3	14	-	3									17
Inga spp.	32	6	130	9	5	1								145
Parkia nitida	2		2											2
Parkia oppositifolia	2		2											2
Parkia pendula	1		1											1
Piptadenia suaveolens	17	4	17	1	1	-	1	1	-	1				22
Pithecellobium jupumba	6	3	3	1	-	1	1	-	1					7
Stryphnodendron polystachyum	5		5											5
MONIMIACEAE														
Siparuna decipiens	69		124	9										133
MORACEAE														
Brosimum acutifolium	57	8	74	8	8									90
Brosimum lactescens	1	1	-	-	1									1
Brosimum parinaroides	5		5											5
Brosimum utile	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
Cecropia obtusa	2	2	-	-	1	1								2
Ficus maxima	1		1											1
Helicostylis tomentosa	22	1	22	1	1									24
Maquira guianensis	29		29											29
Perebea guianensis	15		16											16
Pourouma cecropiaefolia	5	1	5	1										6

f2 : fréquence des individus de plus de 20 cm de DBH.

ESPECES	Fréquences		Densité par classe de D.B.H.											Total
	f 1	f 2	0 10	10 20	20 30	30 40	40 50	50 60	60 70	70 80	80 90	90 100	100	
Pourouma melinonii	3	1	2	-	1									3
Pourouma minor	36	2	54	4	-	2								60
MYRISTICACEAE														
Iryanthera sagotiana	68	8	132	12	8	1	1							154
Virola melinonii	44	21	40	6	8	2	7	3	2					68
Virola surinamensis	8	1	7	-	-	-	-	1						8
MYRSINACEAE														
Cybianthus gardneri	1		1											1
MYRTACEAE														
Aulomyrcia sp.	1		1											1
Calypthranthes sp.	18		18											18
Eugenia anatomosans	18		19											19
Eugenia patrisii	1		1											1
Eugenia sp.	11		11											11
Myrcia sp.	1		1											1
Marlierea sp.	2		4											4
OCHNACEAE														
Ouratea guianensis	31	1	44	3	1									48
OLACACEAE														
Heisteria microcalyx	60		126											126
Minuartia guianensis	12	4	7	1	1	1	-	-	-	1	-	1		12
Ptychopetalum olacoïdes	16		35	4										39
PAPILIONACEAE														
Alexa wacheneimii	5		11											11
Diploctropis purpurea	12	2	10	2	-	2								14
Ormosia sp.	2		2											2
Pterocarpus officinalis	24	4	34	2	2	-	1	-	1					40
Pterocarpus santalinoïdes	5	1	3	1	-	1								5
Taralea oppositifolia	1		1											1
Vatairopsis surinamensis	14	1	11	2	1									14

N.B. : f1 : fréquence de tous les individus.

f2 : fréquence des individus plus de 20 cm de D.B.H.

Forêt primaire. INVENTAIRE FLORISTIQUE AU 1/100<sup>ème</sup> SUR 1 KILOMETRE CARRE. Ligneux érigés.

ESPECES	Fréquences		Densité par classe de D.B.H.											Total
	f 1	f 2	0 10	10 20	20 30	30 40	40 50	50 60	60 70	70 80	80 90	90 100	100	
PIPERACEAE														
Piper spp.	10		12											12
QUIINACEAE														
Lacunaria crenata	12		16											16
Quiina sp.	21		35	1										36
RUBIACEAE														
Amaouia sp.	15		11	6										17
Duroia eriopila	29		33	1										34
Faramea guianensis	3		3											3
Gonzalagunia dicocca	1		1											1
Palicourea guianensis	1		1											1
Psychotria cupularis	4		4											4
Psychotria mapourioïdes	5		5											5
indéterminés	16	2	13	1	2									16
RUTACEAE														
Fagara sp.	1		-	1										1
SAPINDACEAE														
Cupania hirsuta	55		211	5										206
Pseudima frutescens	5		5											5
Talisia longifolia	80		239											239
Toulucia sp.	1		2											2
SAPOTACEAE														
Chrysophyllum sericeum	12		15											15
Micropholis melinoniána	17	2	14	3	1	-	1							19
Pouteria guianensis	3		2	1										3
Pouteria sp.	7		6	1										
Indéterminé sp. 1	30	1	53	4	1									58
SIMAROUBACEAE														
Picramnia spruceanum	2		2											2

N.B. : f 1 : fréquence de tous les individus.

f 2 : fréquence des individus de plus de 20 cm de D.B.H.



Forêt primaire. INVENTAIRE FLORISTIQUE AU 1/100<sup>ème</sup> SUR 1 KILOMETRE CARRE. Ligneux érigés.

ESPECES	Fréquences		Densité pae classe de D.B.H.											Total
	f1	f2	0 10	10 20	20 30	30 40	40 50	50 60	60 70	70 80	80 90	90 100	100	
<b>STERCULIACEAE</b>														
<i>Sterculia excelsa</i>	12	5	7	1	3	1	-	-	1					13
<i>Sterculia frondosa</i>	20	1	21	2	1									24
<i>Theobroma speciosum</i>	2		2											2
<b>TILIACEAE</b>														
<i>Lühea speciosa</i>	4	1	2	1	1									4
<b>VIOLACEAE</b>														
<i>Leonia glyxicarpa</i>	66	1	147	22	1									170
<i>Rinorea flavescens</i>	1	1												1
<b>VOCHYSIACEAE</b>														
<i>Erisma uncinatum</i>	1	1												1
<i>Qualea coerulea</i>	11	4	7	3	2	-	-	1	1					14
<i>Vochysia surinamensis</i>	8	2	4	2	-	-	-	1	-	-	1			8
<i>Vochysia tomentosa</i>	16	5	13	1	1	-	-	-	1	1	1	-	1	19
INDETERMINES			525	65	17	14	3	3	5	0	0	1	1	638
<i>Total</i>			5123	413	134	50	36	16	17	4	5	4	5	5807

## ANNEXE II-1-

Abattis d'un an. Ligneux érigés  
Fréquence des espèces  
et densité absolues par classe de hauteur  
d'après les relevés de C.HAXAIRE (1976).

ESPECES	Hauteurs en centimètres						Total
	F	0 50	50 100	100 200	200 300	300 400	
<b>ANACARDIACEAE</b>							
<i>Spondias mombin</i>	1	3					3
<i>Tapirira guianensis</i>	1	1					
<b>ANNONACEAE</b>							
<i>Guatteria chrysopetala</i>	1		1				1
<i>Rollinia resinosa</i>	31	24	4	1			29
<i>Rollinia sp.</i>	16	16					16
<i>Xylopiia sp.</i>	3	3					3
<b>APOCYNACEAE</b>							
<i>Ambellania acida</i>	3	3					3
<i>Anacampta macrocalyx</i>	1	1					1
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	1	-	1				1
<i>Couma guianensis</i>	3	3					3
<i>Lacmellea aculeata</i>	1	1					1
<b>BIGNONIACEAE</b>							
<i>Tabebuia sp.</i>	2	4					4
<b>BORRAGINACEAE</b>							
<i>Cordia nodosa</i>	1	1					1
<b>BURSERACEAE</b>							
<i>Protium giganteum</i>	1	1					1
<i>Trattinickia demerarae</i>	1	1					1
<b>CAESALPINIACEAE</b>							
<i>Swartzia arborescens</i>	2	3					3
<b>CARICACEAE</b>							
<i>Carica microcarpa</i>	1		1	1			2
<b>CELASTRACEAE</b>							
<i>Goupia glabra</i>	1	1					1
<b>CHRYSOBALANACEAE</b>							
<i>Hirtella racemosa</i>	6	8					8
<b>EUPHORBIACEAE</b>							
<i>Hieronyma laxiflora</i>	6	5	1				6
<i>Sapium ciliatum</i>	5	5	1				6
<b>FLACOURTIACEAE</b>							
<i>Casearia acuminata</i>	4	8	2				10
<i>Casearia pitumba</i>	15	9	6				15
<i>Laetia procera</i>	37	99	26	1			126

## ANNEXE II-1.2-

ESPECES	Hauteurs en centimètres						Total
	F.	0 50	50 100	100 200	200 300	300 400	
ICACINACEAE							
<i>Discophora guianensis</i>	1	1	1				2
LAURACEAE							
<i>Ocotea</i> spp.	6	5	8				13
LECYTHIDACEAE							
<i>Eschweillera collina</i>	1	1	1				2
<i>Gustavia augusta</i>	4	4					4
<i>Lecythis poiteaui</i>	2	2					2
MELASTOMACEAE							
<i>Loreya</i> sp.	1	1					1
<i>Miconia</i> sp.	37	217	2				219
MELIACEAE							
<i>Guarea</i> sp.	8	5	2	2			9
<i>Trichilia</i> sp.	2	2	1				3
MIMOSACEAE							
<i>Inga acrocephala</i>	1	2					2
<i>Inga alata</i>	1	1					1
<i>Inga bracteosa</i>	2		2				2
<i>Inga edulis</i>	5	4	1	1			6
<i>Inga ingoides</i>	6	6					6
<i>Inga splendens</i>	1	1					1
<i>Inga thibaudiana</i>	25	20	5				25
MONIMIACEAE							
<i>Siparuna decipiens</i>	1	1					1
MORACEAE							
<i>Cecropia obtusa</i>	81	292	86	74	19		471
<i>Ficus gardneriana</i>	1	1					1
<i>Ficus insipida</i>	3	3					3
<i>Ficus</i> sp.	1	1					1
MYRSINACEAE							
<i>Ardisia guyanensis</i>	9	9					9
MYRTACEAE							
<i>Calypthranthes</i>	6	5	1	3			9
<i>Eugenia patrisii</i>	7	6	1				7
<i>Eugenia pseudopsidium</i>	2	2					2
NYCTAGINACEAE							
<i>Pisonia</i> sp.	1	1					1
OLACACEAE							
<i>Heisteria microcalyx</i>	8	8	2				10

ESPECES	Hauteur en centimètres						Total
	F	0 50	50 100	100 200	200 300	300 400	
PAPILIONACEAE							
Diploptropis purpurea	1	1					1
PIPERACEAE							
Piper aponifolium	5	10					10
Piper dumosum	1	2					2
Piper sp.	2	12					12
RUBIACEAE							
Amaiouia corymbosa	1	2					2
Gonzalagunia dicocca	1	1	2				3
Isertia coccinea	4	4					4
Palicourea guianensis	21	54					54
Psychotria platypoda	1	3					3
Psychotria racemosa	1	-	1				1
Psychotria sp.	4	15					15
RUTACEAE							
Fagara sp.	9	7	2				9
SAPINDACEAE							
Cupania hirsuta	5	5	4	1			10
Tallisia mollis	1	1					1
INDETERMINES							
	3	5	1				6
SAPOTACEAE							
Chrysophyllum sericeum	1	1					1
Pouteria sp.	1	1					1
SOLANACEAE							
Cyphomandra sp.	1	1					1
Solanum asperum	11	5	1	4	1	1	12
Solanum crinitum	3	2	1				3
Solanum subinerme	17	8	2	5	1		16
STERCULIACEAE							
Sterculia excelsa	3	3					3
Sterculia pruriens	1	1					1
VOCHYSIACEAE							
Vochysia tomentosa	25	20	4	1			25

Abattis d'un an. Fréquences des lianes  
d'après HAXAIRE (1976).

ESPECES	Fréquences
APOCYNACEAE	
Odontadenia grandiflora (G.F. Mey) O.Ktze	4
BIGNONIACEAE	
* Paragonia pyramidata (L.C. Rich) Bur.	2
Tanaecium nocturnum (Barb. Rodr.) Bur. et K. Schum.	1
INDETERMINEES	18
CAESALPINIACEAE	
Bauhinia rubiginosa Bong.	3
Quassia quinquangulata Rich.	1
COMBRETACEAE	
Combretum rotundifolium Rich.	1
CONNARACEAE	
Connarus sp.	7
CONVOLVULACEAE	
Ipomea tiliacaea (Willd.) Choisy	1
DILLENIACEAE	
Dolioscarpus guianensis (Aubl.) Gilg.	12
EUPHORBIACEAE	
Omphalea diandra L.	1
GESNERIACEAE	
Alloplectus coccineus (Aubl.) Mart.	1
HIPPOCRATEACEAE	
Salacia sp.	4
ICACINACEAE	
Humirianthera ampla (Miers) Baehni	10
MALPIGHIACEAE	
Stygmaphyllon puberum (Rich.) Juss.	1
MIMOSACEAE	
Mimosa paniculata Bth.	31
PAPILIONACEAE	
Calopogonium sp.	2
Machaerium trifoliatum Duke	6
Machaerium sp.	2
PASSIFLORACEAE	
Passiflora vespertilio L.	
POLYGALACEAE	
*★ Securidaca paniculata Rich.	2
RUBIACEAE	
Uncaria guianensis (Aubl.) Gmel.	11
SAPINDACEAE	
Paullinia sp.	1
* Mansoa alliacea Gentry	13
** POLYGONACEAE Cocoloba sp.	1

## ANNEXE II - 2.2 -

ESPECES	Fréquences
SMILACACEAE Smilax spp.	7
SOLANACEAE Solanum coriaceum Dun.	2
VERBENACEAE Petrea sp.	1

## ANNEXE II - 3 -

Abattis d'un an. Fréquences des herbes d'après HAXAIRE (1976)

ESPECES	Fréquences
AMARANTHACEAE Cyathula prostrata B.L.	1
HAEMODORACEAE Xyphidium coeruleum Aubl.	36
MARANTHACEAE Ischnosiphon arouma (Aubl.) Koern.	1
Ischnosiphon spp.	14
MUSACEAE Heliconia bihae Sw.	1
Heliconia chartacea Lam.	6
Heliconia densiflora Verlot.	1
Heliconia richardiana Miq.	8
POACEAE Panicum sp.	1
Paspalum conjugatum Berg.	1
Pharus sp.	4
RUBIACEAE Geophila tenuis (M. Arg.) Standl.	22
SOLANACEAE Physalis pubescens L.	1
ZINGIBERACEAE Costus spp.	45

## ANNEXE II - 4 -

Abattis d'un an. Fréquence des Palmiers d'après HAXAIRE (1976)

ESPECES	Fréquences
Bactris acanthocarpoïdes (Barb.) Rodr.	1
Euterpe oleracea Mart.	1
Oenocarpus bacaba Mart.	1

## ANNEXE III

DENSITES RELATIVES DES ESPECES LIGNEUSES ERIGEEES  
DANS LES PARCELLES ETUDIEES

ESPECES	Age en années et limites d'échantillonnage en mètres											
	½	1	2½	3½	4	10	23	33	100	FP <sub>1</sub>	FP <sub>2</sub>	
	-	-	2	2	2	5	5	10	10	10	2	
<b>ANACARDIACEAE</b>												
Anacardium occidentale			2									
Tapirira guianensis		+							4			0,2
<b>ANNONACEAE</b>												
Anaxagorea acuminata												0,2
Annona ambotay												0,1
Fusaea longifolia												0,7
Guatteria chrysopetala		+							1			0,2
Guatteria discolor									1	1		
Guatteria sp.												+
Rollinia resinosa	3	2	4	3	-	7	7	2				0,1
Unonopsis perrottettii												4,4
Xylopia frutescens							2	5				
Xylopia longifolia		+	2						1			+
indeterminés												0,2
<b>APOCYNACEAE</b>												
Ambellania acida		+			3							0,6
Anacampta macrocalyx		+		1								+
Aspidosperma spp.		+						1				0,8
Couma guianensis		+										0,1
Geissospermum argenteum									1			+
Lacmellea aculeata		+					2					0,2
Macoubea guianensis												+
Parahancornia amapa												+
Tabernaemontana sp.												+
<b>ARALIACEAE</b>												
Didymopanax morototoni			1	-	-	-	2	2	1			+
<b>BIGNONIACEAE</b>												
Jacaranda copaia								3	1			0,2
Tabebuia serratifolia		+						1		1		+
<b>BOMBACACEAE</b>												
Bombax crassum												+
Pachira aquatica												+
Quararibea turbinata												1,2
<b>BORRAGINACEAE</b>												
Cordia exaltata												+
Cordia nodosa		+										0,5
<b>BURSERACEAE</b>												
Protium spp.		+					2			1		3,1
Tetragastris altissima									7	9		3,2
Trattinickia spp.		+						2	6	13		13,1

Le signe + indique que l'espèce a été recensée mais représentée par un individu de taille inférieur à la limite d'échantillonnage.

ESPECES	Age en années et limites d'échantillonnage en mètres											
	$\frac{1}{2}$	1	2 $\frac{1}{2}$	3 $\frac{1}{2}$	4	10	23	33	100	FP 1	FP 2	
			2	2	2	5	5	10	10	10	2	
CAESALPINIACEAE												
Candolleodendron brachys-tachyum												2,0
Cassia fastuosa						7	2	1				+
Macrolobium bifolium												+
Sclerolobium albiflorum									1			0,4
Swartzia arborescens								1	3			+
Swartzia panacocco							1	-	1			0,3
Sclerolobium paraense												0,2
Tachigalia paniculata									1	1		1,6
CARYOCARACEAE												
Caryocar glabrum												+
CELASTRACEAE												
Goupia glabra		+				2						0,2
CHRYSOBALANACEAE												
Couepia glandulosa												+
Hirtella sp.		+	1						3			2,6
Licania incana									1	1		1
Licania spp.										4		0,7
CLUSIACEAE												
Caraipa densiflora										7		+
Chrysochlamis membranacea												+
Rheedia macrophylla												+
Symphonia globulifera												0,8
Tovomita spp.										1		1,8
Vismia guianensis								4	1			
COMBRETACEAE												
Terminalia sp.						2						+
ELAEOCARPACEAE												
Sloanea spp.			3									0,7
ERYTHROXYLACEAE												
Erythroxylon sp.						2				1		0,5
EUPHORBIACEAE												
Amanoa guianensis										1		
Conceveiba guianensis										1		+
Glycinodendron amazonicum										1		
Hieronyma laxiflora		+	5	-	-	-	2	7	6			+
Mabea piriri				4						8		+
FLACOURTIACEAE												
Casearia acuminata		+				5	-	8	1	1		0,4
Casearia pitumba		+	1	-	-	-	3					0,2
Casearia sp.			2			12			1			
Laetia procera	55	10	5	6	3	-	2	5	1			+







## ANNEXE III - 5 -

ESPECES	Age en années et limites d'échantillonnage en mètres											
	½	1	2½	3½	4	10	23	33	100	FP 1	FP 2	
			2	2	2	5	5	10	10	10	2	
OCHNACEAE												
Ouratea guianensis												0,9
OLACACEAE												
Heisteria microcalyx		+										2,4
Minuartia guianensis												0,2
Ptychopetalum olacoïdes												0,7
PAPILIONACEAE												
Alexa wacheneimii												0,2
Diplostropis purpurea		+			3	-	-	1	-	1		0,2
Ormosia sp.												+
Pterocarpus officinalis												0,7
Pterocarpus santalinoïdes								1				0,1
Taralea oppositifolia												+
Vatairopsis surinamensis												0,2
QUIINACEAE												
Lacunaria crenata										3		0,3
Quiina oblanceolata								2				0,7
Quiina sp.												0,7
RUBIACEAE												
Amaouia sp		+										0,3
Duroia eriopila										1		0,6
Faramea guianensis												+
Gonzalagunia dicocca		+										+
Isertia coccinea		+			5	-	16	5	1			+
Palicourea guianensis		4										+
Psychotria spp.		+										0,2
RUTACEAE												
Fagara sp.	4	+	5	-	-	-	-	1				+
SAPINDACEAE												
Cupania hirsuta		+	1	3	-	2	2	3	1			3,9
Pseudima frutescens												0,1
Talisia spp.		+		4								4,5
Toulicia sp.												+
SAPOTACEAE												
Chrysophyllum sericeum		+							1			0,3
Micropholis melinoniana												0,4
Pouteria guianensis		+										+
Pouteria sp.										1		0,1
INDETERMINES												1,1
SIMAROUBACEAE												
Picramnia spruceanum										1		0,1

ESPECES	Age en années et limites d'échantillonnage en mètres										
	½	1	2½	3½	4	10	23	33	100	FP 1	FP 2
			2	2	2	5	5	10	10	10	2
SOLANACEAE											
Solanum surinamense				3	3						
Solanum subinerme		+			3						
STERCULIACEAE											
Sterculia spp.		+					2	-	-	1	0,7
ULMACEAE											
Trema micrantha			4	4	5						
VIOLACEAE											
Leonia glyxicarpa											3,2
Rinorea flavescens											+
VOCHYSTACEAE											
Erisma uncinatum											+
Qualea coerulea							2				0,3
Vochysia surinamensis											0,2
Vochysia tomentosa		2	1	-	-	5					0,4

## Ligneux érigés. Liste des espèces rencontrées.

Aiouea sp.	LAURACEAE
Alexa wacheneimii R. Ben.	PAPILIONACEAE
Amaouia sp.	RUBIACEAE
Ambelania acida Aubl.	APOCYNACEAE
Amanoa guyanensis Aubl.	EUPHORBIACEAE
Anacampta macrocalyx (Muell. Arg.) Mgf.)	APOCYNACEAE
Anacardium occidentale L.	ANACARDIACEAE
Anaxagorea acuminata (Dun.)St-Hil.	ANNONACEAE
Aspidosperma album (Vahl.) Benth.	APOCYNACEAE
Aspidosperma marcgravianum Woodson	APOCYNACEAE
Aspidosperma oblongum A.D.C.	APOCYNACEAE
Aulomyrcia sp.	MYRTACEAE
Bagassa tiliaefolia (Ham.) Benoist	MORACEAE
Bellucia grossularioides(L.) Triana	MELASTOMACEAE
Bombax crassum Uitt.	BOMBACACEAE
Brosimum acutifolium Hub.	MORACEAE
Brosimum guianensis (Aubl.) Hub.	MORACEAE
Brosimum lactescens (Sp. Moore) Berg	MORACEAE
Brosimum parinaroides Ducke	MORACEAE
Brosimum utile (H.B.K.) Pittier	MORACEAE
Byrsonima densa (Poir.) D.C.	MALPIGHIACEAE
Calyptranthes sp.	MYRTACEAE
Candolleodendron brachystachyum (D.C.) Cowan	CAESALPINIACEAE
Caraipa densiflora Mart.	CLUSIACEAE
Carapa guianensis Aubl.	MELIACEAE
Caryocar glabrum (Aubl. Persoen	CARYOCARACEAE
Casearia acuminata D.C.	FLACOURTIACEAE
Casearia pitumba Sleumer	FLACOURTIACEAE
Casearia sp.	FLACOURTIACEAE
Cassia fastuosa Willd.	CAESALPINIACEAE
Cecropia obtusa Trec.	MORACEAE
Cheilochlinium cognatum (Miers) A.C. Smith	HIPPOCRATEACEAE
Chrysochlamis membranacea Bl. et Tub.	CLUSIACEAE
Chrysophyllum sericeum D.C.	SAPOTACEAE
Clidemia sp.	MELASTOMACEAE
Conceveiba guianensis Aubl.	EUPHORBIACEAE
Cordia exaltata Lam.	BORRAGINACEAE
Cordia nodosa Lam.	BORRAGINACEAE
Cordia sp.	BORRAGINACEAE

<i>Couepia glandulosa</i> Miq.	CHRYSOBALANACEAE
<i>Couma guianensis</i> Aubl.	APOCYNACEAE
<i>Couratari guianensis</i> Aubl.	LECYTHIDACEAE
* <i>Cupania hirsuta</i> Radlk.	SAPINDACEAE
<i>Didymopanax morototoni</i> (Aubl.) Pier. et Planch.	ARALIACEAE
<i>Diplostropis purpurea</i> (Rich.) Amsh.	PAPILIONACEAE
<i>Discophora guianensis</i> Miers	ICACINACEAE
<i>Duroia eriopila</i> L.f.	RUBIACEAE
<i>Enterolobium schomburgkii</i> Benth.	MIMOSACEAE
<i>Erisma uncinatum</i> Warm.	VOCHYSIACEAE
<i>Erythroxyton</i> sp.	ERYTHROXYLACEAE
<i>Eschweilera collina</i> Eyma	LECYTHIDACEAE
<i>Eugenia anastomosans</i> D.C.	MYRTACEAE
<i>Eugenia patrisii</i> Vahl.	MYRTACEAE
<i>Eugenia</i> sp.	MYRTACEAE
<i>Fagara</i> sp.	RUTACEAE
<i>Faramea guianensis</i> (Aubl.) Brem.	RUBIACEAE
<i>Ficus maxima</i> P. Miller	MORACEAE
<i>Fusaea longifolia</i> (Aubl.) Saff.	ANNONACEAE
<i>Geissospermum argenteum</i> Woods.	APOCYNACEAE
<i>Glycinodendron amazonicum</i> Ducke	EUPHORBIACEAE
<i>Gonzalagunia dicocca</i> C. et S.	RUBIACEAE
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	CELASTRACEAE
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	MELIACEAE
<i>Guarea pubiflora</i> Juss.	MELIACEAE
<i>Guarea</i> sp.	MELIACEAE
<i>Guatteria chrysopetala</i> (Stend.) Miq.	ANNONACEAE
<i>Guatteria discolor</i> R.E.F.	ANNONACEAE
<i>Gustavia augusta</i> Alm.	LECYTHIDACEAE
<i>Heisteria microcalyx</i> Sagot	OLACACEAE
** <i>Helicostylis tomentosa</i> (P. et E.) Rusby	MORACEAE
<i>Hirtella racemosa</i> R. et P.	CHRYSOBALANACEAE
<i>Hirtella</i> sp.	CHRYSOBALANACEAE
<i>Hieronyma laxiflora</i> M. Arg.	EUPHORBIACEAE
<i>Inga alata</i> Ben.	MIMOSACEAE
<i>Inga alba</i> (Swart) Willd.	MIMOSACEAE
<i>Inga auristellae</i> Harms	MIMOSACEAE
<i>Inga bourgouni</i> (Aubl.) D.C.	MIMOSACEAE
<i>Inga bracteosa</i> Benth.	MIMOSACEAE
<i>Inga capitata</i> Desv.	MIMOSACEAE
<i>Inga edulis</i> Mart.	MIMOSACEAE
<i>Inga ingoïdes</i> (Riche.) Willd.	MIMOSACEAE
* <i>Cybianthus gardneri</i> (DC.) Agost.	MYRSINACEAE
** <i>Hirtella glandulosa</i> Spreng.	CHRYSOBALANACEAE

<i>Inga laterifolia</i> Miq.	MIMOSACEAE
<i>Inga nobilis</i> Willd.	MIMOSACEAE
<i>Inga panurensis</i>	MIMOSACEAE
<i>Inga rubiginosa</i> (Rich.) D.C.	MIMOSACEAE
<i>Inga splendens</i> Willd.	MIMOSACEAE
<i>Inga stipularis</i> D.C.	MIMOSACEAE
<i>Inga thibaudiana</i> D.C.	MIMOSACEAE
<i>Inga</i> spp.	MIMOSACEAE
<i>Iryanthera sagotiana</i> (Benth.) Warb.	MYRISTICACEAE
<i>Isertia coccinea</i> (Aubl.) Gmel.	RUBIACEAE
<i>Jacaranda copaia</i> D Don.	BIGNONIACEAE
<i>Lacmellea aculeata</i> (Ducke) Monach.	APOCYNACEAE
<i>Lacunaria crenata</i> A.C. Smith.	QUIINACEAE
<i>Laetia procera</i> (Poeppig) Eichler	FLACOURTIACEAE
<i>Lecythis corrugata</i> Poiteau	LECYTHIDACEAE
<i>Lecythis idatimon</i> Miq.	LECYTHIDACEAE
<i>Lecythis poiteaui</i> Berg.	LECYTHIDACEAE
<i>Licania canescens</i> R Ben.	CHRYSOBALANACEAE
<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	CHRYSOBALANACEAE
<i>Licania incana</i> Aubl.	CHRYSOBALANACEAE
<i>Licania micrantha</i> Miq.	CHRYSOBALANACEAE
<i>Licaria canella</i> (Meissn.) Kasterm.	LAURACEAE
<i>Lühea speciosa</i> Willd.	TILIACEAE
<i>Mabea piriri</i> Aubl.	EUPHORBIACEAE
<i>Macoubea guianensis</i> Aubl.	OLACACEAE
<i>Mouriri crassifolia</i> Sagot	MELASTOMACEAE
<i>Mouriri oligandra</i> Pilger	MELASTOMACEAE
<i>Myrcia</i> sp.	MYRTACEAE
<i>Myrciaria floribunda</i> (Willd.) Berg.	MYRTACEAE
<i>Myriaspore decipiens</i> Naud	MELASTOMACEAE
<i>Nectandra grandis</i> (Mez.) Kosterm	LAURACEAE
<i>Ocotea argyrophylla</i> Ducke	LAURACEAE
<i>Ocotea caudata</i> (Meissn.) Mez.	LAURACEAE
<i>Ocotea oblonga</i> (Meissn.) Mez.	LAURACEAE
<i>Ocotea puberula</i> (Nees) Nees	LAURACEAE
<i>Ocotea</i> sp.	LAURACEAE

Ouratea guianensis Aubl.	OCHNACEAE
Ormosia sp.	PAPILIONACEAE
Pachira aquaticum Aubl.	BOMBACACEAE
Palicourea guianensis Aubl.	RUBIACEAE
Parahancornia amapa (Hub.) Ducke.	APOCYNACEAE
*Parinari sp.	CHRYSOBALANACEAE
Parkia oppositifolia Spruce ex. Benth.	MIMOSACEAE
Parkia pendula (Willd.) Benth.	MIMOSACEAE
Perebea guianensis Aubl.	MORACEAE
Picramnia spruceanum Engl.	SIMAROUBACEAE
Piper sp.	PIPERACEAE
Piptadenia suaveolens Miq.	MIMOSACEAE
Pithecellobium jupumba (Willd.) Urb.	MIMOSACEAE
Pithecellobium sp.	MIMOSACEAE
Pourouma cecropiaefolia Mart.	MORACEAE
Pourouma melinonii R. Ben.	MORACEAE
Pourouma minor R. Ben.	MORACEAE
Pouteria guianensis Aubl.	SAPOTACEAE
Pouteria sp.	SAPOTACEAE
Protium giganteum Engl.	BURSERACEAE
Protium insigne Engl.	BURSERACEAE
Protium sp.	BURSERACEAE
Pseudima frutescens Aubl.	SAPINDACEAE
Psychotria cupularis (M. Arg.) Standl.	RUBIACEAE
Psychotria mapourioïdes D.C.	RUBIACEAE
Pterocarpus officinalis Jacq.	PAPILIONACEAE
Pterocarpus santalinoïdes L'Her ex D.C.	PAPILIONACEAE
Ptychopetalum olacoïdes Benth.	OLACACEAE
Qualea coerulea Aubl.	VOCHYSIACEAE
Quararibea guianensis Aubl.	BOMBACACEAE
Quiina oblanceolata Sabdw.	QUIINACEAE
Quiina sp.	QUIINACEAE
Rheedia macrophylla (Mart.) Pl. et Tr.	CLUSIACEAE
Rollinia resinosa Spruce	ANNONACEAE
Sclerolobium albiflorum R. Ben.	CAESALPINIACEAE
Sclerolobium paraense Hüber	CAESALPINIACEAE
Sclerolobium sp.	CAESALPINIACEAE
Siparuna decipiens D.C.	MONIMIACEAE
Sloanea spp.	ELAEOCARPACEAE
Solanum subinerme Jacq.	SOLANACEAE
Solanum surinamense Steud.	SOLANACEAE
Sterculia excelsa Mart.	STERCULIACEAE
Sterculia frondosa Rich.	STERCULIACEAE
Sterculia pruriens Schum.	STERCULIACEAE
Sterculia sp.	STERCULIACEAE
*Parkia nitida Miq.	MIMOSACEAE



*Stryphnodendron polystachyum* (Miq.) Kleinh.  
*Swartzia arborescens* (Aubl.) Pittier  
*Swartzia panacocco* (Aubl.) Cowan  
*Symphonia globulifera* L.f.  
*Tabebuia serratifolia* Nichols.  
*Tabernaemontana* sp.  
*Tachigalia paniculata* Aubl.  
*Talisia longifolia* (Benth.) Radlk.  
*Talisia* sp.  
*Tapirira guianensis* Aubl.  
*Tarralea oppositifolia* Aubl.  
*Terminalia* sp.  
*Tetragastris altissima* (Aubl.) Mart.  
*Theobroma speciosum* Spreng.  
*Toulicia guianensis* Aubl.  
*Toulicia* sp.  
*Tovomita choisyana* Pl. et Tr.  
*Trattinickia demerarae* Sandw.  
*Trattinickia rhoifolia* W.  
*Trema micrantha*(L.) Blume  
*Trichilia* sp.  
*Trymatococcus oligandrus* (Ben.) Landj.  
*Unonopsis perottettii* Fries  
*Vataireopsis surinamensis* Lims.  
*Virola melinonii* (Benoist) A. Smith.  
*Virola surinamensis* Warb.  
*Vismia guianensis* Aubl.  
*Vochysia surinamensis* Stafl  
*Vochysia tomentosa* (G.F.W. Mey) DC.  
*Xylopia frutescens* Aubl.  
*Xylopia longifolia* (Sagot)R.E. Fr.

MIMOSACEAE  
 CAESALPINIACEAE  
 CAESALPINIACEAE  
 CLUSIACEAE  
 BIGNONIACEAE  
 APOCYNACEAE  
 CAESALPINIACEAE  
 SAPINDACEAE  
 SAPINDACEAE  
 ANACARDIACEAE  
 PAPILIONACEAE  
 COMBRETACEAE  
 BURSERACEAE  
 STERCULIACEAE  
 SAPINDACEAE  
 SAPINDACEAE  
 CLUSIACEAE  
 BURSERACEAE  
 BURSERACEAE  
 BURSERACEAE  
 ULMACEAE  
 MELIACEAE  
 MORACEAE  
 ANNONACEAE  
 PAPILIONACEAE  
 MYRISTICACEAE  
 MYRISTICACEAE  
 CLUSIACEAE  
 VOCHYSIACEAE  
 VOCHYSIACEAE  
 ANNONACEAE  
 ANNONACEAE