

## SAISONNALITE ET DETERMINISME DU PIC DE FRUCTIFICATION EN FORET GUYANAISE

Daniel SABATIER

Laboratoire de Botanique, ORSTOM, B.P. 165, F 97323 Cayenne Cedex

L'étude des phénomènes saisonniers intéresse à plus d'un titre les biologistes, l'adaptation aux variations annuelles et/ou interannuelles des contraintes écologiques étant souvent la clé de nombreux problèmes biologiques ou évolutifs.

Les nombreuses données bibliographiques sur la phénologie des forêts tropicales (Schimper, 1903 ; Holttum, 1953 ; Kolmyer, 1959, 1960 ; Mc Clure, 1966 ; Medway, 1972 ; Putz, 1979, pour l'Asie ; Aubreville, 1938 ; Mensbruge, 1966 ; Bernhard-Reversat *et al.*, 1972 ; Burger, 1974 ; Alexandre, 1980 ; Lieberman, 1982, pour l'Afrique ; Spruce, 1908 ; Ducke et Black, 1953 ; Fournier et Salas, 1966 ; Snow, 1966 ; Janzen, 1967 ; Klinge *et al.*, 1968 ; Croat, 1969 ; Smythe, 1970 ; Nevling, 1971 ; Daubenmire, 1972 ; Frankie *et al.*, 1974 ; Jackson, 1978, 1981 ; Puig, 1979 ; Hilty, 1980 ; Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Foster, 1982 ; Sabatier et Puig, 1983, pour l'Amérique) confirment, à l'exception de Putz (*loc. cit.*), l'existence de rythmes saisonniers, y compris sous climats très constants comme en Colombie par exemple où la pluviométrie est, dans certaines régions, très élevée et sans grandes variations annuelles (Hilty, *loc. cit.*). Cependant, l'expression de cette saisonnalité n'en demeure pas moins très variable, tout particulièrement pour les fructifications. Pour les floraisons, il semble que l'amplitude saisonnière soit d'autant plus marquée que le climat est contrasté et que les maxima interviennent plutôt en saison sèche, sauf sous climat particulièrement sec (Burger, 1974, en Éthiopie). Pour les fructifications, les relations entre forêt sèche et fructification en saison sèche et forêt humide et fructification en saison pluvieuse ou petite saison sèche (Koelmeyer, 1959, 1960 ; Frankie *et al.*, 1974) s'accordent bien avec les observations faites en Guyane (Puig, 1979 ; Sabatier et Puig, 1983), mais ne sont pas confirmées par les résultats obtenus en Côte-d'Ivoire (Mensbruge, 1966 ; Bernhard-Reversat *et al.*, 1972 ; Alexandre, 1980) ou au Ghana (Lieberman, 1982) ; d'autres auteurs décrivent des comportements mixtes (Snow, 1966 à Trinidad ; Jackson, 1981 au Brésil ; Foster, 1982 à Barro Colorado).

Face à une telle diversité, il est très difficile de cerner les éventuels déterminismes qui concourent à l'établissement de ces rythmes saisonniers. Néanmoins, différentes hypothèses ont été émises, faisant référence à des facteurs d'ordre climatique ou biotique, ou à une combinaison des deux (Snow, 1966 ; Janzen, 1967 ; Frankie *et al.*, 1974).

L'hétérogénéité des résultats obtenus à ce jour, montre qu'il est nécessaire

de conduire de telles observations dans les zones forestières non encore étudiées à ce sujet. L'étude présentée ici a été réalisée en Guyane française, région où aucune étude détaillée sur la périodicité de la floraison et de la fructification en forêt primaire n'a encore été effectuée.

### SITE D'ETUDE

*Situation géographique* : La zone d'étude est située à 5° de latitude nord et 53° de longitude ouest (Fig. 1). Le site forestier qui a fait l'objet de ces investigations est inclus dans le périmètre concédé aux opérations du programme Ecerex (programme MAB Guyane, Sarailh, 1980). Ces terrains d'études sont situés au sud-ouest des savanes de Sinnamary, à une quinzaine de kilomètres environ à l'intérieur de la forêt.

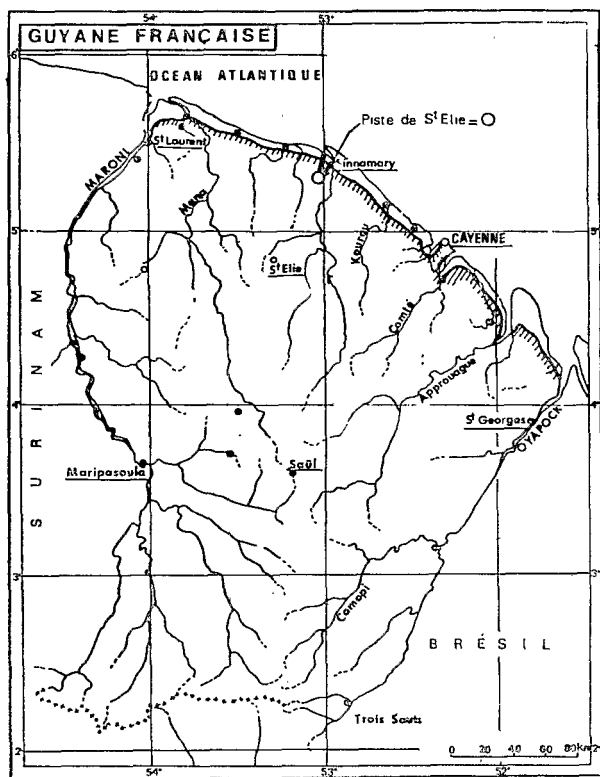


Figure 1. — Localisation du site d'étude.

*Climat* : De type tropical humide, le climat peut être analysé grâce aux relevés effectués par le CTFT depuis 1977 (Tableau I). Ces derniers permettent de mettre en évidence l'existence d'une grande saison sèche d'août à octobre, bien marquée chaque année, et d'une longue période pluvieuse de novembre à juillet, entrecoupée d'un épisode sec, le « petit été de mars » dont l'apparition

entre février et mai est aléatoire (Tableau I). La pluviométrie moyenne annuelle sur six ans est élevée (3 238 mm), de même que le nombre de journées de pluie (250 à 300).

TABLEAU I  
*Pluviométrie au km 16 de la Piste de Saint Elie de 1977 à 1982*  
*(données C.T.F.T.).*

Entre parenthèses, le nombre de jours de pluie est indiqué pour la période d'observation.

Mois Années	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Total
1977	139	225	227	536	667	271	306	195	147	80	140	535	3 470 mm
1978	310	241	210	294	339	342	293	330	167	94	89	601	3 310 mm
1979	250	157	521	604	360	324	324	202	76	14	99	311	3 242 mm
1980	330	28	332	440	636	497 (28)	276 (29)	124 (30)	42 (17)	113 (19)	126 (24)	245 (30)	3 190 mm
1981	310 (29)	432 (28)	68 (24)	376 (25)	452 (30)	370 (28)	281 (28)	127 (26)	28 (15)	89 (18)	101 (20)	414 (29)	3 050 mm
1982	267 (26)	342 (26)	437 (25)	479	672	323	185	91	50	26	159	134	3 165 mm

*Sols* : Dans cette zone, la roche mère est un schiste de la série de Bonidoro, les sols sont typiquement ferrallitiques et une forte proportion a évolué vers un drainage bloqué. Les sols à drainage vertical libre et ceux à drainage vertical bloqué y sont étroitement imbriqués avec passage fréquent de l'un à l'autre, d'après Boulet *et al.* (1979).

L'impact du type de drainage sur la végétation n'est pas négligeable. Les différences concernent l'enracinement (Humbel, 1978), le peuplement (Puig et Lescure, 1981 ; Lescure, 1981), la structure (Lescure, 1981) et l'accroissement diamétral (Prévost et Puig, 1981).

*Végétation* : La zone elle-même est, à l'exception des bords de piste et de quelques dizaines d'hectares de défrichements expérimentaux, constituée uniquement de forêt dense intacte.

D'après Lescure (1981), en ce qui concerne les ligneux érigés, 217,3 arbres à l'hectare ont une D.B.H. de plus de 20 cm. Ces arbres se répartissent en 45 familles dont trois seulement représentent ensemble plus de 60 % de l'effectif total. Ce sont, les Lécythidaceae (26,16 %), les Caesalpiniaceae (21,99 %) et les Chrysobalanaceae (12,02 %). Si l'on ajoute les Sapotaceae (8,79 %), Clusiaceae (3,33 %) et Burseraceae (3,08 %), on constate que six familles représentent à elles seules 75 % de l'effectif total du peuplement.

Si l'on tient compte des classes de diamètre inférieures à 20 cm (échantillonnage à partir de 5 cm), quatre familles dominent la composition floristique du sous-bois, à savoir les Violaceae, les Annonaceae, les Euphorbiaceae et les Myristicaceae (Puig *et al.*, 1981).

## CHOIX D'UNE METHODE

Les méthodes employées pour l'étude des phénomènes saisonniers en forêt sont très diverses :

- Observation directe de la végétation (Medway, 1972 ; Frankie *et al.*, 1974 ; Alexandre, 1980...).
- Compilation d'herbiers (Croat, 1969...).
- Relevés de collecteurs de litière (Bernhardt-Reversat *et al.*, 1972 ; Foster, 1982 ; Jackson, 1981...).
- Relevés de layons ratissés (Charles-Dominique *et al.*, 1981).

C'est en définitive ce dernier procédé qui a été retenu ; il permet en effet d'observer plus aisément et simultanément :

- 1) La saisonnalité des floraisons et fructifications au sein d'une phytocénose.
- 2) La phénologie de la reproduction de chaque espèce et de chaque individu présents sur le layon.

Les layons font 1 m de large environ ; ils s'étendaient sur 1 000 m du 19 juin 1980 au 18 mars 1981, puis ont été prolongés de 500 m jusqu'à la fin des observations, le 31 mars 1982.

L'échantillonnage réalisé sur un layon est du type transect ; lorsque celui-ci est long, comparé à la maille des variations pédologiques, floristiques et structurales, une part importante de l'hétérogénéité du milieu est interceptée. Cette condition étant réalisée, il n'a donc pas été tenu compte de ces variations pour décider de l'emplacement des layons ; nous avons simplement pris en compte la topographie qui doit être plane pour le bon fonctionnement de la méthode.

Il faut signaler enfin que les tracés des layons évitaient délibérément les bas-fonds inondables pour lesquels la technique de récolte n'est pas appropriée ; mais ces biotopes particuliers (sols hydromorphes) ne représentent que 10 % de la surface du secteur Ecerex (Lescure, *comm. pers.*).

Les relevés sont effectués avec une périodicité de deux semaines (période jugée suffisante pour la conservation des fruits). A chaque relevé, sont notés :

- La présence de fleurs au sol et les individus repérables en fleurs.
- La présence de fruits au sol et les individus repérables en fruits.
- La quantité de fruits et leur état (avortés, parasités, mûrs, consommés...).
- La présence et la quantité des graines.

Toutes ces productions sont localisées et des échantillons sont prélevés pour étude, collection, détermination et mesure des poids secs. Après chaque relevé, les layons sont ratissés pour faciliter la récolte suivante.

L'évaluation des biomasses de fruits produites est réalisée en tenant compte du nombre de fruits observés et du poids sec d'un échantillonnage de fruits entiers et sains, ce qui n'élimine qu'en partie les erreurs dues à l'action des consommateurs. On obtient tout de même un ordre de grandeur des productions.

Le délai de maturation (intervalle séparant la fécondation de la maturité) est estimé suivant la méthode de Ng (1974) : intervalle séparant le début de la floraison du début de la fructification, ou intervalle séparant les maxima d'intensité de l'une et l'autre.

## RESULTATS ET COMMENTAIRES

Dans l'analyse des résultats, deux cycles annuels seront pris en compte : le premier du 19 juin 1980 au 11 juin 1981, le second du 18 mars 1981 au 31 mars 1982. Ces deux cycles se chevauchent partiellement, ce qui ne gêne en rien leur comparaison, celle-ci est simplement moins significative de 25 %, puisque la partie commune des deux cycles est de trois mois. Au second cycle, les résultats obtenus sur 1 000 m et sur 1 500 m de layons ont été comparés. L'ensemble de ces comparaisons, dans le temps et dans l'espace, devrait permettre de tester la constance des résultats obtenus.

— *Taux de fertilité* : La proportion d'individus ayant mené à terme leur production de fruits n'a pu être calculée que pour les ligneux érigés, seul type biologique ayant fait l'objet d'un inventaire exhaustif ; ont été pris en compte tous les individus de plus de 2 cm de diamètre à 1,30 m dont la projection au sol interceptait le layon, soit 1 328 individus lors du premier cycle et 1 926 individus lors du second cycle. Les résultats sont donnés dans le tableau II.

TABLEAU II

*Taux de fertilité des ligneux érigés en fonction des classes de diamètre.*

Classes de D. B. H. en cm	2	15	30	45	60	> 75
	à 14,9	à 29,9	à 44,9	à 59,9	à 74,9	
% d'individus ayant fructifié au 1 <sup>er</sup> cycle annuel (1 000 m)	6,3	14,4	18,4	28,0	26,9	23,8
% d'individus ayant fructifié au 2 <sup>e</sup> cycle annuel (1 000 m)	8,6	32,2	38,7	50,0	42,3	47,6
% d'individus ayant fructifié au 2 <sup>e</sup> cycle annuel (1 500 m)	6,4	28,0	40,0	48,7	37,5	40,0
% d'individus ayant fructifié durant les 21 mois d'observation	8,2	30,0	42,0	50,0	42,5	40,0
% d'individus ayant fleuri au cours des 21 mois d'observation	12,2	38,0	53,3	69,7	55,0	65,7
Effectif sur 1 000 m	895	236	98	50	28	21
Effectif sur 1 500 m	1 286	339	150	76	40	35

Ce taux de fertilité est toujours faible. Sur l'ensemble des deux cycles moins de 50 % des arbres de D.B.H. supérieur à 45 cm (n = 151) ont fructifié. Les pourcentages décroissants vers les petites classes de diamètres sont bien évidemment liés à la présence d'individus immatures de plus en plus nombreux. Les taux ont été plus élevés lors du second cycle, ce dernier ayant été plus productif. Une telle hétérogénéité inter-annuelle a déjà été soulignée par Foster (1982) à Barro Colorado.

Notons que si une part importante des individus ayant fleuri n'ont pas fructifié, cela doit être attribué à l'avortement et au parasitisme d'une part, à la dioecie d'autre part. Plus de détails à ce sujet demanderaient une étude approfondie de la floraison et de la fécondation.

— *Saisonnalité de l'ensemble des espèces* : Il est apparu durant la période d'observation (juin 1980 - mars 1982) deux « pics » de floraisons et deux « pics » de fructifications (Fig. 2).

— Les floraisons furent plus abondantes en saison sèche, tout particulièrement lors du second cycle annuel. Pendant le premier, 76,5 % des espèces

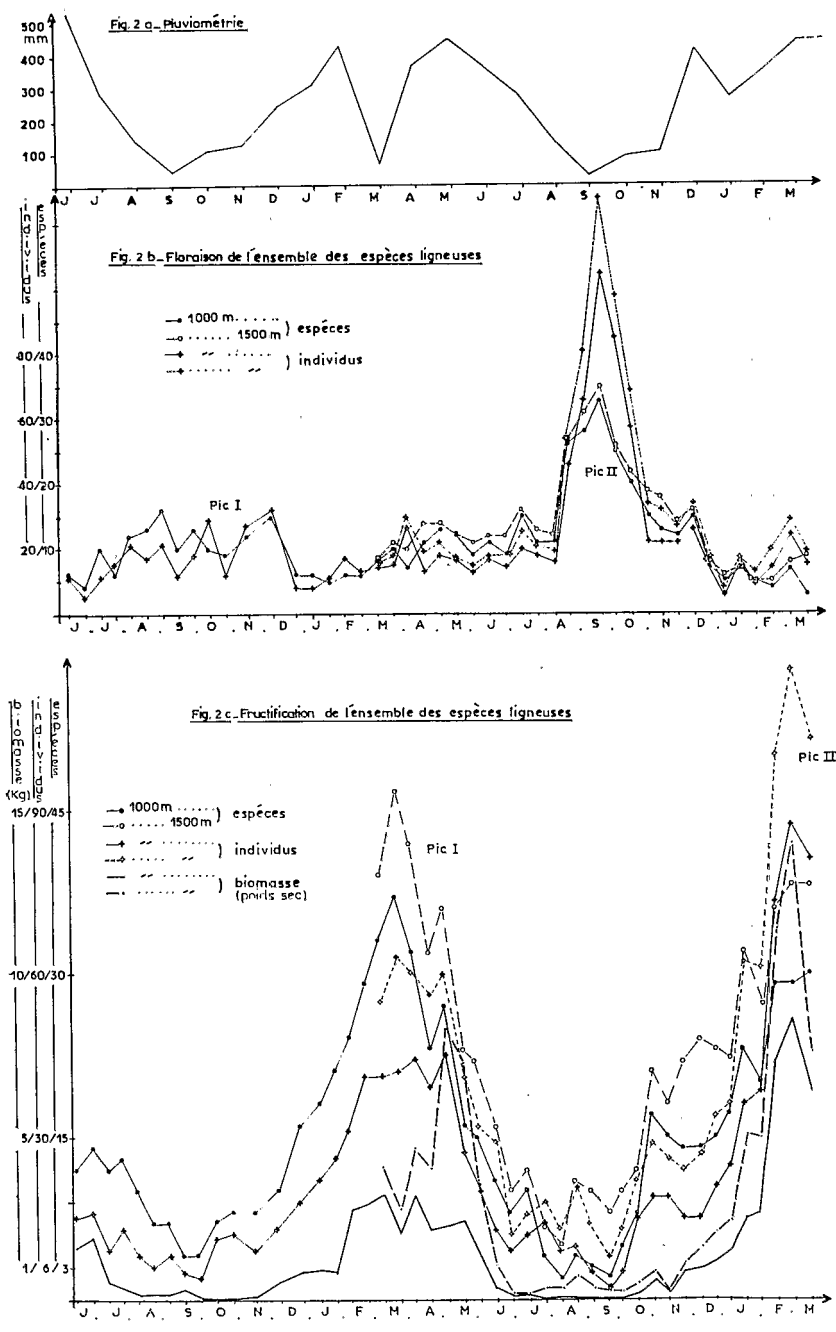


Figure 2. — a) Pluviométrie.  
 b) Floraison de l'ensemble des espèces ligneuses.  
 c) Fructification de l'ensemble des espèces ligneuses.

ayant fleuri ont eu des fleurs durant la période « sèche » (juillet 1980 - décembre 1980), contre 49,4 % durant la période la plus humide (janvier 1981 à juin 1981) (n = 31). Pendant le second cycle annuel, sur 1 500 m, 80 % des espèces ayant fleuri ont eu des fleurs durant la période la plus sèche (juillet à décembre 1981), contre 45,5 % pour les deux périodes plus humides de ce cycle (mars - juin 1981 et janvier - mars 1982) (n = 110).

— Les fructifications, par contre, furent bien plus abondantes en saison pluvieuse, avec un maximum centré sur le milieu de celle-ci. Pendant le premier cycle annuel, 86 % des espèces fertiles ont produit leurs fruits en saison pluvieuse, contre 48,8 % en saison sèche (n = 88). Pendant le second cycle, sur 1 500 m, les proportions furent analogues, 88 % des productions fruitières en saison pluvieuse, contre 40,9 % en saison sèche (n = 132).

Il existe donc bien en forêt guyanaise, comme dans la plupart des forêts tropicales étudiées à ce jour, un rythme saisonnier. L'irrégularité inter-annuelle déjà mentionnée se confirme ; elle se traduit pour les floraisons par une équitabilité plus faible au second cycle (le « pic » y étant nettement plus marqué) alors que pour les fructifications, seul un maximum plus fort au second cycle annuel, lié au taux de fertilité plus élevé tout au long de ce cycle, est notable (Figure 2 et Tableau III). On peut également remarquer, lors du second cycle annuel, une reprise plus précoce des fructifications, à mettre en parallèle avec un regain plus précoce des pluies.

TABLEAU III

*Équitabilité des distributions des productions de fleurs et de fruits pour l'ensemble des espèces.*

Distribution en :		1 000 m 1 <sup>er</sup> cycle annuel	1 000 m 2 <sup>e</sup> cycle annuel	1 500 m 2 <sup>e</sup> cycle annuel
FLORAISON	Nombre d'espèces	0,9811	0,9616	0,9610
	Nombre d'espèces	0,9496	0,9379	0,9583
FRUCTIFICATION	Nombre d'individus	0,9238	0,9090	0,9233
	Biomasse	0,8739	0,8042	0,8357

Si l'on compare floraisons et fructifications, on constate que l'amplitude des variations saisonnières est plus marquée pour les fructifications, ce qui se traduit par une équitabilité plus faible des distributions de ces dernières (Tableau III).

La saisonnalité semble donc plus marquée pour les fructifications. On pourrait supposer, et c'est ce qui est généralement admis (Alexandre, 1980) qu'une vague de fructification résulte d'une vague de floraison qui a eu lieu quelques mois plus tôt (l'intervalle correspondant au délai de maturation moyen). Les durées des fructifications étant pour la plupart des espèces plus longues que les durées de floraison (voir Annexe), un chevauchement plus grand des productions de fruits impliquerait une amplitude saisonnière automatiquement plus importante que celle des floraisons. Il n'y aurait donc là qu'un phéno-

mène passif. Or, on peut montrer (Fig. 3 a et b) <sup>(1)</sup> par l'analyse des délais de maturation en fonction des dates de floraison, que le processus ainsi décrit, bien qu'il existe incontestablement, n'est pas le seul en cause. En effet, à l'approche du « pic » de fructification, les délais de maturation sont de plus en plus courts, ce qui implique inéluctablement un regroupement des fructifications. Ce regroupement est souligné sur la figure 3 a, par les droites d'isomaturité (1) et (2) qui matérialisent les délais aboutissant à une production au moment des « pics » de fructification et les droites de régression (1') <sup>(2)</sup> et (2') <sup>(3)</sup> qui intègrent respectivement les nuages de points constitués par l'ensemble des floraisons des espèces arrivant à maturité au cours des « pics » I (décembre 1980 - juin 1981) et II (novembre 1981 - mars 1982). C'est lorsque (1') ou (2') sont confondues ou parallèles aux droites d'isomaturité (1) ou (2) que le raccourcissement des délais de maturation provoque le maximum de regroupement des productions de fruits. On remarquera que 1 et 1' ou 2 et 2' sont très proches. Le glissement vers des délais de maturation de plus en plus courts est très net si l'on étudie l'évolution du délais de maturation moyen au cours des périodes précédant les « pics » de fructification (Fig. 3 b). La saisonnalité des fructifications n'est donc pas un simple phénomène passif résultant de la saisonnalité des floraisons. En conséquence, et c'est là un fait remarquable, il peut se produire un « pic » saisonnier de fructification, même les années où la floraison n'accuse pas de variations saisonnières marquées. C'est en fait ce qui s'est produit au cours du premier cycle annuel d'observations (« Pic » I, Fig. 2 b et c) ; l'étude d'un plus grand nombre de cycles annuels permettrait de déterminer si ce phénomène est généralisable.

Pour les floraisons comme pour les fructifications, les courbes en nombre d'espèces et celles en nombre d'individus montrent un remarquable parallélisme, ce qui signifie que, dans l'ensemble, les espèces abondantes (celles qui influencent le plus cette courbe) ont des productions assez régulièrement réparties au cours du cycle annuel (Fig. 2 b et c).

Si l'on considère les biomasses produites, la saisonnalité de la fructification apparaît bien plus marquée (Fig. 2 c), ce qui se traduit par des équivalences plus faibles qu'en fonction du nombre d'espèces ou d'individus (Tableau III). Il est à remarquer également, au moment de la reprise des fructifications après la saison sèche, un retard des biomasses par rapport au nombre d'individus ou d'espèces (Fig. 2 c) ; par contre, les maxima sont généralement synchrones.

En biomasse, l'amplitude saisonnière évaluée est très importante. Bien qu'il ne faille considérer ces résultats que comme des ordres de grandeur, les écarts sont si importants qu'ils en deviennent significatifs.

Si l'on exprime en kg de matière sèche par hectare et par jour la moyenne des trois plus faibles et des trois plus fortes productions consécutives, cela donne :

(1) Pour éviter toute erreur grossière dans l'appréciation des délais de maturation les espèces à floraison très longue (> 2 mois) ne sont pas prises en compte.

(2) Etablie à partir de 52 espèces ; n = 94 (nombre de floraisons observées) ; r = 0,73.

(3) Etablie à partir de 69 espèces ; n = 209 (nombre de floraisons observées) ; r = 0,74.



- Premier cycle annuel : minimum 0,038 ; maximum 2,25.
- Deuxième cycle annuel (1 000 m) : minimum 0,013 ; maximum 5,33.
- Deuxième cycle annuel (1 500 m) : minimum 0,1 ; maximum 5,22.

Cette différence entre premier et deuxième cycle annuels était déjà très nette en nombre d'espèces dès la floraison.

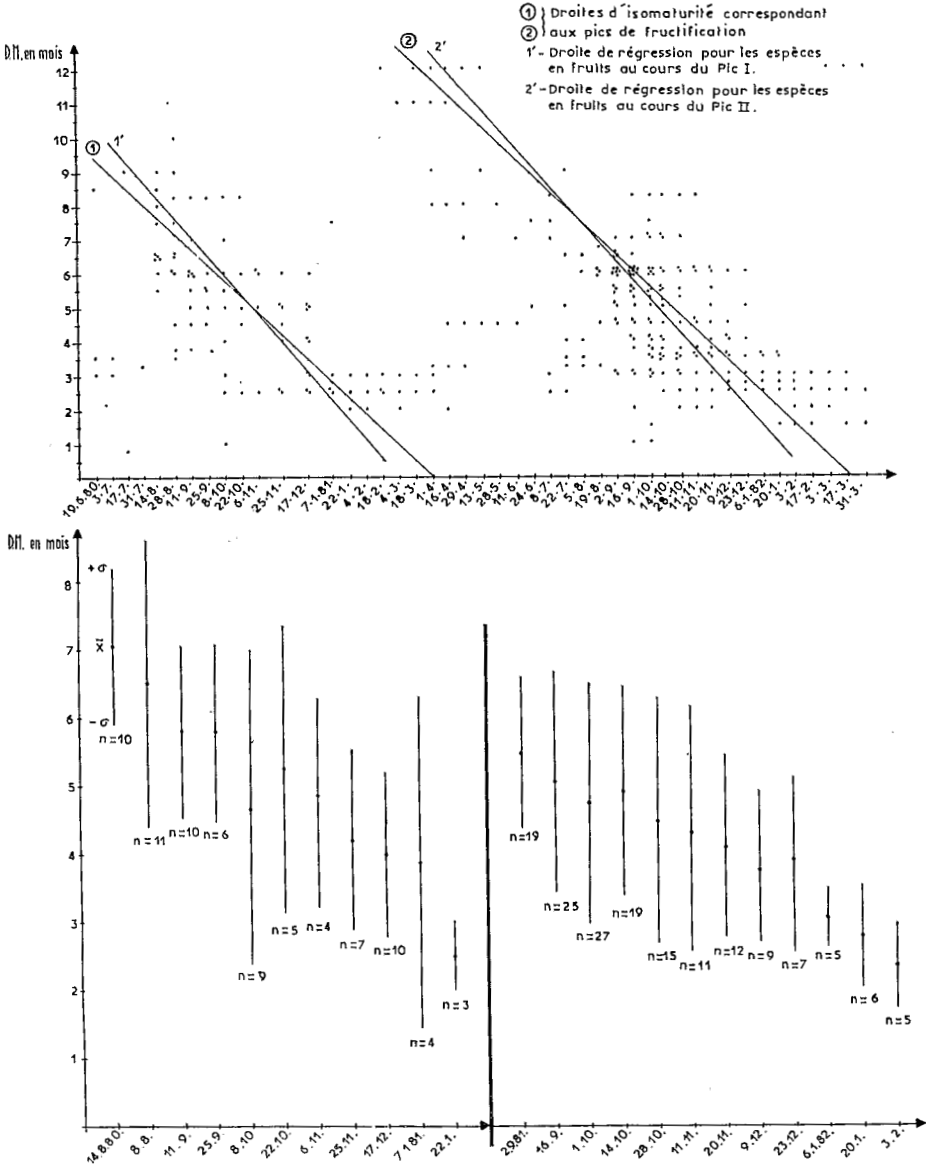


Figure 3. — Haut : Corrélation entre délai de maturation et date de floraison.  
Bas : Evolution du délai de maturation au cours des périodes précédant les pics de fructification.

### *Saisonnalité de la fructification et délais de germination*

Les délais de germination ont été évalués par semis en serre dans des conditions d'humidité et de température constantes et optimales ; c'est donc un délai potentiel qui fut mesuré (D.G.P.) (1). Cet échantillonnage est différent de celui des layons (1), pour lesquels nos données sur la germination sont partielles (voir Annexe).

On observe une majorité (56,9 %) d'espèces à germination rapide (D.G.P.  $\leq$  1 mois) ; les espèces à germination assez lente ( $1 < \text{D.G.P.} \leq 4$  mois) représentent 20,9 % et celles à germination très lente (D.G.P.  $> 4$  mois) 22,2 % (n = 167).

Si nous considérons ces trois catégories en fonction des périodes où elles produisent leurs fruits, on constate qu'il y a tout au long de l'année, des productions parmi les espèces à germination potentiellement rapide. Elles représentent 56,8 % (n = 146) des productions qui ont lieu durant la période pluvieuse (janvier à juin) et 51,6 % (n = 31) des productions en période plus sèche (juillet à décembre). Les espèces à germination assez lente représentent 18,5 % des productions de la période pluvieuse et 41,9 % des productions de la période plus sèche. Les proportions sont très nettement inversées dans le cas des espèces à germination très lente, respectivement 24,6 % et 6,5 %.

Ces résultats corroborent ceux de Garwood (1982) à Barro Colorado et, d'une manière générale, confirment l'existence d'une majorité d'espèces à germination rapide en forêt tropicale humide (Richards, 1952 ; Whitmore, 1975 ; Ng, 1978).

On peut remarquer que la production des fruits en saison pluvieuse est de nature à favoriser une germination rapide ; plusieurs avantages pour la plante peuvent, en effet, en découler :

— 1) Si les graines ne sont viables que très peu de temps, une germination rapide est obligatoire. On ignore quelle est la proportion des espèces se trouvant dans ce cas.

— 2) Une germination rapide en saison pluvieuse permet une bonne implantation des plantules avant la saison sèche.

— 3) De nombreuses graines sont soumises, même après leur dissémination à l'action des prédateurs (oiseaux terrestres, rongeurs...) ; un délai de germination court diminue donc l'impact de ces derniers sur le stock de graines disponibles.

### *Saisonnalité et type biologique*

Les ligneux érigés dicotylédones furent scindés en trois classes de diamètre : 2 à 29,9 cm, 30 à 59,9 cm et  $> 60$  cm ; le comportement des lianes et épiphytes ligneux fut également analysé.

D'une manière générale, il existe un comportement saisonnier, quelque soit le type biologique ; cependant celui-ci est moins marqué chez les ligneux érigés de faible diamètre, ainsi que chez les épiphytes ligneux (Fig. 4). L'amplitude saisonnière est maximale chez les grands arbres, avec notamment une

---

(1) Une grande partie des données utilisées ici sont dues à J.-J. de Granville (inédit).

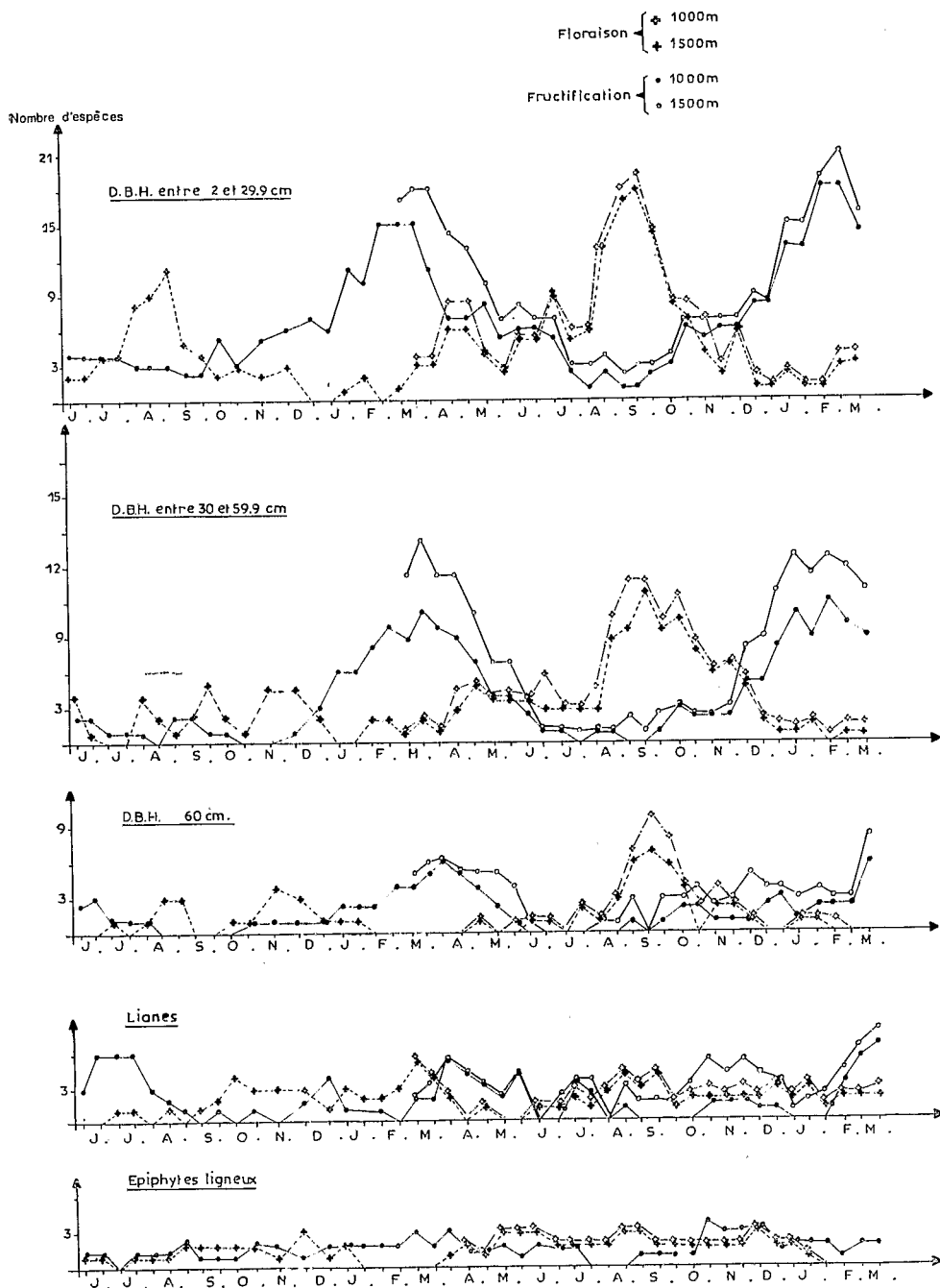


Figure 4. — Saisonnalité de la floraison et de la fructification et type biologique.

interruption prolongée des productions pour la classe D.B.H. > 60 cm. Tout se passe ici comme si l'exposition au macroclimat était l'un des facteurs de cette saisonnalité.

En forêt guyanaise, il n'existe aucun véritable asynchronisme entre types biologiques, tel que ceux entre arbres du sous-bois et de la voûte que décrivent Frankie *et al.* (1974) au Costa Rica ; Hilty (1980) en Colombie ou Foster (1982) à Barro Colorado.

### Saisonnalité de la fructification et type de dissémination

Quatre grands types de dissémination ont été retenus, de façon à disposer de catégories suffisamment échantillonnées (Fig. 5).

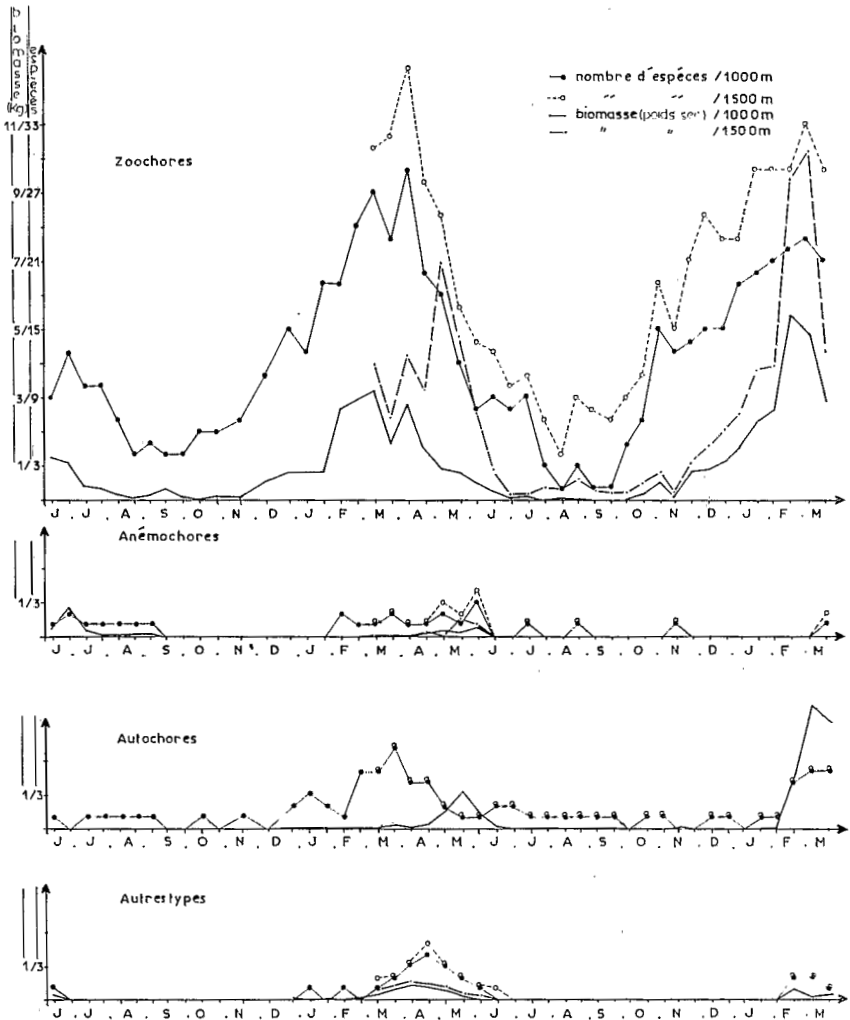


Figure 5. — Saisonnalité de la fructification et type de dissémination (ensemble des espèces).

Le type *zoochore*, assimilé ici aux espèces à fruits charnus et pulpeux, représente 83,4 % des espèces ayant fructifié sur les layons. Leur production est la seule à être continue tout au long de l'année, bien que toujours très saisonnière.

Il est curieux de constater que les espèces appartenant au type *anémochore* (6,8 % des espèces) ont leurs productions regroupées en saison pluvieuse, car c'est généralement en saison sèche qu'elles sont observées (Daubenmire, 1972 ; Frankie *et al.*, 1974 ; Alexandre, 1980 ; Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Foster, 1982 ; Jackson, 1981). Les diaspores ailées ou plumeuses semblent être peu adaptées aux conditions pluvieuses ; l'humidité diminue, en les alourdissant, leur capacité de dissémination. Cependant les fruits déhiscents à graines ailées peuvent être adaptés à une déhiscence rapide dès qu'apparaît un épisode plus sec au cours de la saison des pluies (ex. : *Aspidosperma album* ; Sabatier, 1983).

Le type *autochore* (4,9 % des espèces) a un comportement saisonnier assez peu marqué ; cela est dû aux espèces de sous-bois telles que *Sandwithia guianensis* (Euphorbiaceae) et *Rinorea* spp. (Violaceae) dont les productions sont éparées ou très étalées. Les deux seuls grands arbres appartenant à cette catégorie, *Eperua falcata* (Caesalpiniaceae) et *Hevea guianensis* (Euphorbiaceae) fructifient, eux, au cœur de la saison des pluies ; leurs fruits sont adaptés à une déhiscence brutale dès qu'apparaît un épisode sec. Les espèces du sous-bois semblent là encore moins saisonnières.

La dernière catégorie, « autre type de dissémination » (4,9 % des espèces) est caractérisée par ses fruits ni pulpeux ni charnus, généralement à grosses graines, tels que ceux du *Carapa procera* (Meliaceae). Les productions, très saisonnières, ont lieu exclusivement durant la saison des pluies et sont plutôt regroupées vers la fin du « pic » de fructification.

On peut remarquer que ces graines, très attractives pour les rongeurs, arrivent dans un contexte de ressources alimentaires pléthorique pour ces derniers, ce qui diminue leur impact de prédation et favorise chez certains (agoutis et acouchis) un comportement de mise en réserve (Morris, 1962) favorable à la dissémination. Nous rejoignons ici l'hypothèse de Smythe (1970) émise à propos de la distribution des productions de grosses graines à Barro Colorado, ainsi que la théorie de la satiation (Janzen, 1974). Le même raisonnement est également valable pour les types *anémochore* et *autochore*.

#### *Saisonnalité de la fructification et dimension des graines chez les fruits charnus et pulpeux :*

Seuls les fruits charnus ou pulpeux sont pris en compte ici afin que les variations liées à un mode de dissémination interfèrent le moins possible avec celles dues à la taille des unités de dissémination (u.d. ; Sabatier, 1983).

La taille des graines ou des unités de dissémination peut intervenir, de par le volume des réserves séminales, dans la vigueur de la germination (Howe *et al.*, 1982). ou la longévité des jeunes stades (Hallé *et al.*, 1978), mais pour les espèces *zoochores* elle peut être avant tout un élément important déterminant les potentialités de dissémination (Charles-Dominique *et al.*, 1981 ; Jackson, 1981). Pour caractériser la taille des u.d., la méthode utilisée par Jackson (1981), qui consiste à comparer les produits des deux plus grandes dimensions est reprise ici. Nous retiendrons deux catégories principales :

- petites et moyennes u.d. . .  $L \times l < 0,99 \text{ cm}^2$
- grandes et très grandes u.d.  $L \times l > 1 \text{ cm}^2$

La distribution des productions en nombre d'espèces pour ces deux catégories (Fig. 6) permet de mettre en évidence une nette différence de comportement :

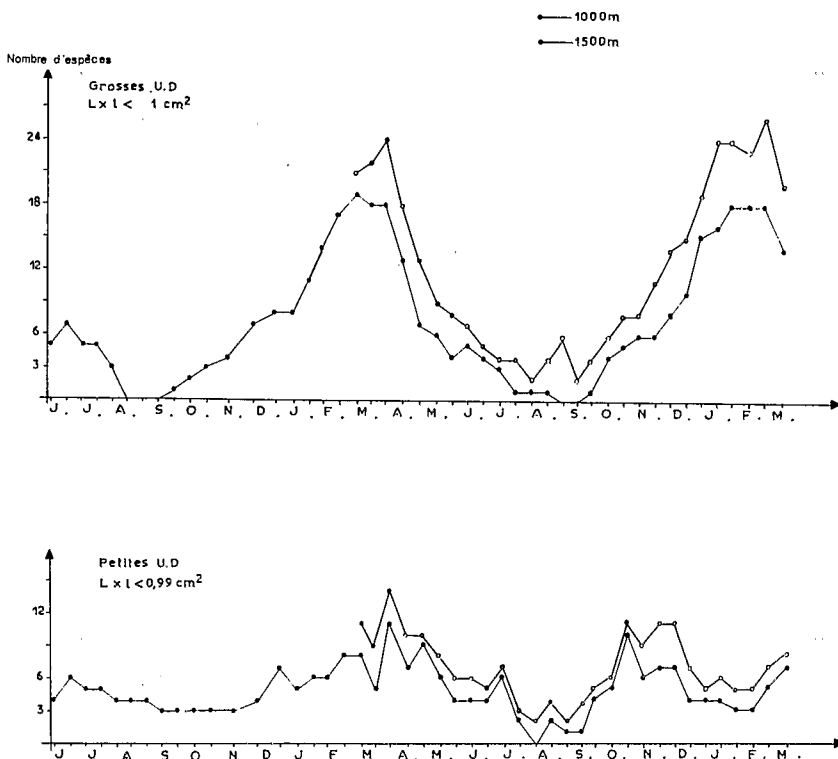


Figure 6. — Saisonnalité de la production de fruits charnus et pulpeux en fonction de la dimension de leurs unités de dissémination.  
(Sur le graphique du haut lire  $> 1 \text{ cm}^2$  et non  $< 1 \text{ cm}^2$ ).

les plus petites u.d. sont produites assez régulièrement (équivalités élevées, Tableau IV) ; les plus grosses accusent au contraire des pics saisonniers très marqués (équivalités plus faibles, Tableau IV). Cependant les rythmes saisonniers de ces deux catégories sont synchrones. Smythe (1970) à Barro Colorado a mis en évidence une relation du même ordre, relation que Foster (1982), utilisant le poids des graines comme critère de ségrégation, n'a pas retrouvé. Malgré une méthodologie discutable (Jackson, 1981), Smythe semble avoir mis en évidence une relation qui se confirme dans différentes forêts tropicales (Jackson, 1981 au Brésil et présente étude).

Un déterminisme biotique peut être évoqué ici comme l'ont fait de nombreux auteurs à la suite de Smythe (1970). Les espèces pionnières caractérisées par la petite taille de leurs graines (Prévost, 1983) et qui en forêt ne germent souvent qu'après une longue dormance (constitution d'une « banque de graines » dans le sol, Aubreville, 1947 ; Budowski, 1961 ; Prévost, 1981), peuvent béné-

TABLEAU IV

*Équitabilité des distributions des productions de fruits charnus et pulpeux en fonction de la dimension de leurs unités de dissémination.*

Dimension L × l en cm	1 000 m 1 <sup>er</sup> cycle annuel	1 500 m 1 <sup>er</sup> cycle annuel	1 500 m 2 <sup>o</sup> cycle annuel
> 1 cm <sup>2</sup>	0,8947	0,8990	0,9375
< 0,99 cm <sup>2</sup>	0,9782	0,9521	0,9722

ficier d'un étalement de leurs productions qui, en diminuant la compétition pour les agents disséminateurs, favorise une meilleure dissémination. Les résultats de Charles-Dominique *et al.*, 1981, concernant une vieille forêt secondaire guyanaise, constituée d'espèces pionnières et postpionnières, montre que les productions de fruits sont plus étalées qu'en forêt primaire, tout en demeurant nettement saisonnières.

*Saisonnalité de la fructification en fonction de l'abondance des individus en fruits :*

Nous avons retenu trois catégories d'abondance en fonction du nombre d'individus de la même espèce ayant produit simultanément des fruits à une quelconque période. (1) Un seul individu sur l'ensemble des layons ; (2) deux, trois ou quatre individus sur l'ensemble des layons, et (3) cinq individus sur cette même surface.

Ces catégories permettent de distinguer, parmi les espèces suivies, trois groupes d'effectifs différents, dont chacun comporte une majorité d'espèces zoochores (80 % minimum). Les arbustes du sous-bois, fertiles bien avant 2 cm de D.B.H., pour lesquels peu d'individus ont été suivis, ont été éliminés (ex. : *Heisteria cauliflora*, Olacaceae et *Paypayrola guianensis*, Violaceae). Les graphes des productions en nombre d'espèces en fonction des abondances diffèrent assez peu (Fig. 7), montrant un rythme saisonnier classique. Toutefois, l'analyse des équitabilités de ces distributions (Tableau V), fait ressortir une grande variabilité des comportements. La saisonnalité de la catégorie « abondance moyenne » est plus marquée (équitabilité plus faible) que celle des deux autres catégories. La répétitivité du phénomène pour les différents cas d'échantillonnage tend à prouver sa constance.

TABLEAU V

*Corrélation entre abondance des individus fertiles et équitabilité de la fructification.*

Abondance : nombre d'individus fertiles par espèce	1	2 - 3 - 4	≥ 5
1 000 m 1 <sup>er</sup> cycle annuel	0,9289	0,9139	0,9392
1 000 m 2 <sup>o</sup> cycle annuel	0,9202	0,8946	0,9166
1 500 m 2 <sup>o</sup> cycle annuel	0,9491	0,9086	0,9584
Nombre total d'espèces	67	41	24

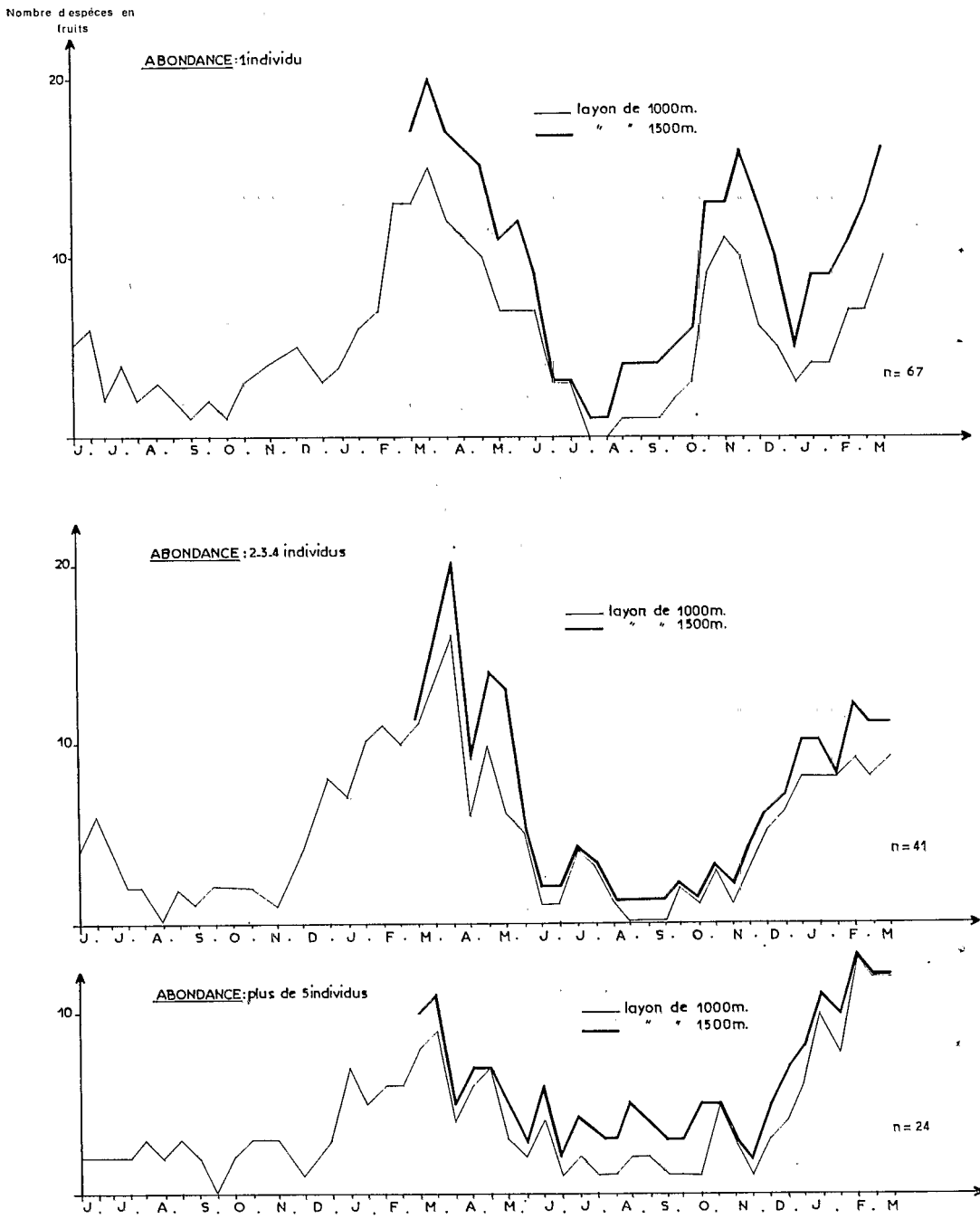


Figure 7. — Saisonnalité de la fructification en fonction de l'abondance des individus en fruits.



Une telle variation de comportement en fonction de l'abondance ne peut être expliquée que par un déterminisme biotique. En effet, le climat et/ou le sol ne sauraient avoir un impact différent sur les populations végétales en fonction de leur densité ou de celle des individus fertiles.

Il est possible de faire appel à deux théories pour interpréter ce phénomène :

1) La théorie de la « satiation » (Janzen, 1974), permet de penser que les espèces dont la population fertile est importante durant une période donnée, saturent elles-mêmes la capacité de destruction des prédateurs par une « production en masse monospécifique » (littéralement le terme de *mast fruiting* employé par Janzen peut être traduit par glandée). De ce fait, les pressions sélectives qui favorisent un regroupement des fructifications de plusieurs espèces, c'est-à-dire une « production en masse plurispécifique », seraient plus faibles que chez les espèces moins abondantes. Charles-Dominique *et al.* (1981) donnent un exemple illustrant cette théorie de la « satiation » : « Les rares productions d'*Inga*, désynchronisées de celles des autres individus de l'espèce, furent entièrement détruites par les coendous, rongeurs arboricoles destructeurs de graines, alors que les productions des individus synchrones eurent beaucoup moins à souffrir de l'action de ces prédateurs. » Il faut mentionner en outre que cette production des individus synchrones s'est effectuée de mars à juin, ce qui correspond précisément au « pic » général de fructification observé par Charles-Dominique *et al.* Ce phénomène de satiation est aisé à admettre à l'échelle monospécifique en fonction de prédateurs spécialistes, mais il doit également être valable à l'échelle plurispécifique pour des prédateurs généralistes du type rongeurs, perroquets, etc.

2) Vandermeer (1974), montre qu'un isolement relatif dans l'espace fournit une certaine protection envers les insectes prédateurs de graines. En période de moindre abondance, la densité des arbres en fruits est faible ; ceux-ci bénéficient donc d'une relative protection contre les prédateurs généralistes. Ainsi, pour les espèces dont les individus en fruits sont « peu abondants », les pressions sélectives en faveur d'une production en masse plurispécifique seraient-elles là encore plus faibles que chez les autres espèces.

C'est donc une abondance moyenne qui « bénéficierait » le moins de l'une ou l'autre de ces « protections », et en conséquence, c'est sur cette catégorie d'espèces que s'exerceraient le plus intensément les pressions sélectives en faveur d'une production en masse plurispécifique.

On peut donc penser que ces différences de comportement des espèces végétales en fonction de la densité de leurs individus fertiles ont pu s'établir au cours d'un processus co-évolutif, en fonction de pressions sélectives exercées par les espèces prédatrices généralistes, qui induisent plus ou moins intensément un regroupement des productions plurispécifiques, phénomène minimisant la pression exercée par ces prédateurs.

#### *Comportements particuliers :*

##### — Production en masse :

Le comportement de production en masse plurispécifique qui vient d'être évoqué peut être illustré par nos observations sur les Lecythidaceae des genres *Eschweilera* et *Lecythis*. Huit espèces appartenant à ces deux genres ont pro-

duit simultanément leurs fruits durant les mois de février et mars 1982 (cf. Fig. 8 a). Les individus de chaque espèce ayant eux-mêmes des productions synchrones, c'est au total 61 arbres qui ont fructifié simultanément sur les layons. Les fruits de ces huit espèces sont remarquablement uniformes, grosses graines riches en réserves (catégorie III, voir Annexe) munies d'un funicule charnu et libérées par la déhiscence d'un opercule. Nous avons ici un phénomène comparable à ce qui a été décrit en Asie chez les Dipterocarpaceae (Janzen, 1974 ; Ng, 1977). La conséquence d'une telle production en masse est notamment une saturation des consommateurs (satiating de Janzen). La relative protection dont jouiraient les graines de ces espèces pourrait être un facteur sélectif important.

#### Relais :

Divers auteurs ont montré que les productions de plusieurs espèces intéressant un même consommateur disséminateur (Snow, 1966 ; Hilty, 1980 ; Charles-Dominique *et al.*, 1981) ou pollinisateur (Stiles, 1975) ont très souvent leurs productions échelonnées dans le temps avec un minimum de chevauchements ou de lacunes. Parmi les fructifications observées sur la piste de Saint Elie, celles des Chrysobalanaceae cheiroptérochores semblent s'être organisées suivant un système de relais. Durant le second cycle, huit espèces (Fig. 8 b) ont produit leurs fruits de façon échelonnée sur une période de neuf mois. Les noyaux disséminés par les chauves-souris sur les layons ont permis de suivre la consommation de ces fruits. Celle-ci s'organise également en une série du type relais (Fig. 8 b) comparable à celle des productions des quelques individus observés sur les layons. Les cheiroptères prospectant une population végétale bien plus importante que celle des layons, cela tend à confirmer l'existence du phénomène. La plupart des espèces ayant fleuri en même temps (Fig. 8 b), on peut penser qu'elles sont sensibles à un même stimulus — donc que le phénomène est bien réel et traduit un échelonnement des délais de maturation. Il est curieux de constater que le processus ne s'est produit que durant le second cycle annuel, les Chrysobalanaceae n'ayant pratiquement pas produit de fruits pendant le premier cycle. Ceci amène à penser que le déterminisme du phénomène ne serait pas ici identique à celui proposé par Snow (1966) ou par Charles-Dominique *et al.* (1981), à savoir une maximisation des potentialités de dissémination due au maintien d'une population importante de consommateurs-disséminateurs, mais plutôt à une compétition interspécifique pour un même agent disséminateur dont la population se maintient grâce à un certain éclectisme alimentaire. Croat (1975) a proposé un déterminisme analogue pour la désynchronisation des productions de deux espèces du genre *Spondias* (Anacardiaceae) à Barro Colorado.

#### REMARQUES ET CONCLUSIONS

Comme le remarque Foster (1982) à Barro Colorado, la durée du délai de maturation n'est pas uniquement fonction de la taille des fruits. Nous avons vu qu'en forêt guyanaise cette durée est largement corrélée à l'échelle pluri-spécifique avec la date de floraison. C'est la première fois qu'un tel processus est mis en évidence, mais il est probablement présent dans d'autres forêts. Ainsi, Hilty (1980) en Colombie et Foster (1982) à Barro Colorado signalent deux « pics » de fructification au cours d'un cycle annuel, l'un consécutif à une floraison très regroupée, l'autre au contraire à une floraison très étalée (tou-

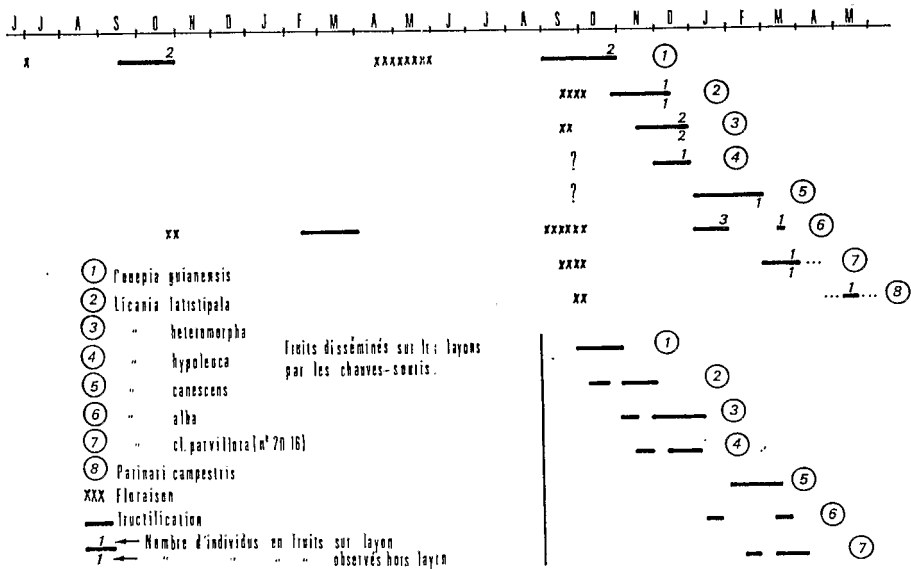
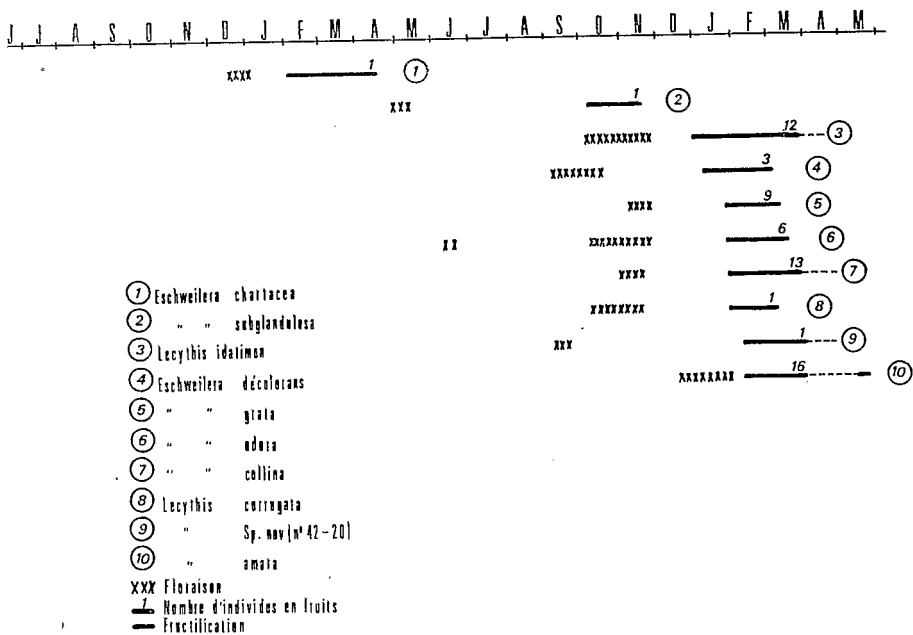


Figure 8. — En haut : Floraison-fructification des Lecythidaceae en forêt guyanaise (Piste de Saint Elie, juin 80-mai 82).

En bas : Floraison-fructification des Chrysobalanaceae dont les fruits sont consommés par les Chéiroptères en forêt guyanaise (Piste de Saint Elie, juin 80-mai 82).

jours à l'échelle plurispécifique). Il est fort probable qu'il y ait eu, pour ce second « pic », un regroupement des productions par réduction des délais de maturation, comme dans notre cas.

En forêt guyanaise, tout se passe donc comme si des pressions sélectives favorisaient la production des fruits, et donc des graines, au cours de la saison pluvieuse par le biais d'un ajustement des délais de maturation en fonction de l'époque de floraison. Une majorité d'espèces étant à germination rapide (56.9 %), une adaptation aux meilleures conditions de germination semble probable. D'autre part, la production fruitière représente un investissement énergétique important pour la plante, qui se fait forcément au détriment de la croissance végétative. L'antagonisme entre production sexuée et asexuée est souvent évoqué (Harper, 1977 ; Janzen, 1974) mais est en définitive peu étudié. Le processus menant à la fructification pourrait se dérouler durant la période la moins favorable à la croissance et au développement végétatif (saison sèche ou saison pluvieuse suivant le cas). Or à l'échelle de la phytocénose, production de bois et de fruits sont déphasées en Côte-d'Ivoire (Bernhardt-Reversat *et al.*, 1972) alors qu'elles sont simultanées en Guyane (Prévost et Puig, 1981 ; présente étude). S'il y a compétition entre croissance végétative et production de diaspores, il faut donc admettre que les modalités en sont différentes dans l'une et l'autre de ces forêts. Enfin, l'effet de pressions sélectives de type biotique agissant sur le rythme saisonnier de la fructification ne saurait être écarté. Les différences de comportement observées en fonction des types biologiques, des types de dissémination et de l'abondance des individus fertiles militent, en effet, en faveur de ces dernières.

Nous avons également évoqué les phénomènes de relais et de production en masse : le pic de fructification pourrait être l'expression d'une production en masse à l'échelle de la phytocénose, le processus de satiation l'emportant sur celui de relais. Il est à noter que certaines adaptations des consommateurs-disséminateurs rendent accessoire l'existence de relais pour le maintien à un niveau élevé de leurs populations. C'est le cas de la modification du régime alimentaire au cours du cycle annuel (Hladik *et al.*, 1971 ; Roosmalen, 1980 ; Charles-Dominique *et al.*, 1981), de la migration (Howe *et al.*, 1979 ; Greenberg, 1981) et de la consommation de fruits immatures (Foster, 1977).

La comparaison entre forêt primaire (présente étude) et forêt secondaire (Charles-Dominique *et al.*, 1981) en Guyane montre que l'amplitude des variations saisonnières est plus faible en forêt secondaire qu'en forêt primaire (Sabatier, 1983). Cette différence entre types forestiers peut s'expliquer là encore par des facteurs biotiques. En effet, les espèces pionnières et post-pionnières qui constituent la forêt secondaire ont une stratégie de population du type nomade (Van Steenis, 1956) dont le corollaire est une dissémination très efficace. L'étalement maximum des productions de ces espèces, qui sont en majorité zoochores (72 % pour l'étude de Charles-Dominique *et al.*, 93 % pour les espèces étudiées par Prévost, 1983), va dans le sens de cette plus grande efficacité (Snow, 1966 ; Croat, 1975 ; Charles-Dominique *et al.*, 1981).

En définitive, c'est certainement un complexe de facteurs biotiques et abiotiques qui préside à l'établissement des rythmes saisonniers de fructification et de floraison. Il n'est donc pas étonnant de trouver de grandes différences de comportement suivant la zone géographique considérée. Des recherches dans le domaine de la compétition entre croissance végétative et production de diaspores permettraient également d'aller plus loin dans la compréhension des phénomènes saisonniers et des rythmes phénologiques en forêt tropicale.

## SUMMARY

The phenology of flowering and fruiting of trees was studied from June 1980 to the end of March 1982 in the lowland rain forest of Piste Saint Elie, French Guiana. All flowering and fruiting trees over 2 cm DBH overhanging a trail 1000 to 1500 m long and 1 m wide were noted every second week, and all flowers and fruits which fell on the trail were collected and weighed. The following results were obtained :

Fertility was always low, less than 50 % of the trees over 45 cm DBH bearing fruit during the two yearly cycles. Fertility also varied from one year to the next, being higher during the second yearly cycle. However, some trees which flowered normally never bore fruit.

Most tree species (from 76 to 80 %, depending on the year) flowered during the « dry » season and bore fruit during the rainy season (86 to 88 %). The seeds of most of the species (56 %) germinated in less than one month in experimental conditions, and 22,2 % in more than 4 months.

Seasonality in reproduction occurred in all species of dicotyledonous trees, whatever their size or age (from 2 to > 60 cm DBH). It was far less marked in understorey trees, epiphytes and woody lianas. Seasonality in fruiting was particularly marked among species bearing fleshy fruits disseminated by animals, although some were produced at any time of the year. Seasonality was also marked among wind-dispersed and autochorous tree species. Among trees bearing fleshy fruits, those with the larger seeds were much more seasonal than those with smaller seeds. Finally, the species which were moderately abundant on the sampling transect were more seasonal than both the scarcer and the most abundant ones. Mast fruiting was observed in 8 species of *Eschweilera* and *Lecythis* (Lecythidaceae). In the rain forest studied, the fruiting peak mostly results, at the species level, from the adjustment of the maturation period to the flowering time.

Biotic factors undoubtedly play an important role in determining fruiting peaks at the community level.

## REMERCIEMENTS

Hubert de Foresta, Jean-Paul Lescure, Marie-Françoise Prévost et Bernard Riera m'ont particulièrement aidé dans la réalisation de cette étude en assurant la continuité des observations durant mon absence, Jean-Jacques de Granville m'a permis d'utiliser certaines de ses données originales ; qu'ils soient tous ici remerciés.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE, D.Y. (1980). — Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte-d'Ivoire. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 34 : 335-359.
- AUBREVILLE, A. (1938). — La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique Occidentale Française. *Ann. Acad. Sci. Colon.*, 9 : 1-245.
- AUBREVILLE, A. (1947). — Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. *Bois et forêts des tropiques*, 2 : 24-35.
- BOULET, A., BRUGIÈRE, J.M. et HUMBEL, F.X. (1979). — Relation entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale. *Sciences du sol. Bull. A.F.E.S.*, 1 : 3-18.

- BUDOWSKI, G. (1961). — *Studies on forest succession in Costa-Rica and Panama*. Ph. D. Thesis. Yale University, New-Haven, 189 pp.
- BURGER, W.C. (1974). — Flowering periodicity at four altitudinal levels in eastern Ethiopia. *Biotropica*, 6 : 38-42.
- BERNHARD-REVERSAT, F. HUTTEL, C. & LEMÉE, G. (1972). — Some aspects of the seasonal ecological periodicity and plant activity in an evergreen rain-forest of the Ivory Coast. In : P.M. Golley and F.B. Golley (Editors), *Tropical ecology with an emphasis on organic production*. University of Georgia, Athens : 217-234.
- \* CROAT, T.B. (1969). — Seasonal flowering behavior in central Panama. *Ann. Miss. Bot. Gdn.*, 56 : 295-307.
- CROAT, T.B. (1975). — A case for selection for delayed fruit maturation in *Spondias* (Anacardiaceae). *Biotropica*, 6 : 135-137.
- DAUBENMIRE, R. (1972). — Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in North-Western Costa Rica. *J. Ecol.*, 60 : 147-170.
- DUCKE, A. & BLACK, G.A. (1953). — Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. *An. Acad. bras. Cienc.*, 25 : 1-46.
- FOSTER, M.S. (1977). — Ecological and nutritional effects of food scarcity on a tropical frugivorous bird and its fruit source. *Ecology*, 58 : 73-85.
- FOSTER, R.B. (1982). — The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado island. In : E.G. Leigh Jr., A.S. Rand and D.M. Windsor (Editors). *The ecology of a tropical Forest*: Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. : 151-172.
- FOURNIER, L.A. & SALAS S. (1966). — Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colon. *Rev. Biol. trop.*, 14 : 75-85.
- FRANKIE, G.W., BAKER, H.G. & OPLER, P.A. (1974). — Comparative phenological studies of trees in tropical lowland wet and dry forest sites of Costa Rica. *J. Ecol.*, 62 : 881-919.
- GREENBERG, R. (1981). — Frugivory in some migrant tropical forest wood wablers. *Biotropica*, 13 : 215-223.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.P. (1978). — *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg and New York, xvii et 441 pp.
- HARPER, J.L. (1977). — *Population biology of plants*. Academic Press, London, New York & San Francisco, xxiv et 892 pp.
- HILTY, S.L. (1980). — Flowering and fruiting in a premontane rain-forest in Pacific Columbia. *Biotropica*, 12 : 292-306.
- HLADIK, A., HLADIK, C.M., BOUSSET J., VALDEBOUZE P., VIROBEN, G. et DELFORT-LAVAL J. (1971). — Le régime alimentaire des primates de l'île de Barro-Colorado (Panama). Résultats des analyses quantitatives. *Folia primatologica*, 16 : 85-122.
- HOLTUM, R.E. (1940). — Periodic leaf change and flowering and fruiting of trees in Singapore. *Gardens Bull., Singapore*, 11 : 119-175.
- HOWE, H.F. & SMALLWOOD, J. (1982). — Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13 : 201-228.
- HUMBEL, F.X. (1978). — Caractérisation, par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, des sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. *Sciences du sol, Bull. A.F.E.S.*, n° 2 : 83-93.
- JACKSON, J.F. (1978). — Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica*, 10 : 38-42.
- JACKSON, J.F. (1981). — Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica*, 13 : 121-130.
- JANZEN, D.H. (1967). — Synchronisation of sexual reproduction of trees within the dry season in central America. *Evolution*, 21 : 620-637.
- JANZEN, D.H. (1969). — Seed eaters versus seed-size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23 : 1-27.
- JANZEN, D.H. (1974). — Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6 : 69-103.
- KLINGE, H. and RODRIGUEZ, W.A. (1968). — Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. Part. I. *Amazoniana*, 1 : 287-302.

- KOELMEYER, K.O. (1959). — Flowering in the principal forest communities of Ceylon. *Ceylon Forester*, 4, (2) : 157-169.
- KOELMEYER, K.O. (1960). — The periodicity of leaf change and flowering in the principal forest communities of Ceylon. *Ceylon forester*, 4, (4) : 308-364.
- LESCURE, J.P. (1981). — La végétation et la flore dans la région de la piste de Saint Elie. *Bulletin de Liaison du groupe de travail sur l'Ecosystème Forestier Guyanaïs (ECEREX)*, 3 : 4-24.
- LIEBERMAN, D. (1982). — Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. Ecol.*, 70 : 791-806.
- Mac CLURE, H.E. (1966). — Flowering, fruiting, and animals in the canopy of a tropical rain forest. *Malayan Forester*, 29 : 182-203.
- MEDWAY, Lord (1972). — Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc. London*, 4 : 117-146.
- MENSBRUGE, G. de la (1966). — La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte-d'Ivoire. *Publication du C.T.F.T.*, 26, 389 pp.
- MORRIS, D. (1962). — The behaviour of the Green Acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatter hoarding. *Proc. Zool. Soc. London*, 139 : 701-732.
- NEVLING, L.I. Jr. — The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 16 : The flowering cycle and an interpretation of its seasonality. *J. Arnold Arbor.*, 52 : 586-613.
- NG, F.S.P. (1977). — Gregarious flowering of Dipterocarpaceae in Kepong, 1976. *Malayan Forester*, 40 : 126-137.
- NG, F.S.P. and LOH, H.S. (1974). — Flowering to fruiting periods of Malaysian trees. *Malayan Forester*, 37 : 127-132.
- PRÉVOST, M.F. (1981). — Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de la forêt primaire en Guyane. *Turrialba*, 31 : 121-127.
- PRÉVOST, M.F. (1983). — Les fruits et graines des espèces végétales pionnières de Guyane française. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 38 : 121-145.
- PRÉVOST, M.F. et 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. Adansonia*, 2 : 147-171.
- PUIG, H. (1979). — Production de litière en forêt guyanaise : résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 115 : 338-346.
- PUIG, H. et LESCURE, J.P. (1981). — Etude de la variabilité floristique dans la région de la piste de Saint Elie. *Bulletin de liaison du Groupe de travail sur l'Ecosystème Forestier Guyanaïs (ECEREX)*, 3 : 26-29.
- PUTZ, F.C. (1979). — Aseasonality in Malaysian tree phenology. *Malaysian Forester*, 42 : 1-24.
- ROOSMALEN, M.G.M. Van (1980). — *Habitat preferences, diet, feeding strategy and social organization of the Black spider monkey (Ateles paniscus Linnaeus 1758) in Surinam*. Ph. D. Thesis, Agricultural University, Wageningen, Hollande, 175 pp.
- SABATIER, D. (1983). — *Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses*. Thèse de Doctorat 3<sup>e</sup> cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 338 pp.
- SABATIER, D. et PUIG, H. (1985). — Phénologie et saisonnalité de la floraison et de la fructification en forêt dense guyanaise. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, sous presse.
- SARRAILH, J.M. (1980). — L'écosystème forestier guyanaïs. Etude écologique de son évolution sous l'effet des transformations en vue de sa mise en valeur. *Bois et forêts des Tropiques*, 189 : 31-36.
- SCHIMPER, A.F.W. (1903). — *Plant geography upon a physiological basis* (Translated by W.R. Fisher), Oxford. (Edited by P. Groom et I.B. Balfour). Clarendon Press, 839 pp.
- SMYTHE, N. (1970). — Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Amer. Natur.*, 104 : 25-36.
- SNOW, D.W. (1966). — A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in a tropical forest. *Oikos*, 15 : 274-281.

- SPRUCE, R. (1908). — *Notes of a Botanist on the Amazon and Andes*. (Edited by A.R. Wallace). Macmillan, London. (1970 Reprint, Johnson Reprint Corporation, New York, 2 volumes, LII et 518 pp. ; XII et 542 pp.
- STILES, F.G. (1975). — Temporal organisation of flowering among the hummingbird food plants of a tropical wet forest. *Biotropica*, 10 : 194-210.
- VANDERMEER, J.H. (1974). — Relative isolation and seed predation in *Calliandra grandiflora*, a Mimosaceous legume from the highland of Guatemala. *Biotropica*, 6 : 267-268.
- VAN STEENIS, C.G.G.J. (1956). — Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types : the biological nomad theory. In : *Study of tropical vegetation : Proceedings of the Kandy Symposium*, UNESCO, Paris, 212-215.

Addendum

- \* CHARLES-DOMINIQUE (P.), ATRAMENTOWICZ (M.), CHARLES-DOMINIQUE (M.), GERARD (H.), HLADIK (A.), HLADIK (C.M.), PREWOST (M.F.) - 1981 - Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise : Inter-relations plantes-animaux. *Terre et Vie*. 35 : 341 - 435.



## ANNEXE

*Floraison - Fructification* : Les mois au cours desquels a eu lieu une production sont indiqués dans l'ordre suivant : juin à décembre 1980 / janvier à décembre 1981 / janvier à mars 1982. Un tiret indique qu'aucune production n'a été observée.

*Délais de germination* : (Données dues en grande partie à J.J. de Granville, Centre ORSTOM de Cayenne). I : délai court ; inférieur à 1 mois. II : délai assez long : entre 1 et 4 mois. III : délai très long ; supérieur à 4 mois.

*Type biologique* : A : arbre de la voûte ; Am : arbre moyen ; As : arbuste ou petit arbre ; L : liane ; E : épiphyte ligneux.

*Type de dissémination* : A : autochore ; An : anémochore ; Z : zoochore (fruits pulpeux ou charnus) ; D : autre type.

*Dimension des unités de dissémination* (les U.D. ailées ne sont pas classées) : classe I :  $L \times l < 0,09 \text{ cm}^2$  ; classe II :  $0,1 < L \times l < 0,99 \text{ cm}^2$  ; classe III :  $1,0 < L \times l < 9,99 \text{ cm}^2$  ; classe IV :  $L \times l > 10 \text{ cm}^2$ .

*Effectif* : n indique le nombre total d'individus en fleurs et/ou en fruits au cours de la période d'observation.

*Références* : Les échantillons sont déposés à la carpothèque du centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne.

## ERRATUM

P. 29, au lieu de HYPOCRATEACEAE, lire HIPPOCRATEACEAE.

Espèces	Réf.	Floraison	Fructification	Délais de germination	Type biologique	Type de dissémination	Dimensions des U.D.	N
<b>ACANTHACEAE</b>								
<i>Mendoncia crenata</i> Lindau	1-1	-	Juin / - / -	.	L	Z	II	1
<b>ANNONACEAE</b>								
<i>Anaxagorea acuminata</i> (Dun.) St Hil.	3-17	-	- /Avril/ -	II	As	A	II	1
<i>Anaxagorea dolichocarpa</i> Sprague et Sandw.	3-1	-/Mars-Mai/Mars	- /Mars-Avril/ -	I	As	A	II	20
<i>Annona densicoma</i> Mart	3-20	- /Mai-Juin/ -	- /Août-Sept./ -	II	As	Z	II	1
<i>Duguetia surinamensis</i> R.E.Fr	3-9	-	- / Mars / -	.	Am	Z	III	1
<i>Gutteria guianensis</i> (Aubl.) R.E.Fr	3-11	-	- /Oct-Nov/ -	.	As	Z	III	1
<i>Oxandra asbeckii</i> (Pulle) R.E.Fr	3-21	-	- /Oct-Déc/ -	II	Am	Z	III	3
<i>Unonopsis rufescens</i> (Baill.) R.E.Fr	3-4	Nov/Juil-Déc/ -	- /Juil-Sept/ -	.	Am	Z	II	15
<i>Unonopsis stipitata</i> Diels	3-3	éparses	éparses	.	As	Z	II	7
<i>Xylopia nitida</i> Dun.	3-10	Oct-Déc/Oct-Janv/	-/Jav-Avr/Janv-Mars	..	A	Z	I	2
<b>APOCYNACEAE</b>								
<i>Bonafousia undulata</i> (Vahl) D.C.	4-12	éparses	-	.	As	Z	II	4
<i>Couma guianensis</i> Aubl.	4-18	Août/ - / -	- / Fév-Avr/ -	I	Am	Z	II	2
<i>Lacmellea floribunda</i> (Poepp.) Benth et Hook. F.	4-5	Sept-Oct/Sept-Nov/	Juin/Mai-Juin/ -	I	Am	Z	II	2
<i>Parahancornia amapa</i> (Hub.) Ducke	4-6	Août/Août-Oct/ -	- /Avr-Juin/Mars	I	A	Z	III	3
<b>ARALIACEAE</b>								
<i>Schefflera paraensis</i> Ducke	6-1	-/Janv-Fev/Fév	-/Mars-Mai/(Avr)	III	A	Z	II	1
<b>ARECACEAE</b>								
<i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miq) Pulle	94-4	Oct/Sept-Oct/ -	- /Avr-Mai / Mars	-	Stipe peu élevé	Z	IV	3
<i>Attalea attaleoides</i> (Barb. Rodr.) Boer.	94-15	Oct / - / -	- / Mai / -	-	Acaule	Z	III	1
<i>Oenocarpus oligocarpa</i> (Griseb) W.Boer	94-5	- / Août / -	-/Juin-Oct/Déc-Fév	-	Stipe élevé	Z	III	1
<b>BIGNONIACEAE</b>								
<i>Arrabidaea cf candicans</i> (L.C. Rich) D.C.	8-1	éparses	Juin/Mai-Juin/ -	.	L	An		1
<i>Arrabidea</i> sp.	8-4	Oct / - / -	éparses	.	L	An		1
<i>Distictella</i> sp	8-3	Oct-Nov/Sept-Oct/-	- / - / Mars	.	L	An		1
<i>Schlegelia paraensis</i> Ducke	8-6	- /Juil-Août/ -	- /Oct-Nov / -	.	L	Z	I	1

<b>BOMBACACEAE</b>									
<i>Catostemma fragrans</i> Benth	10-5	- /Mars-Avr/ -	- /Oct-Nov/ -	II	A	Z	IV	1	
<i>Bombax aquaticum</i> Schum	10-9	- / Mai / -	-	I	Am	D	III	1	
<b>BORAGINACEAE</b>									
<i>Cordia exaltata</i> Lam	12-2	- /Avr-Mai/ -	- /Nov-Dec/ -	I	Am	Z	II	1	
<i>Cordia nodosa</i> Lam	12-1	-	- /Avr-Mai/ -	I	As	Z	II	2	
<b>BURSERACEAE</b>									
<i>Protium aracouchini</i> (Aubl.) March.	13-5	-	- /Avr-Mai/ -	I	As	Z	III	1	
<b>CAESALPINIACEAE</b>									
<i>Bauhinia rubiginosa</i> Bong	14-15	- /Sept-Oct/ -	- / - / Mars	I	L	A	III	3	
<i>Cassia quinqualata</i> L.C. Rich.	14-10	- /Mars-Avr/ -	Juil/ - / -	.	L	Z	II	1	
<i>Crudia glaberrima</i> (Steud) Macbr.	14-14	Sept/Sept et Nov/-	- /Fev-Mars/ -	I	Am	A	III	6	
<i>Dicorynia guianensis</i> Amsh.	14-5	-	Juin-Juil/ - / -	I	A	An	III	2	
<i>Eperua falcata</i> Aubl.	14-9	Nov-Dec/Sept-Oct/-	- /Avr-Juin/Feu-Mars	I	A	A	III	39	
<i>Eperua grandiflora</i> (Aubl.) Benth.	14-8	Oct-Nov/Oct-Nov/-	- / Avr / Mars	I	A	D	IV	3	
<i>Peltogyne paniculata</i> Benth.	14-11	- / Août-Sept/-	-	I	A	Z	III	1	
<i>Sclerolobium melinonii</i> Harms	14-16	Août/ - / -	- /Avr-Juin / -	I	A	An	-	1	
<i>Swartzia guianensis</i> (Aubl.) Urban	14-13	- / Sept / -	- / - /Janv-Fev	.	Am	Z	III	1	
<i>Vouacapoua americana</i> Aubl.	14-4	- /Fév-Mars/Mars	- /Avr-Juin/ -	I	A	D	IV	4	
<b>CARYOCARACEAE</b>									
<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.) Persoon	18-2	- /Août-Sept et Oct-Nov/ -	- / - / Fev-Mars	II	A	Z	IV	3	
<b>CELASTRACEAE</b>									
<i>Goupia glabra</i> Aubl.	19-1	Oct/Oct / -	- /Déc-Janv/Dec-Janv	.	A	Z	I	1	
<i>Maytenus oblongata</i> Reiss.	19-2	Août/ - / -	- /Fev-Mai / -	I	Am	Z	III	1	
<b>CHRYSOBALANACEAE</b>									
<i>Couepia guianensis</i> (Aubl.) Fritsch	20-8	Juin-Juil/Avr-Juin/-	Sept-Oct/Sept-Oct/ -	II	A	Z	III	5	
<i>Licania alba</i> (Bem) Cuatr	20-4	Oct/Sept-Oct/ -	- /Fev-Avr/Janv-Mars	II	A	Z	IV	8	
<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	20-12	- / Sept / -	- / Nov-Dec / -	II	A	Z	III	2	
<i>Licania hypoleuca</i> Benth.	20-17	-	- / Nov-Dec / -	II			III	1	
<i>Licania latistipula</i> Prance	20-11	- / Oct / -	- / Nov-Dec / -	II	A	Z	III	1	
<i>Licania cf. micrantha</i> Miq.	non éch.	- /Mai-Juin/ -	-	II	A	Z	III	2	
<i>Lipania minutiflora</i> (Sagot) Fritsch	non éch.	-	- / - / Mars	II	Am	Z	?	1	
<i>Licania parviflora</i> Benth.	20-16	- /Sept-Oct/ -	- / - / Mars	II	Am	Z	III	1	
<i>Licania sp</i>	non éch.	- / Mai / Mars	-		A	Z	?	2	
<i>Parinari campestris</i> Aubl.	20-9	- / Oct / -	-	III	A	Z	III	1	

Espèces	Réf.	Floraison	Fructification	Délais de germination	Type biologique	Type de dissémination	Dimensions des U.D.	N
<b>CLUSIACEAE</b>								
<i>Caraipa densifolia</i> Mart.	11-1	Sept/ - / -	- /Fév-Mars / -	I	Am	An	-	2
<i>Clusia platistigma</i> Eyma	35-16	éparses	éparses	I	E	Z	TV	3
<i>Clusia scrobiculata</i> R. Ben	35-11	Sept/Juin-Dec/ -	-/Janv-Mai/Nov-Mars	I	E	Z	I	5
<i>Clusia</i> sp	35-15	Déc-Janv/Sept/Dec-Janv	Nov/Mars-Mai et Dec/Mars	I	E	Z	I	1
<i>Platonia insignis</i> Mart.	35-3	Sept/Sept-Oct/ -	- / - / Mars	III	A	Z	TV	1
<i>Symphonia globulifera</i> L.f	35-13	Juil-Sept/Juin-Sept/-	-/Dec-Janv/Fév-Mars	II	A	Z	III	4
<i>Tovomita</i> sp nov	35-9	Juin/Janv et Avr-Juin/-	Août/Juil-Août / Mars	III	Am	Z	III	2
<i>Tovomita</i> sp	35-17	- /Juin-Juil/ -	- / - /Nov-Janv	.	As	Z	II	1
<b>CONNARACEAE</b>								
<i>Rourea</i> sp (23-1)	23-1	-	- / - /Dec-Janv		L	Z	II	1
<b>CONVOLVULACEAE</b>								
<i>Dicranostyles guianensis</i> A. Mennega	76-2	-	Juin-Juil/ - / -	I	L	Z	III	1
<i>Dicranostyles villosus</i> Ducke	76-1	-	Juin-Juil/ - / -	I	L	Z	III	2
<i>Mariapa scandens</i> Aubl.	24-3	- / - /Dec-Janv	Juin/ - / Mars	I	L	Z	III	4
<b>DILLENIACEAE</b>								
<i>Davilla alata</i> (Vent.) Briq.	27-4	- / - /Dec-Janv	- / - / Mars	.	L	Z	II	1
<i>Doliocarpus guianensis</i> (Aubl.) Gilg	27-2	-	- / Oct / -	.	L	Z	II	1
<i>Doliocarpus</i> sp	27-5	- / - / Fev	- / - / Mars	.	L	Z	II	1
<b>ELAEocarpaceae</b>								
<i>Sloanea garckeana</i> K. Schum.	29-2	-	- /Mai-Juin / -	I	A	Z	III	1
<b>ERYTHROXYLACEAE</b>								
<i>Erythroxylum macrophyllum</i> Cav.	31-1	- / Oct / -	- / - / Fev	-	As	Z	II	1
<b>EUPHORBIACEAE</b>								
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i> (O. Vitzte) Pax et K..Hoffm.	32-5	Dec /Janv-Fév/ -	- / Avr / -	II	Am	Z	II	1
<i>Drypetes variabilis</i> Uitt	32-9	- / Mars / Janv	- /Oct-Dec / -	-	A	Z	III	2
<i>Hevea guianensis</i> Aubl.	32-6	-	-/Mars-Avr / Mars	I	A	A	III	1
<i>Sagotia racemosa</i> Baill	32-4	Sept/Sept / -	- / Mars / Mars	-	As	A	II	1
<i>Sandwithia guianensis</i> Lanj.	32-12	éparses toute l'année	éparses toute l'année	-	As	A	II	42

<b>FLACOURTIACEAE</b>									
<i>Casearia acuminata</i> D.C.	33-5	Dec / Dec / -	- / Avr-Mai / -	I	Am	Z	II	2	
<i>Casearia combaymensis</i> Ful	33-4	- / Nov / -	Juil/Nov-Fev / Fev	I	Am	Z	III	1	
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	33-6	- / Avr / -	- / Juil / -	I	Am	Z	I	1	
<i>Laetia procera</i> (P. et E.) Eichler	33-1	- / Oct-Dec / -	- / Mars-Avr / Dec-Mars	I	A	Z	I	1	
<i>Ryania speciosa</i> Vaht.	33-2	- / Oct / -	- / Fev / -	.	As	Z	III	1	
<b>HYPOCRATEACEAE</b>									
<i>Cheiloclignum cognatum</i> (Miers) A.C. Smith	37-1	-	- / - / Avr-Mai	I	As	Z	III	1	
<i>Salacia</i> sp.	37-4	- / - / Janv?	- / Mars-Avr / Mars	II	L	Z	III	6	
<b>HUMIRIACEAE</b>									
<i>Humiriastrum subcrenatum</i> (Benth.) Cuatr.	38-3	-	- / - / Fev	III	A	Z	III	1	
<i>Vantanea parviflora</i> Lam.	38-2	- / Avr et Juil-Juil / -	- / - / Dec-Fev	III	A	Z	III	1	
<b>ICACINACEAE</b>									
<i>Dendrobangia boliviana</i> Rusby	39-2	- / Fev et Juil / Fev-Mars	- / Avr-Mai / Mars	III	A	Z	III	6	
<i>Poraqueiba guianensis</i> Aubl.	39-1	Août-Sept / Sept-Oct / -	- / Fev / Janv-Mars	I	Am	Z	III	8	
<b>LAURACEAE</b>									
<i>Ocotea rubra</i> Mey	41-1	Août-Sept / Juil /	Nov-Mars / Août-Sept /	I	A	Z	III	4	
<i>Ocotea schomburgkiana</i> (Neer) Benth et Hook. F.	41-6	-	- / Oct-Dec / -	I	A	Z	II	3	
<b>LECYTHIDACEAE</b>									
<i>Eschweilera chartacea</i> (Aubl.) Ndz	42-17	Nov-Dec / - / -	- / Janv-Avr / -	II	A	Z	III	1	
<i>Eschweilera collina</i> Eyma	42-5	- / Oct-Nov / -	- / - / Fev-Mars	I	A	Z	III	16	
<i>Eschweilera decolorans</i> Sandw	42-15	- / Sept-Oct / -	- / - / Janv-Mars	I	A	Z	III	3	
<i>Eschweilera grata</i> Sandw	42-6	Nov/Mai et Oct-Nov / -	- / - / Janv-Mars	.	Am	Z	III	10	
<i>Eschweilera odora</i> (Poepp.) Miers	42-19	- / Mai et Oct-Nov / -	- / - / Janv-Mars	I	Am	Z	III	6	
<i>Eschweilera subglandulosa</i> (Stend) Miers	42-18	- / Avr / -	- / Nov / -	.	Am	Z	III	1	
<i>Eschweilera</i> sp nov.	42-23	- / Sept / -	- / - / Fev-Mars	.	Am	Z	III	1	
<i>Gustavia hexapetala</i> (Aubl.) J.E. Smith	42-12	éparses	Nov-Avr / Dec / -	I	Am	Z	III	3	
<i>Lecythis amara</i> (Aubl.) Ndz	42-1	- / - / Dec-Janv	- / - / Fev-Mars	I	Am	Z	III	16	
<i>Lecythis corrugata</i> Poit.	42-2	- / Oct-Nov / -	- / - / Janv-Fev	I	Am	Z	III	1	
<i>Lecythis idatimon</i> Aubl.	42-22	- / Oct-Nov / -	- / - / Dec-Mars	I	Am	Z	III	7	
<b>LOGANIACEAE</b>									
<i>Strychnos</i> sp	45-2	-	- / Août-Dec / -	II	L	Z	III	1	

Espèces	Réf.	Floraison	Fructification	Délais de germination	Type biologique	Type de dissémination	Dimensions des U.D.	N
<b>MARCGRAVIACEAE</b>								
<i>Norantea guianensis</i> Vahl	48-3	-/Janv-Mars/Fev-Mars	- / Avr-Mai / -	.	L	Z	I	2
<i>Souroubea guianensis</i> Aubl.	48-1	Août/Juil-Août/ -	Dec-Janv/Nov-Dec/ -	.	L	Z	I	1
<b>MELASTOMACEAE</b>								
<i>Mouriri nervosa</i> Pilger	51-5	Juin-Juil/Juil/ -	Sept-Oct/Oct/ -	I	Am	Z	II	4
<b>MELIACEAE</b>								
<i>Carapa procera</i> DC.	52-6	Nov-Dec/Oct-Dec/-	Juin/Avr-Juin/ -	II	A	D	III	6
<b>MENISPERMACEAE</b>								
<i>Anomospermum chlorantum</i> Diels	53-2	-	- / - /Sept-Mars	III	L	Z	III	1
<b>MIMOSACEAE</b>								
<i>Enterolobium schomburgkii</i> Benth.	54-4	- / Oct / -	-	-	A	Z	II	1
<i>Inga auristellae</i> Harms	54-25	- /Sept/ -	- / - / Mars	I	Am	Z	II	1
<i>Inga bourgoni</i> (Aubl.) DC.	54-12	-	- /Janv / Mars	I	A	Z	III	1
<i>Inga capitata</i> Desv	non éch.	-	- /Mars-Avr/ -	I	As	Z	II	1
<i>Inga fanchoniana</i> Poncy	54-2	Oct/Sept-Oct/ -	Juin-Juil/Juin/ -	I	Am	Z	III	1
<i>Piptadenia suaveolens</i> Miq.	54-17	- / Sept / -	-/Mai-Juin / (Avr)	I	A	An	-	1
<b>MONIMIANCEAE</b>								
<i>Siparuna decipiens</i> (Tul.) DC.	55-2	Sept / Sept / -	-/Mars-Avr/Mars-Avr	-	As	Z	III	2
<b>MORACEAE</b>								
<i>Coussapoa angustifolia</i> Aubl.	56-1	-/Janv et Mai-Juil / -	Août-Oct/ Juin-Juil et Sept-Nov/ -	-	E	Z	I	3
<i>Coussapoa latifolia</i> Aubl.	56-2	-	Nov / Nov / -	-	E	Z	I	1
<i>Ficus nymphaeifolia</i> P. Miller	56-14	-	- /Oct-Dec / -	I	A	Z	I	1
<i>Ficus prinooides</i> Humboldt. Bondpland (ex. W)	56-24	-	Juin et Dec/Juin/ -	-	E	Z	I	1
<i>Helicostylis pedunculata</i> Benoist	56-22	- / - / Janv	-/Fev-Mars/Mars-Avr	I	A	Z	II	1
<i>Potrouma melinonii</i> R. Ben	56-23	- / Mai / -	-/Dec-Mars/Dec-Mars	I	Am	Z	III	3
<b>MYRISTICACEAE</b>								
<i>Iryanthera hostmanii</i> (Benth.) Warb.	58-5	Août / Sept / -	-/ Mars/Fev-Avr	I	As	Z	III	4
<i>Iryanthera sagotiana</i> (Benth.) Warb.	58-4	Août-Sept/Sept-Oct/-	-/Fev-Mars/Fev-Mars	I	Am	Z	III	18
<i>Virola michelii</i> R. Ben	58-2	Août/Avr et Sept-Oct	-/Janv/Janv - Mars	II	A	Z	III	6

<b>MYRTACEAE</b>								
<i>Eugenia coffeifolia</i> DC.	60-3	- / Sept / -	Nov/Oct-Nov/ -	-	As	Z	II	7
<i>Eugenia wentii</i> Amsh	60-5	Oct / Oct / -	- / Mars / -	-	As	Z	III	1
<b>OLACACEAE</b>								
<i>Heisteria cauliflora</i> J.E. Smith	63-1	-	- / Sept-Oct / -	-	As	Z	II	1
<i>Heisteria microcalyx</i> Sagot	63-4	-/Mars-Avr et Juil Août / -	-/Juin-Juil et Sept- Dec/ -	-	As	Z	II	5
<b>OPILIACEAE</b>								
<i>Agonandra silvatica</i> Ducke	64-1	Nov / Dec / -	-/Mars-Avr / Mars	I	A	Z	III	1
<b>PAPILIONACEAE</b>								
<i>Clathrotropis brachypetala</i> (Tul.) Kleinh	65-2	Nov-Dec/ Nov / -	- / Avr / -	I	L	D	IV	1
<i>Dioclea glabra</i> Benth	65-10	éparses	-/Avr-Mai / Mars	I	L	D	III	3
<i>Dipteryx odorata</i> (Aubl.) Willd	65-3	- / Oct / -	-	I	A	Z	IV	1
<b>PASSIFLORACEAE</b>								
<i>Passiflora cf nitida</i> H.B.K.	66-2	Juil / - / -	Août / - / -	-	L	Z	II	1
<b>P OLYGALACEAE</b>								
<i>Moutabea guianensis</i> Aubl.	67-1	-	Oct/Avr et Juil/ Fev	I	L	Z	III	3
<b>POLYGONACEAE</b>								
<i>Coccoloha</i> sp	68-2	-	- / Dec-Janv / -	-	L	Z	III	1
<b>QUILINACEAE</b>								
<i>Lacunaria jenmanii</i> (Oliv.) Ducke	70-3	-	- / - / Janv	III	As	Z	II	1
<i>Quiina guianensis</i> Aubl.	70-2	-	- / Mars / -	-	As	Z	II	1
<b>RHIZOPHORACEAE</b>								
<i>Cassipourea guianensis</i> Aubl.	72-1	-/Mars-Avr et Juil -Août / -	- / Avr-Mai / -	-	As	Z	I	12
<b>RUBIACEAE</b>								
<i>Chimarrhis turbinata</i> DC.	74-15	-	- / Nov / -	-	A	An	-	1
<i>Isertia spiciformis</i> DC.	74-7	- / Avr / -	-	-	As	Z	I	1
<i>Posoqueria latifolia</i> R. et S.	74-1	Août-Sept/Mai/Juil	Juin/Avr-Juil / -	II	As	Z	III	5
<i>Tocoyena longiflora</i> Aubl.	74-2	-	- / Juil / -	-	As	Z	II	1
<b>SAPINDACEAE</b>								
<i>Paullinia tricornis</i> Radlk.	76-10	-	- / Juil-Août / -	I	L	Z	II	1

Espèces	Réf.	Floraison	Fructification	Délais de germination	Type biologique	Type de dissémination	Dimensions des U.D.	N
<b>SAPOTACEAE</b>								
<i>Chrysophyllum sericeum</i> DC.	77-9	Sept-Oct/Sept-Oct/	-/Fev-Mars/Fev-Mars	I	Am	Z	III	2
<i>Ecclinusa sanguinolenta</i> (Pierre) Monach	77-11	Juin/Avr-Mai/ -	-/ Fev-Mars / -	-	A	Z	III	3
<i>Nanilkara cf huberi</i> (Ducke) Chev.	77-14	- /Oct-Nov / -	- / Avr / -	-	A	Z	III	2
<i>Micropholis cyrtobotrya</i> Mart. Bail.	77-8	Dec / - /Janv-Fev	- / Avr-Mai / -	-	A	Z	III	2
<i>Micropholis egensis</i> (A.DC.) Pierre	77-2	- / Sept / -	- / - /Mars-Mai	I	A	Z	III	6
<i>Micropholis guianensis</i> (A.DC.) Pierre	77-19	- / Août / -	- / - /Fev-Mars	I	A	Z	III	2
<i>Pouteria cf gutta</i> (Ducke) Baekni	77-10	Sept/ Sept / -	- /Mars-Mai / -	I	Am	Z	III	3
<i>Pouteria sp 1</i>	77-1	- / Dec / -	- / - / Mars	-	Am	Z	III	1
<i>Pouteria sp 2</i>	77-7	Sept-Oct/ - / -	- /Fev-Avr / -	-	A	Z	III	3
<i>Pouteria sp 3</i>	77-16	-	- / - / Fev-Mars	-	A	Z	III	1
<i>Richardella macrophylla</i> (Lam) Aubr.	77-12	Août / Sept / -	- / Fev-Avr / -	II	Am	Z	III	1
<b>SIMAROUBACEAE</b>								
<i>Simaba morettii</i> Feuillet	78-1	Nov-Dec/Nov-Dec/ -	- / Avr / -	I	A	Z	III	2
<b>STERCULIACEAE</b>								
<i>Sterculia exelsa</i> Mart.	80-2	Juil / - / -	- /Avr-Juin/ -	I	A	Z	III	1
<i>Sterculia pruriens</i> Schum.	80-1	Juil/Juil-Août/ -	- /Mars-Mai/ -	I	A	Z	III	3
<i>Theobroma subincanum</i> Mart.	80-6	-	- / Avr / -	I	Am	Z	III	1
<b>VERBENACEAE</b>								
<i>Petrea volubilis</i> L.	89-1	- / Mars/ Fev	-	-	L	An	-	1
<b>VIOLACEAE</b>								
<i>Paypayrola guianensis</i> Aubl.	90-3	- /Oct-Dec / -	- / Juil / -	I	As	A	II	1
<i>Rinorea amapaensis</i> Hekking	90-2	Août /Juil-Sept/ -	- /Fev-Mai / Mars	-	As	A	II	10
<i>Rinorea flavescens</i> (Aubl.) O. Jutze	90-1	-	- /Janv-Avr / -	I	As	A	II	3
<b>VOCHYSIACEAE</b>								
<i>Qualea albiflora</i> Warm	92-5	- /Juin et Oct/ -	-	-	A	An	-	2
<i>Vochysia guianensis</i> Aubl.	92-2	- / Dec / -	-	I	A	An	-	1