

(1)

Mise en valeur de l'écosystème
forestier guyanais.- Sarrailh (coord.).
INRA, CTFT, 1990

CHAPITRE V

Une forêt primaire de Guyane française : données botaniques

J.P. LESCURE, H. PUIG, B. RIERA, D. SABATIER

Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme ECEREX (Ecologie, Erosion, Expérimentation), en Guyane française, au bord de la piste de Saint-Elie.

Le dispositif expérimental comprend outre la forêt primaire :

- une parcelle de 25 hectares, appelée parcelle Arbocel, défrichée entièrement en simulant les conditions d'exploitation papetière;
- dix bassins versants dont la surface varie de 1 à 2 hectares, étudiés d'abord sous forêt naturelle puis sous couvert aménagé;
- une parcelle de 1 hectare dite parcelle d'inventaire, à l'intérieur de laquelle a été choisi un échantillon pour l'étude de la phytomasse;
- quatre parcelles d'accroissement de 2 500 mètres carrés chacune, où sont suivies des études de litière, de phénologie et de productivité de la forêt naturelle;
- un layon de 1,5 km, balayé et observé tous les 15 jours, où est étudiée la phénologie;
- un layon de 7,1 km sur lequel les chablis ont été observés⁽¹⁾.

Nous avons ici résumé les observations effectuées sur ce dispositif; pour un certain nombre de points particuliers, le lecteur trouvera des renseignements complémentaires dans les références indiquées.

(1) Ce layon parcourt une surface de 21,3 hectares.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 31.440 exp 1

Cote : B M 122

11 MARS 1991

I. Composition floristique

L'analyse des nombreuses données provenant de tous les membres de l'équipe ainsi que du CTFT (Centre Technique Forestier Tropical, Guiraud et Sarrailh, 1980) a été effectuée par Lescure (1981). Ces données ont été récoltées sur différentes parcelles totalisant plus de 20 hectares :

- sur les 10 bassins versants totalisant 15,8 ha,
- sur les 4 parcelles de productivité totalisant 1 ha,
- sur la parcelle d'inventaire (1 ha),
- sur le layon phénologique,
- sur 4 autres parcelles totalisant 1 ha.

TABLEAU V.1. — Nombre de genres et d'espèces rencontrés par famille

Familles	Nombre de genres	Nombre d'espèces		Nombre de genres	Nombre d'espèces
<i>Anacardiaceae</i>	1	1	<i>Melastomaceae</i>	3	9
<i>Annonaceae</i>	8	13	<i>Meliaceae</i>	3	5
<i>Apocynaceae</i>	7	9	<i>Mimosaceae</i>	5	16
<i>Araliaceae</i>	2	2	<i>Monimiaceae</i>	1	1
			<i>Moraceae</i>	8	12
<i>Bignoniaceae</i>	2	2	<i>Myristicaceae</i>	2	5
<i>Bombacaceae</i>	3	3	<i>Myrsinaceae</i>	1	1
<i>Borraginaceae</i>	1	2	<i>Myrtaceae</i>	5	6
<i>Burseraceae</i>	3	7			
			<i>Ochnaceae</i>	2	2
<i>Caesalpiniaceae</i>	17	24	<i>Olacaceae</i>	3	3
<i>Caryocaraceae</i>	1	1			
<i>Celastraceae</i>	1	1	<i>Papilionaceae</i>	10	11
<i>Chrysobalanaceae</i>	4	16	<i>Proteaceae</i>	1	1
<i>Clusiaceae</i>	5	9			
<i>Combretaceae</i>	1	1	<i>Quiinaceae</i>	2	3
<i>Ebenaceae</i>	1	1	<i>Rubiaceae</i>	6	7
<i>Elaeocarpaceae</i>	1	2	<i>Rutaceae</i>	2	2
<i>Erythroxylaceae</i>	1	1			
<i>Euphorbiaceae</i>	8	8	<i>Sapindaceae</i>	4	7
			<i>Sapotaceae</i>	7	13
<i>Flacourtiaceae</i>	3	6	<i>Simaroubaceae</i>	2	2
			<i>Sterculiaceae</i>	4	6
<i>Hippocrataceae</i>	1	1			
<i>Humiriaceae</i>	3	3	<i>Tiliaceae</i>	1	1
<i>Icacinaceae</i>	3	3	<i>Violaceae</i>	2	3
<i>Lauraceae</i>	4	8	<i>Vochysiaceae</i>	2	2
<i>Lecythidaceae</i>	4	20	<i>Verbenaceae</i>	1	1
<i>Loganiaceae</i>	1	1			

Le tableau V.1 indique pour chaque famille le nombre de genres et d'espèces rencontrés.

Les familles les plus riches en espèces sont par ordre décroissant : *Caesalpinaceae* (24 sp.), *Lecythydaceae* (20 sp.), *Chrysobalanaceae* (16 sp.), *Mimosaceae* (16 sp.), *Sapotaceae* (13 sp.), *Annonaceae* (13 sp.), *Moraceae* (12 sp.).

Si l'on ne prend en compte que les individus de plus de 20 cm de diamètre à hauteur d'homme (d), on rencontre 45 familles. Classées par ordre de densité relative décroissante, les plus importantes sont alors : *Lecythydaceae* (26 %), *Caesalpinaceae* (22 %), *Chrysobalanaceae* (12 %), *Sapotaceae* (9 %), *Clusiaceae* (3 %), *Burseraceae* (3 %); neuf autres familles contiennent chacune entre 1 et 2 % de l'effectif total, les 26 dernières en constituant chacune moins de 1 %.

L'ordre de densité dans lequel s'établissent ces familles rappelle la forêt de Moraballi Creek, au Surinam, décrite par Davis et Richards (1933). L'importance des *Caesalpinaceae* dans la voute forestière a déjà été signalée par Aubreville (1961), Klinge et Rodrigues (1973), Richards (1952) et Schulz (1960).

Une analyse plus fine consiste à calculer les densités relatives de chaque famille à l'intérieur de chaque classe de diamètre. La forêt apparaît alors fortement marquée par les *Lecythydaceae* pour les classes de 20 à 39 cm de diamètre, alors que les classes de 40 à 69 cm sont incontestablement dominées par les *Caesalpinaceae*. Enfin, les très gros arbres se répartissent entre quatre familles : *Caesalpinaceae*, *Caryocaraceae*, *Clusiaceae* et *Sapotaceae* qui représentent 80 % des grandes classes de diamètre, les 20 % restant se rencontrant chez les *Bignoniaceae*, *Humiriaceae*, *Lauraceae* et *Papilionaceae*. Le tableau V.2 et la figure V.1 résument ces observations.

Sur un échantillon plus petit de 1 hectare, les petites classes de diamètre ont été analysées; la classe 0 et 9 cm est dominée par les *Violaceae*, *Lecythydaceae*, *Annonaceae* et *Chrysobalanaceae*, par ordre de densité relative décroissante. La classe 10 à 19 cm est largement dominée par les *Lecythydaceae* et les *Papilionaceae*.

On distingue ainsi au niveau des familles trois stratégies d'occupation de l'espace différentes :

- la famille s'exprime essentiellement dans le sous-bois; c'est ici le cas des *Violaceae* et des *Annonaceae*;
- la famille domine dans une des classes intermédiaires de DBH puis perd son importance relative; la distribution de sa densité relative dans les différentes classes de diamètre est en cloche, et la famille s'exprime mieux dans l'une des classes : 20-29 pour les *Lecythydaceae*, 30-39 pour les *Chrysobalanaceae*, 70-79 pour les *Caesalpinaceae*;
- la densité relative de la famille est généralement peu importante, mais devient forte dans les plus grandes classes de DBH, c'est-à-dire dans l'ensemble des émergents. C'est ici le cas des *Caryocaraceae* et des *Clusiaceae*.

Dans le cadre de chacune de ces stratégies, le comportement de la famille peut être homogène — toutes les espèces constitutives suivent la même stratégie — (*Caesalpinaceae*, *Lecythydaceae*), ou au contraire, hétérogène, ce qui apparaît par une succession de pics dans la distribution des densités relatives, pics que l'on peut

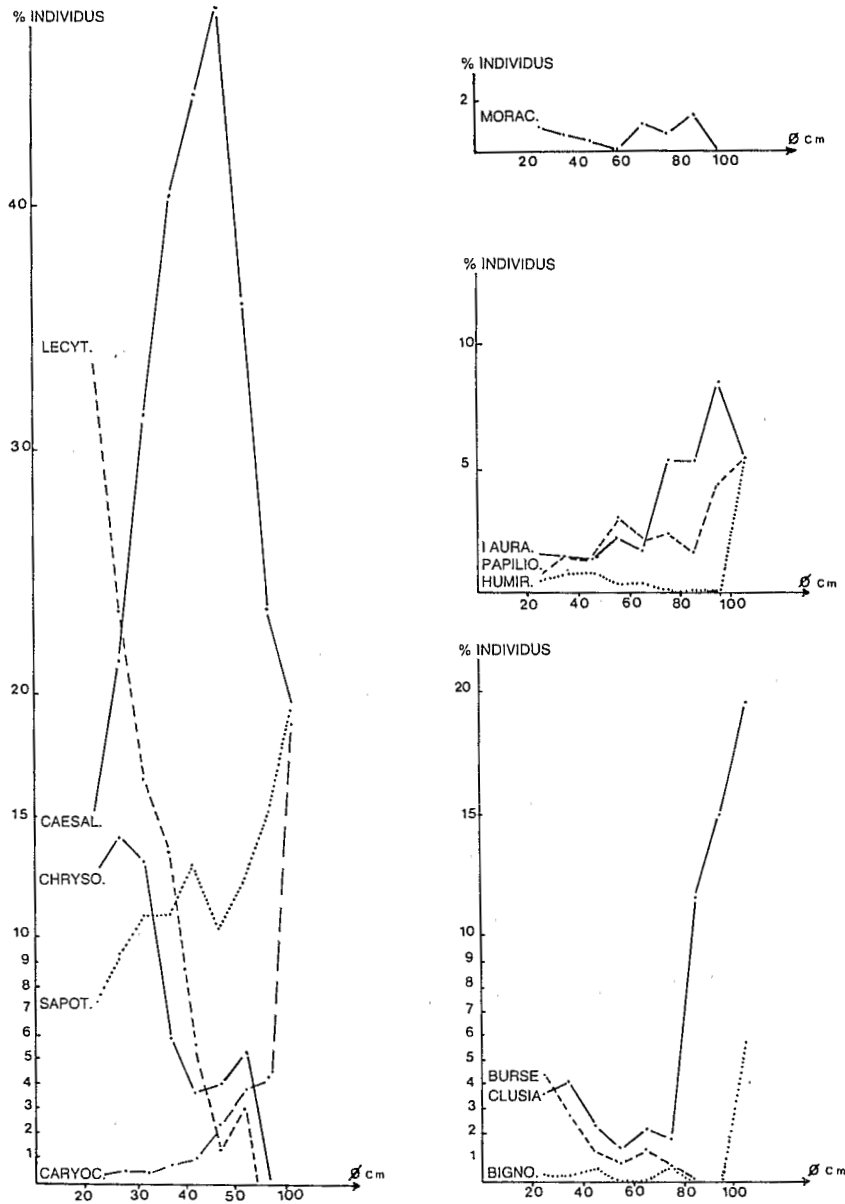


FIG. V.1 - Effectif relatif des familles en fonction des classes de DBH.

attribuer à des comportements différents de taxons élémentaires. Le cas est très clair pour les *Chrysobalanaceae* : au premier pic correspondant le genre *Hirtella*, au second le genre *Licania*, et au troisième enfin les genres *Couepia* et *Parinari* qui présentent très souvent de gros diamètres.

II. La flore et le milieu édaphique

Sur les dix bassins versants⁽²⁾ du programme ECEREX, les relevés floristiques ont été effectués sur des placettes de 20 x 20 m, contiguës (Guiraud et Sarrailh, 1980). On peut superposer le plan des placettes d'inventaire à la carte pédologique effectuée par Boulet, et ce pour chacun des bassins. La carte pédologique indique les limites de caractères morphologiques ou fonctionnels du sol dont nous retiendrons le type de drainage (DVL ou DVB) ainsi que la présence ou l'absence de l'hydromorphie de surface (H + ou H -).

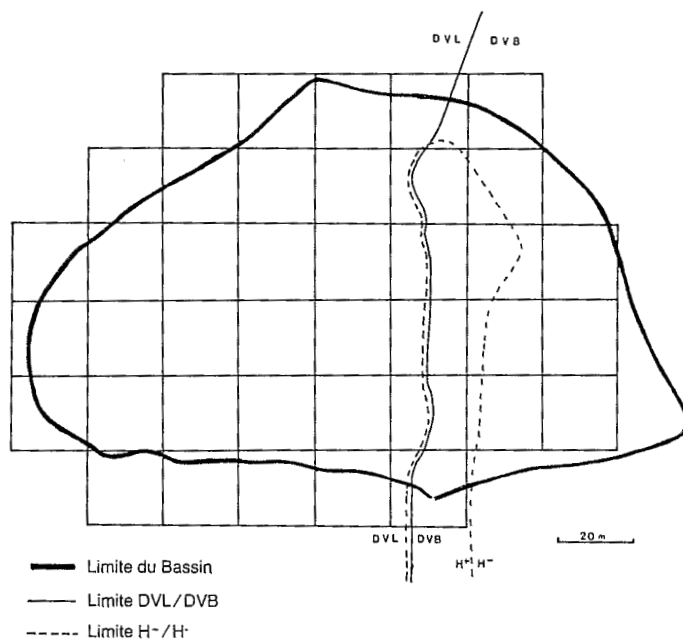


FIG. V.2 - Bassin versant D : limites des drainages DVL - DVB.

La figure V.2 montre pour un bassin la superposition ainsi réalisée. Chaque placette peut donc être définie en regard des caractères édaphiques étudiés; les placettes mixtes, c'est-à-dire celles qui sont traversées par la ligne de démarcation entre DVL/DVB ou entre H⁺/H⁻, n'ont pas été prises en compte dans l'analyse. On compare donc des relevés ne concernant que des populations de placettes situées sur l'un des 4 types de sol : DVL, DVB, H⁺, H⁻. Pour chacune de ces populations, on compare les fréquences absolues et les densités relatives de 32 taxons différents choisis pour leur importance dans le couvert forestier. Les

(2) Cf. chapitre 2 : Organisation des couvertures pédologiques des bassins versants ECEREX.
 DVL : Sol à drainage vertical libre.
 DVB : Sol à drainage vertical bloqué.

fréquences ont été testées par un test de χ^2 au moyen d'une table de contingence 2×2 , et les densités relatives par comparaison de pourcentage. Nous résumons ici les conclusions déjà données par ailleurs (Lescure et Boulet, 1985). Les tableaux V.3 et V.4 résument les observations; dans ces tableaux, les tests notés + conduisent à accepter une différence significative avec un coefficient de sécurité de 95 %, ceux marqués (+) avec un coefficient de sécurité de 90 %. Le signe = indique que la signification d'une différence pourtant évidente, ne peut pas être testée par le test χ^2 du fait de fréquences trop faibles.

Dans l'échantillon étudié, on distingue 4 types de réaction des taxons aux conditions pédoclimatiques prises en compte :

1. Le taxon ne réagit ni à l'hydromorphie de surface, ni au type de drainage; c'est le cas de *Carapa guianensis*, *Eschweilera chartacea*, *Ocotea rubra*, *Peltogyne*

TABLEAU V.3. - Fréquences absolues et densités relatives des taxons par rapport à deux caractères édaphiques : drainage et hydromorphie de surface

Taxons	Drainage		Hydromorphie	
	F	D	F	D
<i>Bocoa prouacensis</i>			+	+
<i>Brosimum guianensis</i>			+	
<i>Carapa guianensis</i>				
<i>Chysophyllum prieurii</i>			+	(+)
<i>Dicorynia guianensis</i>	+	+	+	+
<i>Eschweilera chartacea</i>				
<i>Eschweilera corrugata</i>	+	+		
<i>Licania canescens</i>			+	(+)
<i>Licania heteromorpha</i>	+	+		+
<i>Manilkara bidentata</i>	=	=	+	+
<i>Micropholis guianensis</i>		+		+
<i>Ocotea guianensis</i>	+		+	(+)
<i>Ocotea rubra</i>				
<i>Parahancornia amapa</i>			+	(+)
<i>Parkia nitida</i>			+	+
<i>Peltogyne paniculata</i>				
<i>Pouteria guianensis</i>	(+)		+	+
<i>Pouteria melanopoda</i>				
<i>Pouteria ptychandra</i>			+	+
<i>Prieurella cuneifolium</i>				
<i>Protium sp.</i>	+	+	+	+
<i>Qualea sp.</i>	+	+	=	+
<i>Sclerolobium melinonii</i>			(+)	
<i>Swartzia tomentosa</i>				
<i>Symphonia globulifera</i>	+	+	+	+
<i>Tovomita sp.</i>				
<i>Virola melinonii</i>			(+)	+
<i>Vouacapoua americana</i>	(+)		+	+
<i>Xylopia nitida</i>			(+)	
<i>Eperua falcata</i>	+	+	+	+
<i>Sterculia spp.</i>				

TABLEAU V.4. - Liaison-des taxons avec hydromorphie et drainage

Taxons	Liaison négative		Liaison positive	
	H+	DVB	H+	DVB
<i>Bocoa guianensis</i>	+			
<i>Brosimum guianensis</i>	+			
<i>Chrysophyllum prieurii</i>	+			
<i>Dicorynia guianensis</i>	+			
<i>Licania canescens</i>	+			
<i>Parahancornia amapa</i>	+			
<i>Pouteria ptychandra</i>	+			
<i>Sclerolobium melinonii</i>	+			
<i>Virola melinonii</i>	+			
<i>Xylopia longifolia</i>	+			
<i>Parkia nitida</i>			+	+
<i>Dicorynia guianensis</i>			+	+
<i>Licania heteromorpha</i>			+	+
<i>Manilkara bidentata</i>			+	+
<i>Micropholis guianensis</i>			+	+
<i>Symphonia globulifera</i>			+	+
<i>Eperua spp.</i>			+	+
<i>Ocotea guianensis</i>	+	+		
<i>Pouteria guianensis</i>	+	+		
<i>Protium sp.</i>	+	+		
<i>Qualea sp.</i>	+	+		
<i>Vouacapoua americana</i>	+	+		
<i>Eschweilera corrugata</i>	+	+		

paniculata, *Pouteria melanopoda*, *Priourella cuneifolium*, *Swartzia remiger*, *Swartzia tomentosa*, *Tovomita sp.*, *Sterculia sp.*

2. Le taxon ne réagit pas au drainage mais à l'hydromorphie.

Il préfère s'établir sur un sol non hydromorphe : c'est le cas de *Bocoa guianensis*, *Chrysophyllum sericeum*, *Licania canescens*, *Parahancornia amapa*, *Pouteria ptychandra*, *Sclerolobium melinonii*, *Virola melinonii*, *Xylopia longifolia*.

Il s'accommode mieux d'un sol à l'hydromorphie de surface; c'est le cas de *Parkia nitida*.

3. Le taxon réagit au drainage et pas à l'hydromorphie de surface.

Il est favorisé par le DVB mais cet avantage disparaît avec l'apparition de l'hydromorphie. C'est le cas de *Eschweilera corrugata*.

4. Le taxon réagit à la fois à l'hydromorphie de surface et au drainage.

Il préfère les lieux à DVL et sans hydromorphie de surface; c'est le cas de *Ocotea guianensis*, *Pouteria guianensis*, *Protium sp.*, *Qualea sp.*, *Vouacapoua americana*.

Il préfère à la fois le DVB et l'hydromorphie de surface; c'est le cas de *Dicorynia guianensis*, *Eperua spp.*, *Manilkara bidentata*, *Micropholis guianensis*, *Symphonia globulifera*, *Licania heteromorpha*.

TABLEAU V.5. - Caractéristiques structurales et leurs variations selon les facteurs édaphiques

Parcelles	G m ² · ha ⁻¹	Densité N · ha ⁻¹	log N = a d × log b			S. totale ha	S. DVL %	S. DVB %	S. H ⁺ %	S. H ⁻ %
			a · 10 ⁻³	log b	R					
Bassin A	24,49	236	-29	2,765	-0,97	1,24	0	100	9,8	90,2
Bassin B	24,88	198	-29	2,667	-0,96	1,76	10,2	89,9	8,7	91,3
Bassin C	22,74	195	-25	2,495	-0,99	1,72	100	0	6,7	93,3
Bassin D	21,12	146	-23	2,249	-0,92	1,60	71,9	28,1	10,5	89,5
Bassin E	18,50	142	-19	2,163	-0,96	1,80	47,2	52,8	29,0	71,0
Bassin F	18,76	190	-26	2,527	-0,95	1,72	0	81,8	45,9	54,1
Bassin G	16,62	186	-34	2,862	-0,98	1,80	0	88,6	59,6	40,4
Bassin H	20,02	200	-38	2,051	-0,86	1,28	0	80,9	63,5	36,5
Bassin I	20,40	212	-30	2,767	-0,98	1,28	61,7	38,3	11,3	88,7
Bassin J	18,96	195	-46	2,346	-0,86	1,60	8,8	90,1	72,1	27,9
P. inventaire			-27	2,758	-0,97	1,00	100	0	0	100
Total	21,47	193	-29	2,700	-0,99	16,80	34,7	60,6	30,1	69,9
Toutes placettes										
DVL	22,86	197	-25	2,752	-0,99	5,12				
DVB	20,46	192	-32	2,810	-0,99	8,96				
H ⁺	17,75	177	-33	2,843	-0,99	3,32				
H ⁻	22,27	191	-26	2,651	-0,99	9,92				

III. Les caractéristiques structurales et leurs variations selon les facteurs édaphiques

Nous retiendrons ici trois aspects de la structure de la végétation, étudiée à partir de 20 cm de diamètre.

- La surface terrière G
- La densité du peuplement
- La pente de la droite semi-logarithmique.

$$\log N = ad \times \log b$$

ajustée à la distribution observée des effectifs de classes de diamètre; ce type d'ajustement reste, selon Rollet (1969), acceptable si l'on ne considère pas les petites classes de diamètre, et si l'échantillon reste réduit à la population couvrant quelques hectares, ce qui est le cas de notre échantillon.

Le tableau V.5 résume les données disponibles. Pour les dix bassins versants, ainsi que pour la parcelle d'inventaire, qui totalisent 16,8 ha, on trouvera les données suivantes : la surface terrière, la densité absolue, la valeur du coefficient a , du $\log b$ et du coefficient de corrélation R de l'ajustement à la structure observée. On trouvera, d'autre part, pour chaque parcelle, la surface totale et les pourcentages de surface en DVL, DVB, H+ et H- calculés après mesures planimétriques sur les cartes pédologiques. De plus, en bas du tableau, on trouvera les données structurales des populations présentes dans chaque ensemble de placettes situées sur DVL, DVB, H+ et H-.

Les variations de chaque paramètre retenues peuvent être corrélées aux variations de surface occupée par tel ou tel type de sol, en utilisant le coefficient de corrélation non paramétrique de Spearman (R_s). Le tableau V.6 résume l'analyse.

TABLEAU V.6. — Corrélations entre les variations des paramètres structuraux et les variations des surfaces édaphiques

Caractères		R s	Décision	
y	x		Sécurité 95 %	Sécurité 99 %
Surface terrière	DVL	0,43	Pas de liaison	Pas de liaison
	DVB	-0,22	Pas de liaison	Pas de liaison
	H ⁺	-0,83	Liaison	Liaison
	H ⁻	0,82	Liaison	Liaison
Densité	DVL	0,10	Pas de liaison	Pas de liaison
	DVB	0,37	Pas de liaison	Pas de liaison
	H ⁺	-0,32	Pas de liaison	Pas de liaison
	H ⁻	-0,13	Pas de liaison	Pas de liaison
/ a /	DVL	-0,53	Liaison -	Pas de liaison
	DVB	0,54	Liaison +	Pas de liaison
	H ⁺	0,55	Liaison +	Pas de liaison
	H ⁻	-0,54	Liaison -	Pas de liaison

1. Les surfaces terrières

La surface terrière est extrêmement variable d'un bassin à l'autre passant de 18,5 m²/ha à 32,8 m²/ha. L'analyse des corrélations montre que ces variations ne sont liées qu'à la présence ou à l'absence d'hydromorphie de surface; la liaison est d'ailleurs très forte puisqu'elle est acceptable avec un coefficient de sécurité de 99 %. Elle est négative, c'est-à-dire que la surface terrière est moins forte sur des sols présentant une hydromorphie de surface.

2. Les densités

Elles varient sur les parcelles étudiées de 142 à 286 individus à l'hectare; mais ces variations ne sont corrélables à aucune variation édaphique étudiée.

3. Les structures totales

Les valeurs absolues du coefficient a , qui déterminent la pente de la droite ajustées aux distributions des diamètres, sont bien corrélées aux variations de facteurs édaphiques étudiées; le DVL et l'absence d'hydromorphie de surface (H-) autorisent la réalisation de gros diamètres alors que le DVB et la présence d'hydromorphie de surface ne la favorisent pas.

Nous retiendrons donc que deux grands paramètres structuraux, surface terrière et pente de la droite ajustée à la structure totale observée, sont influencés par le type de drainage ou par la présence ou l'absence de l'hydromorphie de surface, DVB et hydromorphie de surface agissant comme des facteurs contraignants sur la végétation en diminuant la surface terrière et en empêchant la réalisation de gros diamètres; remarquons aussi que la densité n'est pas affectée par ces facteurs édaphiques contraignants, dans l'échantillon observé. Ces résultats se trouvent confirmés par la comparaison des caractéristiques structurales des populations situées sur des types de sol homogènes (tabl. V.6) pour lesquelles on constate que les différences sont plus marquées entre les populations sur H+ et H- que sur celles situées sur DVL et DVB; l'hydromorphie de surface apparaît donc comme plus contraignante que le DVB.

IV. La phytomasse épigée

Elle a été étudiée par Lescure *et al.* (1983); nous résumerons ici les principaux résultats.

L'étude a été réalisée sur un ensemble de 25 placettes de 10 × 10 m comprenant 1 412 individus ligneux érigés de plus de 1 cm de diamètre; 498 d'entre eux, les plus petits, dont le poids total n'excédait pas deux kilos, ont été pesés en distin-

quant feuilles et parties caulinaires, les 914 restants ayant été pesés en séparant feuilles, branches et troncs, et en mesurant les principales parties caulinaires.

Le tableau V.7 donne les résultats obtenus sur l'échantillon et le tableau V.8 permet de les comparer avec les phytomasses obtenues à Manaus (Klinge et Rodrigues, 1973 et 1974) et au Surinam (Ohler, 1980). On constate l'homogénéité des résultats dans ces trois sites quand aux rapports entre les poids des feuilles, des branches et des troncs; la moyenne des trois études donne :

phytomasse des feuilles : 1,69 % de la phytomasse totale +/- 0,25 %
 phytomasse des branches : 30,16 % de la phytomasse totale +/- 0,61 %
 phytomasse des troncs : 68,14 % de la phytomasse totale +/- 1 %
 phytomasse caulinaires : 98,31 % de la phytomasse totale +/- 0,38 %.

Notons encore que l'importance des lianes est plus forte à Manaus que dans les deux autres stations.

TABLEAU V.7. - Résultats des mesures de la phytomasse épigée pour l'échantillonnage (kg de poids sec).

	Poids feuilles	Poids branches	Poids troncs	Poids caulinaires	Poids total
Ligneux érigés < 1 cm d	75			225	300
> 1 cm d	2 061	42 226	98 666	140 892	142 953
Ligneux lianescents	250	--	--	3 100	3 350
Palmiers	250	--	--	110	360
Epiphytes	--	--	--	--	448
Total	2 636	--	--	144 773	147 411

TABLEAU V.8.- Comparaison entre trois sites néotropicaux.

	St Elie	Manaux	Suriname
II a			
Ligneux érigés d > 1 cm	96,98	93,2	95,96
Ligneux érigés d < 1 cm	0,20	0,20	0,14
Ligneux lianescents	2,37	6,30	1,73
Palmiers	0,24	--	2,09
Epiphytes	0,30	0,03	0,07
II b			
Feuilles	1,72	2,50	3,18
Caulinaires	98,18	97,50	96,82
II c			
Feuilles	1,44	2,07	1,57
Branches	29,55	29,66	31,29
Troncs	69,01	68,27	67,14
Caulinaires	98,56	97,93	98,43

II a : Valeurs calculées en % de la valeur totale de la phytomasse.

II b : Valeurs calculées en % de la valeur totale de la phytomasse diminuée de celle des épiphytes.

II c : Valeurs calculées en % de la phytomasse des ligneux érigés de plus de 1 cm de d.

TABLEAU V.9. - Répartition systématique de la phytomasse sur l'échantillon.

Familles	% de la phytomasse sèche totale des ligneux érigés
<i>Caesalpinaceae</i>	36,54
<i>Lecythidaceae</i>	9,87
<i>Caryocaraceae</i>	7,91
<i>Humiriaceae</i>	7,54
<i>Lauraceae</i>	7,54
<i>Moraceae</i>	4,41
<i>Burseraceae</i>	3,41
<i>Sapotaceae</i>	3,18
<i>Euphorbiaceae</i>	3,03
<i>Chrysobalanaceae</i>	2,28
<i>Myristicaceae</i>	1,93
<i>Mimosaceae</i>	1,49
<i>Clusiaceae</i>	1,41
<i>Ochnaceae</i>	1,33
<i>Flacourtiaceae</i>	1,22

Le tableau V.9 indique la répartition de la phytomasse dans les différents taxons; l'importance que prennent ici les *Caryocaraceae* et les *Humiriaceae* est due à la présence de peu d'individus dans l'ensemble des émergents et ne doit pas abuser le lecteur sur l'importance réelle de ces familles dans le paysage végétal.

La répartition de la phytomasse en fonction des classes de DBH est indiquée dans le tableau V.10 qui montre que la plus petite classe (0 à 9,9) ne représente pas 3 % de la phytomasse totale, et que les deux plus petites classes ensemble (0 à 19,9) n'en représentent que 10 %; cette indication est précieuse pour l'estimation de phytomasse à partir d'inventaires forestiers qui ne prennent pas en compte ces petites classes.

TABLEAU V.10. - Répartition de la phytomasse en fonction des classes de diamètres.

Classes	% de la phytomasse totale des ligneux érigés
0- 9,9 cm	2,38
10-19,9 cm	7,65
20-39,9 cm	18,59
40 cm	71,38

Des relations allométriques ont été établies entre la phytomasse des différentes parties et le diamètre à hauteur de poitrine; les relations sont de la forme :

$$P = K d^a$$

K et a étant des constantes calculées, d le diamètre à hauteur d'homme. Le tableau V.11 indique les valeurs de K et de a , ainsi que la valeur du coefficient de corrélation R et celle de l'effectif de l'échantillon pour les différentes relations calculées.

TABLEAU V.11. - Relations allométriques liant les phytomasses au diamètre à hauteur de poitrine. Valeurs des constantes K et a, du coefficient de corrélation R et de l'effectif de l'échantillon N.

	P = K d ^a			N
	K	a	R	
Pf poids des feuilles	0,0087	2,1360	0,91	914
Pt poids des troncs	0,0458	2,7098	0,97	418
Pc poids caulinaire	0,0486	2,7632	0,97	914
PT poids total	0,0563	2,7248	0,97	914

A l'aide de ces relations on peut calculer le poids de l'échantillon observé, soit en les appliquant à chaque individu, soit en les appliquant aux classes de diamètre en choisissant comme variables les valeurs médianes de ces classes. Le tableau V.12 indique les différences entre poids calculés et poids observés.

TABLEAU V.12. - Utilisation des relations allométriques : calcul du poids des échantillons; en appliquant les relations à chaque individu; en appliquant les relations aux médianes de classes de diamètre.

	Poids observé	Poids calculés			
		Relation appliquée à chaque individu		Relation appliquée aux médianes des classes de diamètre	
		Valeur calculée	Ecart en %	Valeur calculée	Ecart en %
Pf	2 061	2 111	+2,4	2 321	+1,2
Pt	98 666	101 988	+3,4	104 481	+6,4
Pc	140 892	134 334	-4,7	136 043	-3,5
PT	142 953	133 252	-6,8	136 253	-4,7

Disposant de données par classe de diamètre pour les différents bassins versants, on peut calculer la phytomasse de chacun; le tableau V.13 indique des valeurs calculées et majorées de 10 % pour tenir compte des petites classes de diamètre; on peut alors tester la relation entre phytomasse et pourcentage de la

TABLEAU V.13. - Phytomasses calculées pour les différentes parcelles étudiées à ECEREX; individus ligneux érigés toutes classes de diamètre; poids secs en tonnes/hectare.

Parcelle	Pf	Pt	Pc	PT = Pf + Pc	S (ha)	% DVL
Inventaire	7,0	332,7	482,6	489,6	1,00	100
Bassin A	5,8	261,3	377,3	383,1	1,24	0
Bassin B	5,4	253,8	367,7	373,1	1,76	10,2
Bassin C	5,6	271,2	394,7	400,3	1,72	100
Bassin D	5,5	279,7	408,6	414,1	1,60	71,9
Bassin E	4,7	236,0	343,9	348,6	1,80	47,2
Bassin F	4,9	217,5	313,3	318,2	1,72	0
Bassin G	4,7	204,2	297,2	301,9	1,80	0
Bassin H	5,5	247,0	257,0	262,5	1,18	0
Bassin I	5,0	216,7	311,8	316,8	1,28	61,7
Bassin J	4,7	198,8	285,3	290,0	1,60	8,8
Arbocel	5,2	239,6	337,2	342,4	25,00	?
Moyenne	5,2	241,0	343,7	348,9	41,80	?
DVL	6,2	298,3	433,6	439,8	5,12	100
DVB	4,1	185,1	267,5	271,6	8,88	0

surface du sol en DVL par le coefficient de corrélation de Spearman, R_s . La valeur obtenue :

$$R_s = 0,916$$

conduit à accepter la liaison entre les deux variables avec un coefficient de sécurité de 99 %. Mais on constate aussi, à la lecture du tableau que cette relation qui existe sur le plan général peut dans certains cas être masquée par d'autres phénomènes, probablement d'ordre sylvigénétique; ainsi, le bassin A entièrement en DVB possède-t-il une biomasse très proche de celle du bassin C entièrement sur DVL.

V. La litière

La production de litière a été étudiée par Puig (1979) pendant trois ans sur quatre parcelles de 2 500 mètres carrés chacune, équipée de 15 collecteurs de 1 m² soit une surface de captage de 60 m²/ha. Les résultats sont donnés ici globalement car une étude détaillée montre que les variations entre parcelles sont assez faibles (inférieures à 2 %). Les poids sont donnés en kg de poids sec par hectare et par an.

Litière totale	7 887 kg/ha/an dont :
feuilles	5 565 kg/ha/an
brindilles	1460 kg/ha/an
fleurs et fruits	862 kg/ha/an

Les figures V.3 et V.4 permettent d'observer une périodicité dans la production de chaque élément de la litière, et des variations mensuelles. La chute maximale des feuilles se situe en juillet-août; la production des fleurs est maximale en octobre-novembre, celle des fruits en février-mars. Les chutes maximales de litières

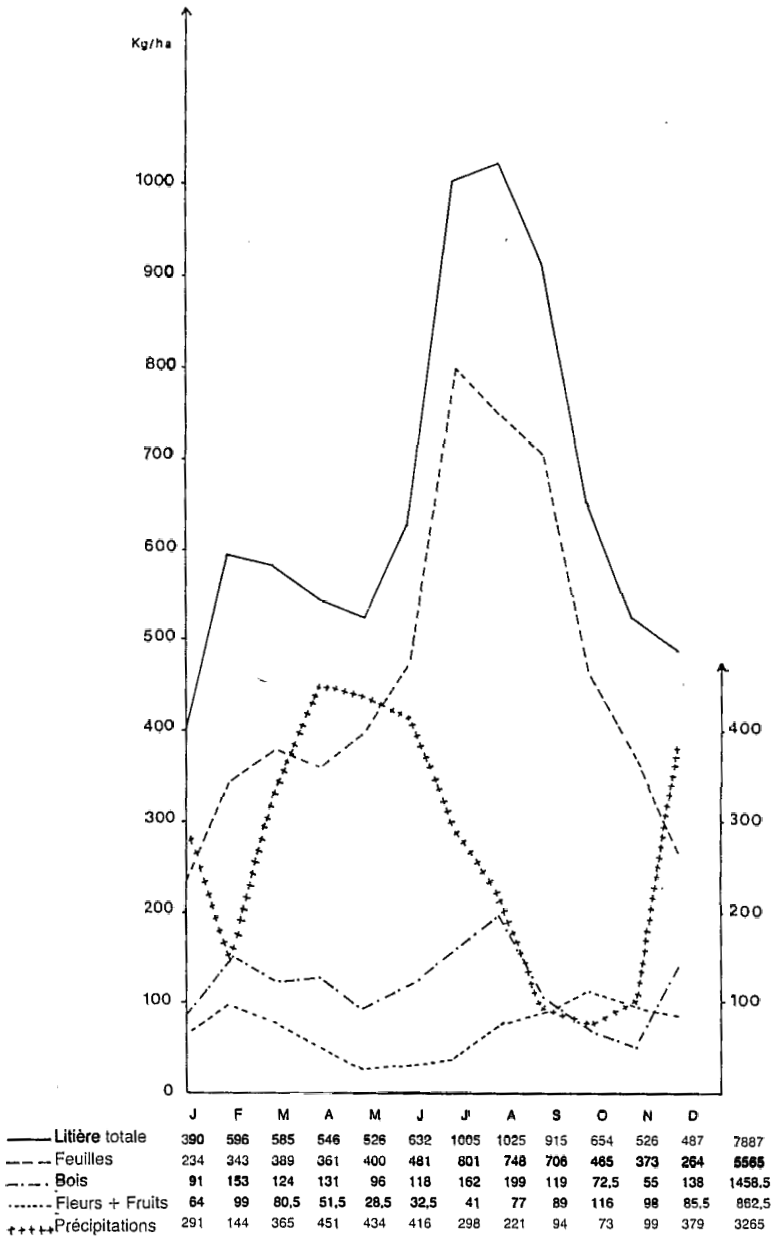


FIG. V.3 -- Production moyenne de litière, février 1978 - mars 1981.

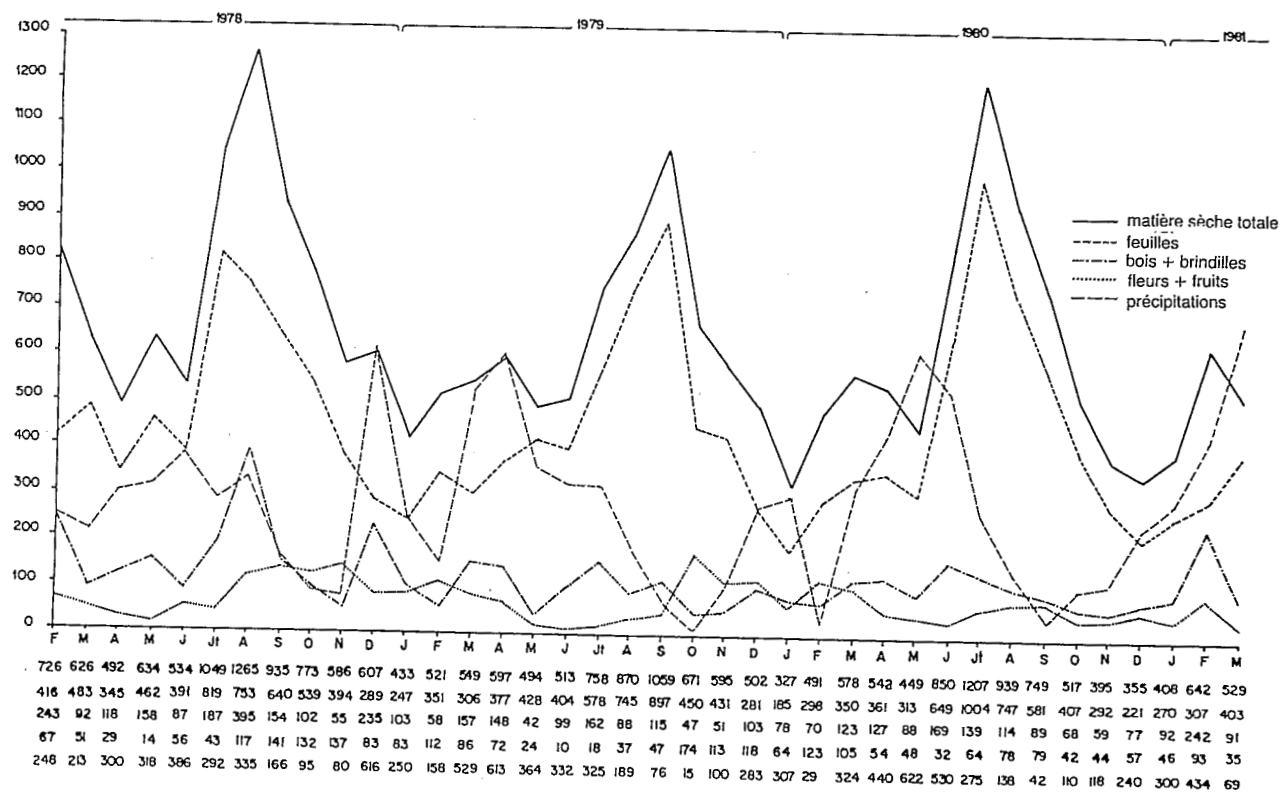


FIG. V.4 - Production mensuelle de litière, février 1978 - mars 1981.

apparaissent donc entre le maximum (mai-juin) et le minimum (septembre-octobre-novembre) pluviométrique. On peut se demander si les chutes de feuilles maximales suivent la saison des pluies ou précèdent la saison sèche. Cette élimination du feuillage, élimination relative car les arbres, à de rares exceptions près, ne sont jamais dépourvus entièrement de feuilles, évite probablement aux arbres de perdre trop d'eau au cours de la saison sèche; mais il est aussi possible que la violence des averses en fin de saison des pluies entraîne une chute accrue de feuilles; la réalité du déterminisme de la chute de litière semble complexe et impossible à réduire à l'action de tel ou tel facteur isolé; il faut plutôt la rechercher dans un faisceau de causes d'origine mixte, endogène et exogène.

VI. Nécromasse au sol

Elle a été mesurée sur 3 des 4 parcelles citées ci-dessus; les résultats sont les suivants :

litière au sol	4 203 kg/ha/an (poids sec)
petit bois	3 598 " " "
troncs au sol	11 420 " " "
troncs morts sur pied	3 488 " " "
total nécromasse	22 707 " " "

La valeur du bois mort à l'hectare est ici de 18,5 t, chiffre inférieur à celui trouvé à Surinam par Ohler (1980); 22,6 t/ha, mais proche de celui cité à Manaus par Klinge *et al.* (1975) 17,7 t/ha et du chiffre rapporté par Laudelout et Meyer (1954) au Congo, 17,3 t/ha pour une vieille forêt secondaire. Compte tenu du caractère aléatoire des chutes de bois en forêt, ces chiffres ne peuvent être qu'indicatifs d'une tendance générale.

VII. Vitesse de décomposition de la litière et du bois mort

Différents auteurs, dont Olson (1963), ont établi une équation déterminant un coefficient de décomposition K . Soit A la chute de litière par unité de temps, L la quantité accumulée sur le sol et dL la variation de cette quantité pendant le temps dt ,

$$dL = (A - KL) dt$$

On considère, généralement, que dans une forêt en équilibre, c'est le cas ici, la quantité de litière décomposée annuellement est égale à la quantité apportée

par la chute. Si l'on prend pour intervalle de temps $dt = 1$ an, on a $dL = 0$ et l'équation précédente devient :

$$K = \frac{A}{L} \quad \text{Ici} \quad K = \frac{7887}{4203} = 1,88$$

En faisant $K/365$, on obtient en kg/ha le poids de litière détruit chaque jour par les décomposeurs; on calcule ainsi facilement le temps nécessaire à la décomposition totale de la litière, en l'absence d'apport nouveau. Ici, le temps de décomposition est 195 jours, soit un peu plus de six mois, contre 178 en Amazonie (Klinge *et al.*, 1975), et 77 jours au Ghana (Nye, 1961). En Colombie, il faut 244 jours et plus d'un an en région tempérée. La décomposition de la litière est donc relativement rapide en forêt guyanaise.

La vitesse de décomposition du petit bois mort, branches et grosses brindilles, peut être calculée de la même manière en utilisant le même coefficient K . Pour le bois mort, A et L sont respectivement 1418 et 3598 kg/ha.

$$K = \frac{1418}{3598} = 3,94$$

Le bois se décompose 4 fois moins vite que les feuilles et fines brindilles, ce qui est logique; les parties lignifiées du bois étant plus difficile à dégrader. L'action des termites, très nombreux dans le secteur étudié, et de certaines bactéries spécialisées, permet cette décomposition, somme toute, rapide.

VIII. Les chablis

Ils ont été étudiés par Riera (1986). Ce sont des trouées naturelles dues à la chute d'un arbre et, selon l'expression d'Oldeman (1974), les moteurs de la sylvi-génèse. Des chablis, de leur taille et de leurs fréquences, dépendra l'équilibre de la forêt; les chablis interviennent donc de façon importante dans l'aspect de la forêt.

Selon leur taille, on distingue trois types de chablis :

- les volis créés par les chutes de branche;
- les chablis élémentaires issus de la chute d'un arbre;
- les chablis multiples créés par la chute de plusieurs arbres.

Sur un layon de 7,1 km de long et 30 m de large, qui permet de surveiller une zone de 21,3 hectares, tous les chablis apparus pendant un an ont été relevés. La fréquence d'apparition des chablis toute catégorie est de :

$$0,74/\text{ha}/\text{an.}$$

La figure V.5 indique le nombre de chablis apparus en un an, en fonction de leur taille. La surface perturbée en un an est de 2 377 m², soit 1,1 % de la surface observée.

Une autre technique a été utilisée par Hallé, de Foresta, Prévost et Riera (en préparation). Elle consiste à étudier sur 2,5 hectares la mosaïque forestière selon la méthode déjà utilisée par Torquebiau (1981). Au cours de ce travail, neuf phases

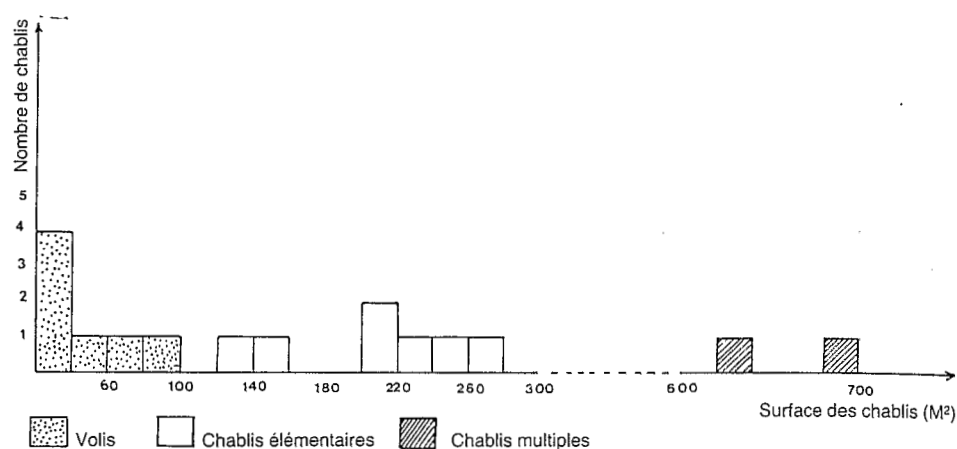


FIG. V.5 - Châblis : nombre en fonction de leur taille.

sylvigénétiques, ou plus exactement physiologiques, ont été prises en considération et cartographiées; l'une d'elles correspond aux chablis de moins de 5 ans environ et couvre 6,2 % de la surface étudiée, ce qui reste du même ordre de grandeur que l'estimation faite par observations sur le layon.

Hartshorn (1978) trouve une valeur comprise entre 0,72 et 1,28 % pour la forêt de La Selva, au Costa Rica. Brokaw (1983) donne un taux comparable : 0,68 % pour une jeune forêt et 0,88 % pour une forêt plus âgée à Barro Colorado (Panama).

IX. Nécromasse annuelle totale

La biomasse détruite dans ces chablis doit intervenir dans le calcul de la nécromasse totale annuelle. A l'aide des données moyennes de biomasse à l'hectare calculées dans le tableau V.12, nous pouvons calculer la nécromasse annuelle due aux chablis qui affectent, rappelons le, 1,1 % de la surface forestière chaque année. Cette nécromasse calculée, ajoutée aux chutes de litières observées dans les parcelles, donne la nécromasse totale annuelle (tabl. V.14) qui, dans notre forêt, atteint 11 726 kg de matière sèche à l'hectare et par an.

X. Les accroissements en diamètre

Sur les parcelles d'étude de la litière, H. Puig a mesuré, pendant 4 ans, l'accroissement diamétral de 80 arbres choisis parmi les plus représentatifs de la population arborescente de la zone étudiée (Puig et Prévost, 1983).

TABLEAU V.14. - Nécromasse totale en kg/ha/an. Poids secs.

	Chablis	Zones non perturbées
Feuilles	58	5 565
Branches	1 166	1 460
Troncs	2 615	-
Fruits + fleurs	-	862
Sous-total	3 839	7 887
Total	11 726	

Le pourcentage d'accroissement moyen annuel des arbres de forêt primaire est très faible (0,79 %) et inférieur à ceux rapportés dans la littérature pour des forêts comparables. Ici, comme ailleurs, les différences de croissance apparaissent entre les taxons; certains ont un accroissement relativement rapide (1,14 % pour *Virola michelii*); pour d'autres, il est plus lent (0,51 % pour *Eperua falcata*).

Les accroissements moyens annuels par classe de diamètre sont donnés dans le tableau V.15. La tendance générale montre un accroissement plus fort dans les classes de faible diamètre que dans les classes de diamètre élevé. Cependant cette règle n'est pas absolue et le tableau montre quelques exceptions (classes 20-29 et 40-49) qui pourraient s'expliquer d'une part par la présence d'individus ayant atteint leur taille maximum et cessé de croître dans les classes 20-29 et 40-49, et d'autre part par une concurrence plus aigüe pour l'occupation de l'espace et l'utilisation de l'énergie dans ces mêmes classes, ces deux phénomènes conjoints abaissant la moyenne de l'accroissement annuel.

TABLEAU V.15. - Accroissement moyen par classe de diamètre.

Classe de	% d'accroissement à partir du diamètre initial
0- 9,9	0,72
10-19,9	0,90
20-29,9	0,43
30-39,9	0,74
40-49,9	0,46
50-59,9	0,68
> 60	0,22

L'accroissement annuel varie aussi en fonction du type de sol. Il est ainsi plus élevé sur les sols hydromorphes des bas fonds (0,91 %) que sur les sols à drainage vertical libre. L'examen des % d'accroissements moyens mensuels montre que sur les sols hydromorphes des bas fonds, l'accroissement se poursuit même en saison sèche grâce aux réserves en eau du sol maintenues par la présence d'une nappe peu profonde alors que cet accroissement est fortement ralenti par la sécheresse édaphique des autres types de sol.

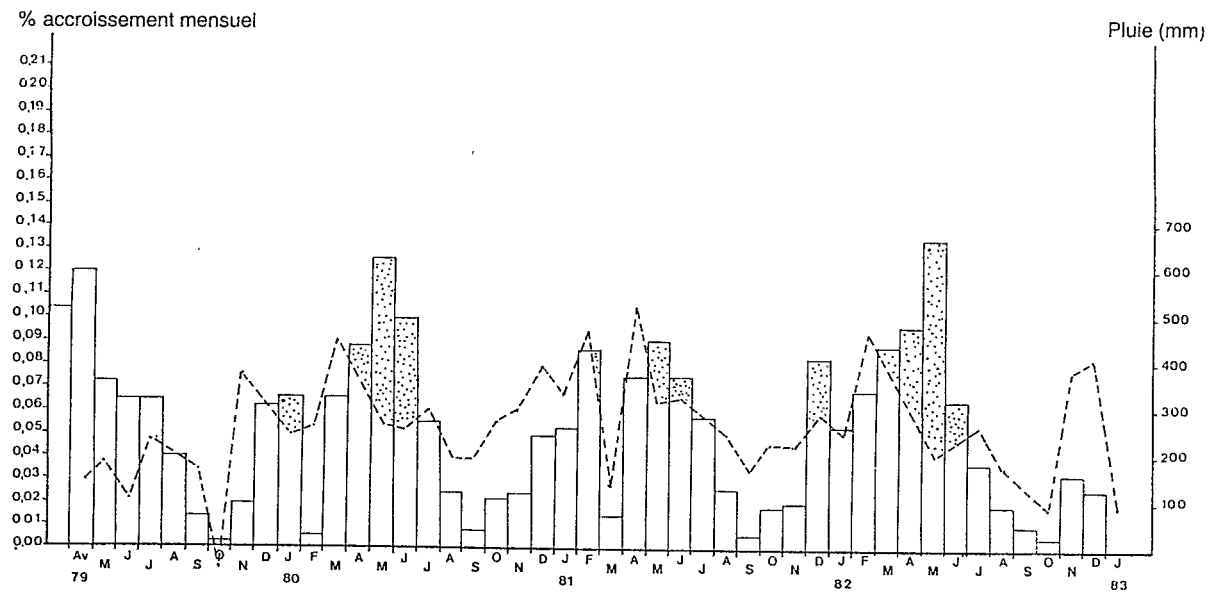


FIG. V.6 - Relations entre les % d'accroissement et la pluviométrie.

Sur un plan plus général, la figure V.6 montre que le pourcentage d'accroissement moyen, toutes espèces confondues, subit une périodicité inféodée à la pluviométrie. Aux périodes de faible pluviométrie (août à novembre), se superposent les accroissements les plus faibles. Après une période sèche, dès la reprise des pluies, parfois même la précédant légèrement, on observe des accroissements relativement élevés. La même figure permet également de constater (plages en pointillés) qu'un excès d'eau provoque une diminution de l'accroissement, ceci étant particulièrement sensible au cours des mois d'avril, mai et juin de 1980, 1981 et 1982.

XI. La productivité

Nous donnons ici la valeur de la productivité nette selon Lemée *et al.* (1975), calculée par la forêt de Saint-Elie :

P_n = accroissement pondéral annuel + litière.

L'accroissement pondéral annuel peut se calculer d'après les données d'accroissement diamétral et les relations allométriques établies pour la biomasse; il correspond à 4 429 kg de poids sec.

La productivité primaire nette est alors :

$P_n = 4\ 429 + 7\ 887$ (litière) = 12 316 kg/an.

Cette valeur est exactement du même ordre de grandeur que celle de la nécromasse annuelle (11 726 kg/an); étant donné que la forêt étudiée est une forêt primaire, donc en équilibre, la concordance de ces deux valeurs montre l'homogénéité des résultats obtenus.

XII. La phénologie et la saisonnalité de la floraison et de la fructification

Cet aspect a été étudié par D. Sabatier et H. Puig. Les observations portent sur un peu plus de 3 000 individus qui ont été régulièrement suivis entre 1978 et 1982, soit sur 1 000 puis 1 500 m de layon, soit sur 7 500 m² de parcelles (Sabatier et Puig, 1983; Sabatier, 1983).

Les types phénologiques se caractérisent par une grande hétérogénéité :

- floraison et fructification continues ne semblent pas exister chez les grands arbres de la forêt, on les rencontre chez quelques espèces de régénération (*Cecropia obtusa* par ex.);

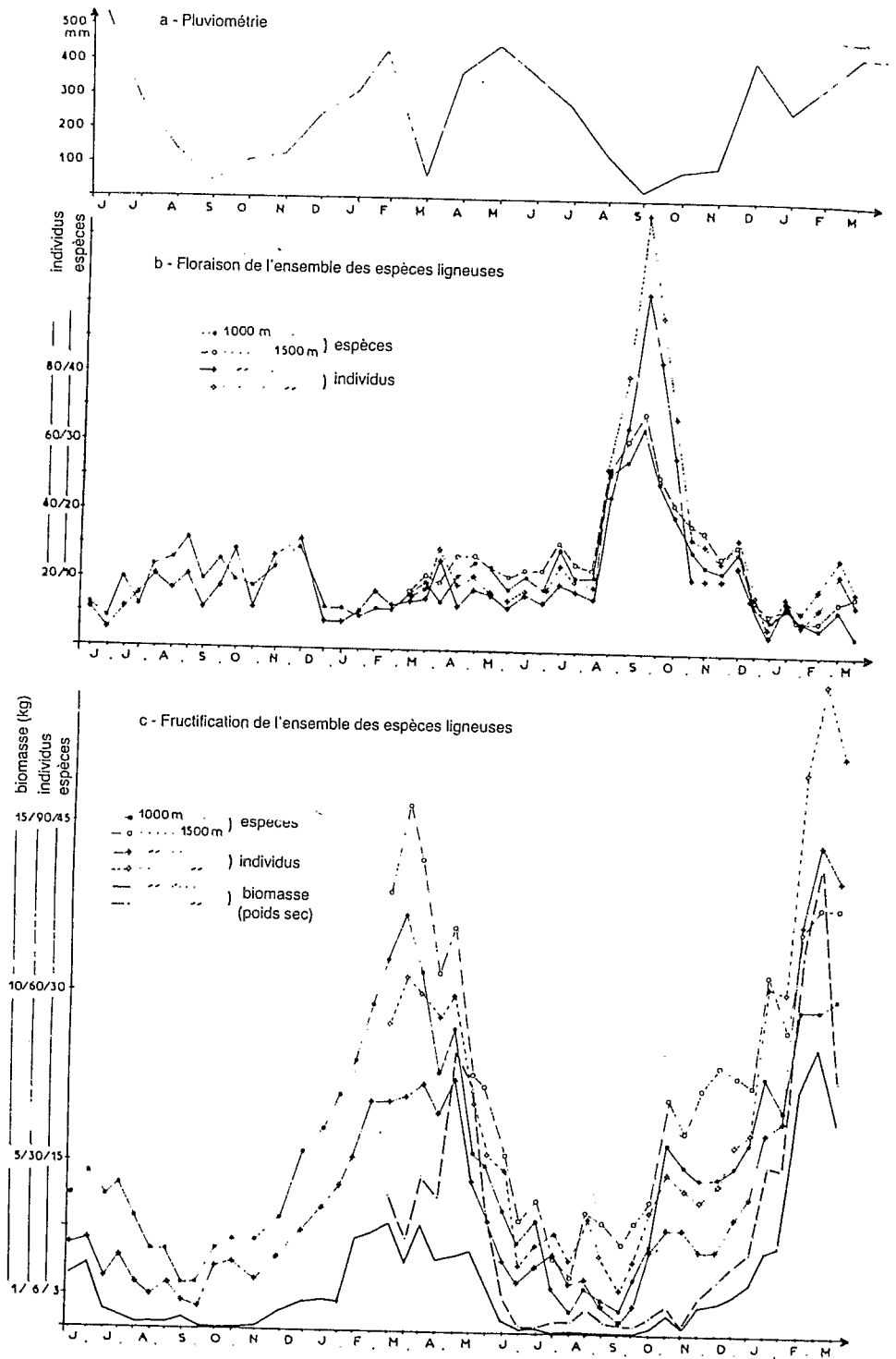


FIG. V.7 - Saisonnalité de la floraison et de la fructification pour l'ensemble des espèces ligneuses.

- floraison et fructification discontinues, annuelles et régulières sont assez communes chez les arbres (*Symphonia globulifera*, *Virola michelii*, *Eperua falcata*, *Parahancornia amapa*);
- floraison et fructification semestrielles régulières, représentant deux productions au cours de la même année, se rencontrent peu fréquemment (*Dendrobangia boliviana*, *Virola surinamensis*) et semblent être un comportement plus individuel que totalement spécifique;
- floraison et fructification biennale, correspondant à une production tous les deux ans des individus, l'espèce produisant chaque année (*Platonia insignis*, également signalé par Bena, 1960);
- floraison et fructification discontinues et irrégulières constituent un cas relativement commun qui peut présenter quelques modalités diverses : irrégularité annuelle (*Sandwithia guianensis*) ou inter-annuelle (*Vouacapoua americana*, certaines *Lecythidaceae*).

Quel que soit le modèle phénologique, nous avons observé un comportement synchrone ou partiellement synchrone des individus chez les espèces considérées, ce qui est généralement constaté en zone néotropicale (Smythe, 1970; Foster, 1973; Milton *et al.*, 1982); par contre, en Malaisie, plusieurs auteurs ont constaté une faible proportion de comportements synchrones (Holtum, 1940; Medway, 1972, et également Putz, 1979 qui observe 50 % d'asynchronisme).

L'étude de la saisonnalité permet de préciser l'époque de l'année où se produisent préférentiellement floraisons et fructifications (fig. V.7).

Ainsi, les floraisons sont plus abondantes en saison sèche, tout particulièrement au second cycle. Sur 31 espèces dont les floraisons ont été observées sur 1 000 m de layon au premier cycle, 76,5 % ont eu des fleurs durant la période «sèche» (juin 1980 – déc. 1980) contre 49,4 % durant la période la plus humide (janvier-juin 1981). Au second cycle, sur 1 500 m, 110 espèces ont été observées en fleurs, 80 % ont eu des productions 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).

Les fructifications, par contre, sont bien plus abondantes en saison pluvieuse avec un maximum centré sur le milieu de celle-ci. Au premier cycle, pour 88 espèces observées en fruits, 86 % ont eu des productions en saison pluvieuse contre 48,8 % en saison sèche. Au second cycle, sur 1 500 m, les proportions sont analogues;

TABLEAU V.16. – Equitabilité des distributions des floraisons et des fructifications en nombre d'espèces et en biomasse.

	Floraison (nombre d'espèces)	Fructification (nombre d'espèces)	Fructification (biomasse)
1 000 m 1 ^{er} cycle	0,9811	0,9496	0,8739
1 000 m 2 ^e cycle	0,9616	0,9379	0,80423
1 500 m 2 ^e cycle	0,9610	0,9583	0,8357

pour 132 espèces observées en fruits, 88 % ont eu des productions en saison pluvieuse contre 40,9 % en saison sèche.

L'amplitude des phénomènes, notamment pour la floraison, varie d'une année sur l'autre comme on le voit sur la figure, et comme cela est traduit par une

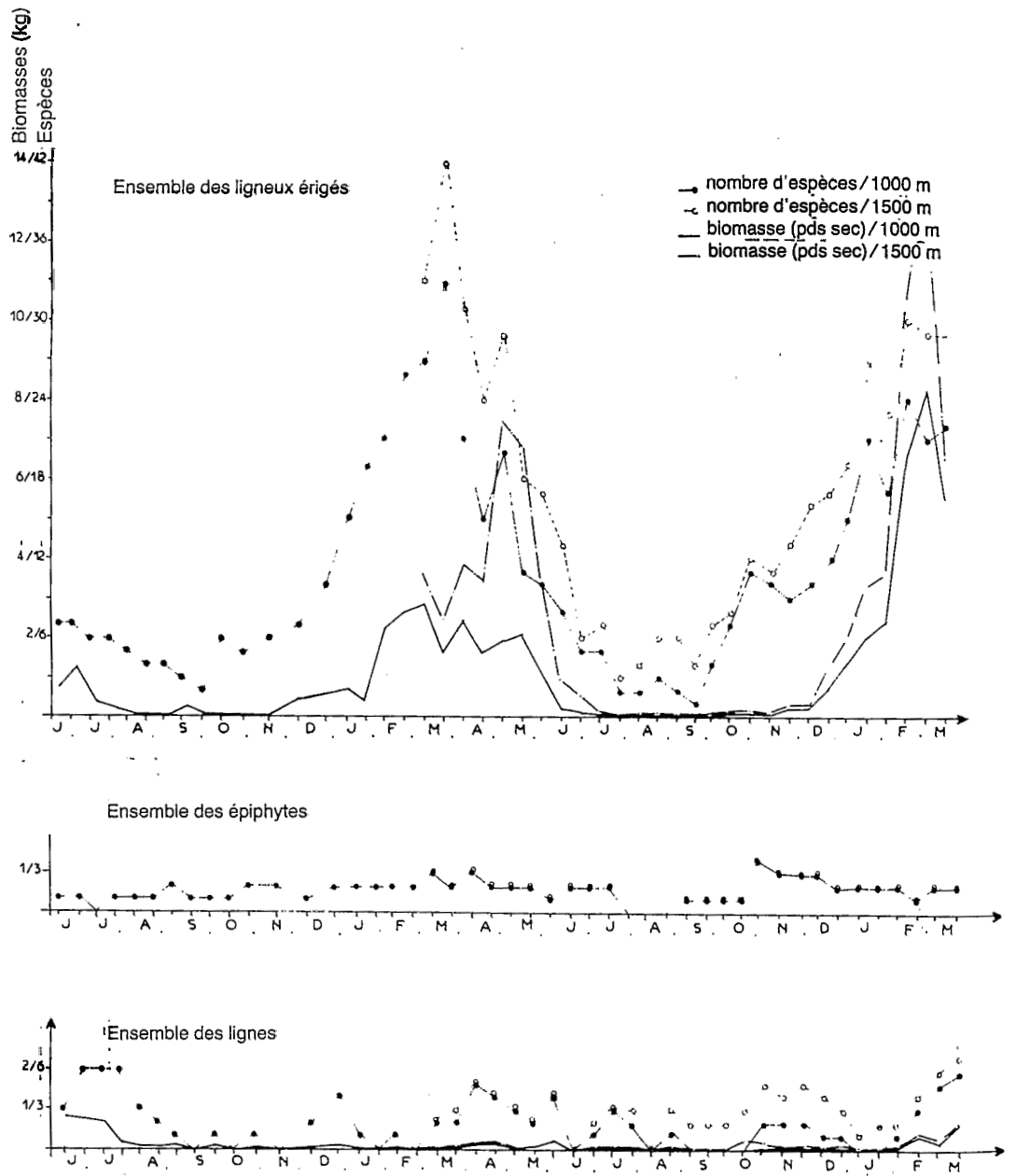


FIG. V.8 - Saisonnalité de la fructification et type biologique.

valeur plus faible de l'équitabilité des floraisons en nombre d'espèces au second cycle (tabl. V.16).

Les fructifications présentent chaque année un maximum saisonnier dont l'amplitude est toujours très grande. Leur saisonnalité est plus accentuée que celle des floraisons, ce qui se traduit par des équitabilités en nombre d'espèces en fruits toujours plus faibles (tabl. V.16). En biomasse de fruits mûrs, cette saisonnalité est encore plus marquée (tabl. V.16). En biomasse de fruits mûrs, cette saisonnalité est encore plus marquée (tabl. V.16).

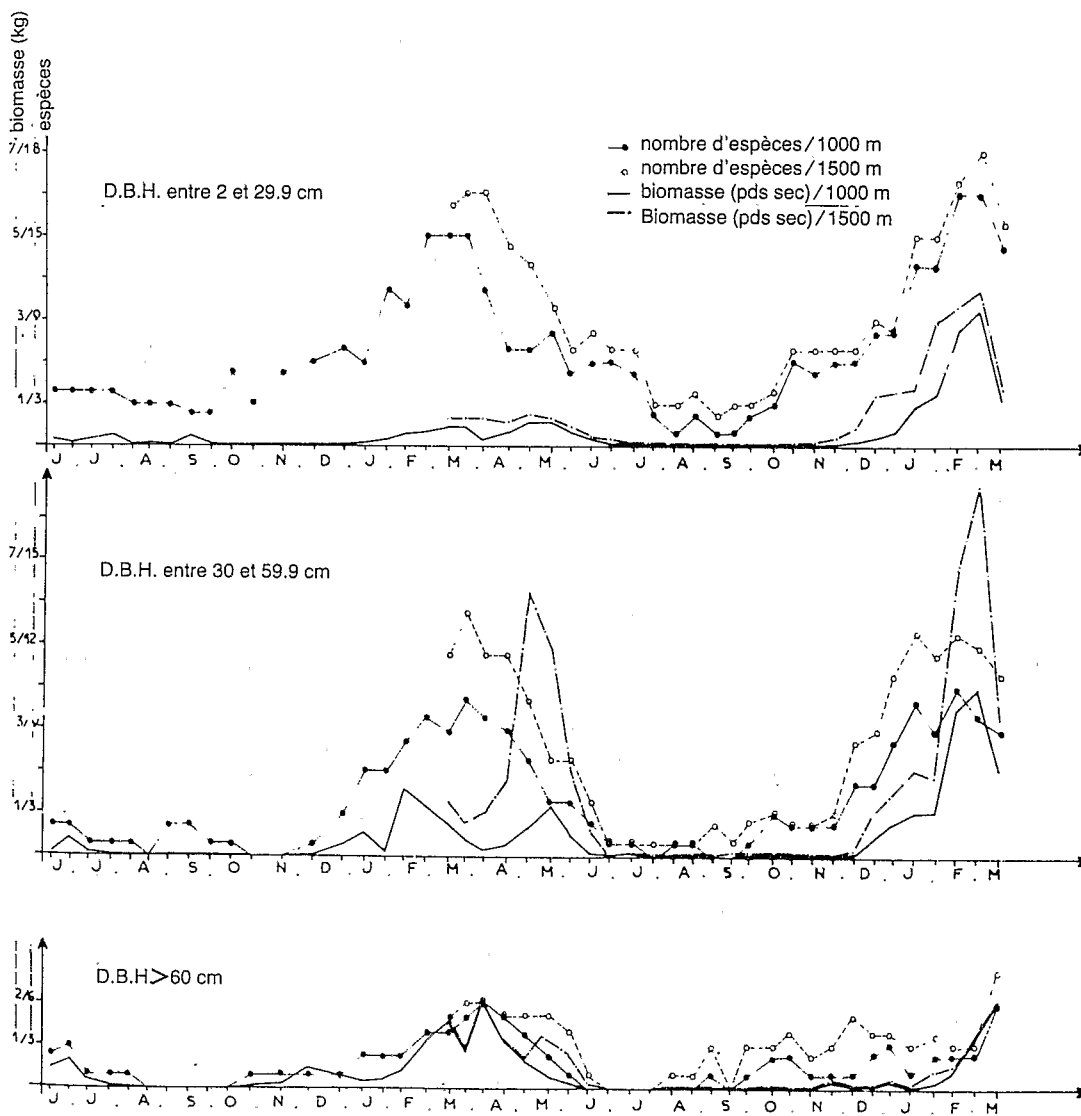


FIG. V.9 — Saisonnalité de la fructification et classes de diamètre.

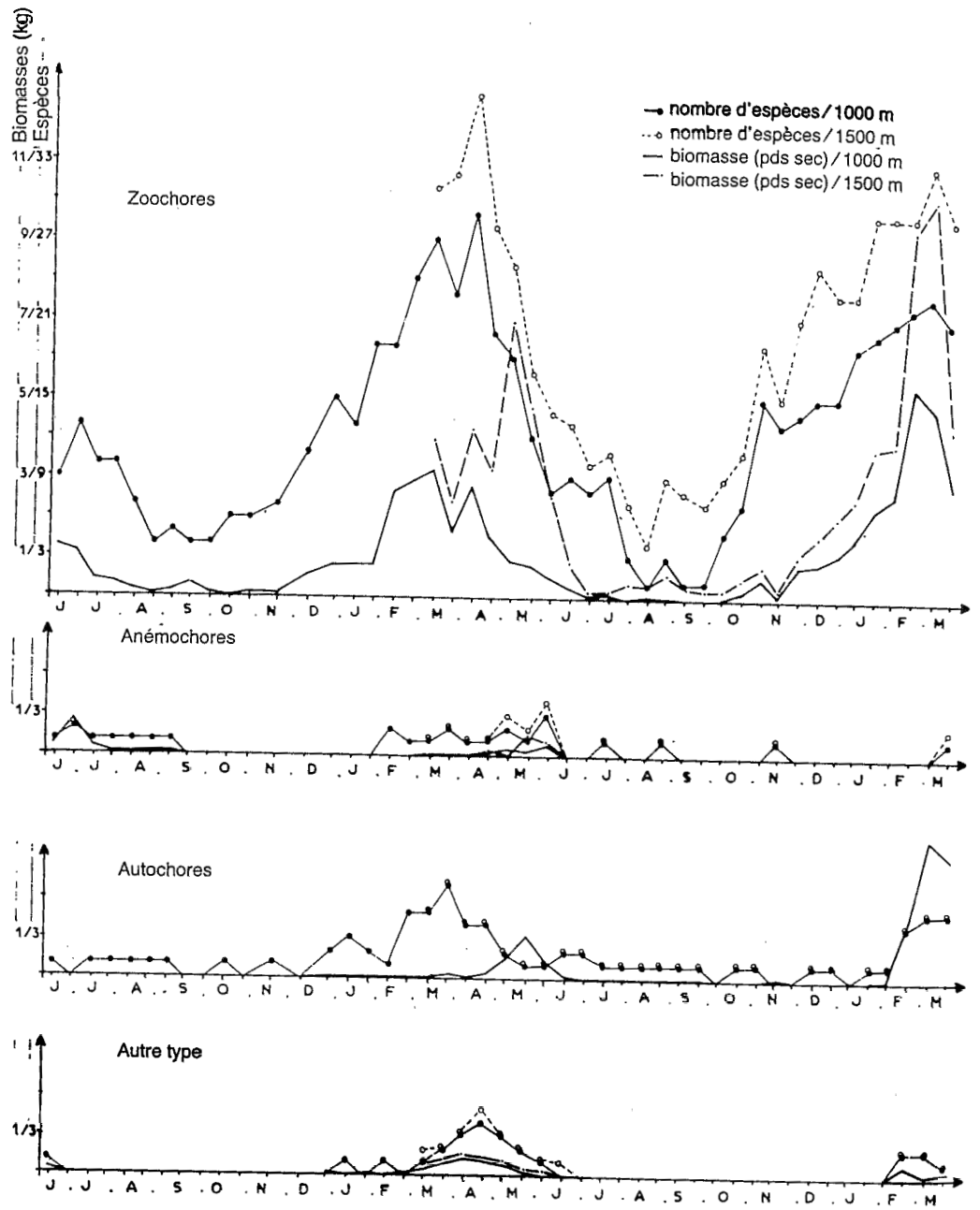


FIG. V.10 - Saisonnalité de la fructification et types de dissémination.

La figure V.7 permet encore de mettre en évidence le parallélisme très net entre les courbes en nombre d'espèces et en nombre d'individus, ce qui montre que les productions des espèces les plus abondantes sont régulièrement réparties au cours du cycle annuel.

Les données bibliographiques sur la phénologie des forêts tropicales (Koelmeyer, 1959-1960; Snow, 1966; McClure, 1966; Medway, 1972; Foster, 1973; Frankie *et al.*, 1974; Jackson, 1978-1981; Putz, 1979; Alexandre, 1980; Lieberman, 1982, par ex.) montrent que si l'existence d'une saisonnalité des floraisons et des fructifications en forêts tropicales est généralement mise en évidence, à l'exception de Putz, (1979) en Malaisie, son expression n'en demeure pas moins variable. Pour les floraisons, d'une part l'amplitude saisonnière semble d'autant plus marquée que le climat est contrasté, d'autre part le maximum de floraison interviendrait plutôt en saison sèche, sauf sous climat particulièrement sec (Burger, 1974). Pour les fructifications, la relation forêt sèche → fructification en saison sèche, forêt humide → fructification en saison des pluies (Koelmeyer, 1959-1960; Frankie *et al.*, 1974), qui s'accorde bien aux observations menées en Guyane au site Piste de Saint-Elie, n'est pas confirmée par les résultats obtenus en Côte d'Ivoire (Alexandre, 1980) ou au Ghana (Lieberman, 1982); d'autres auteurs décrivent également des comportements mixtes (Snow, 1966, à Trinidad; Jackson, 1978-1981, au Brésil).

Saisonnalité de la fructification et type biologique (fig. V.8).

Quel que soit le type biologique, la saisonnalité existe toujours, mais elle peut varier d'un type à l'autre : les ligneux érigés de faibles diamètres (espèces du sous-bois) et les épiphytes ligneux ont une fructification assez équitablement répartie au cours du cycle annuel, tandis que les lianes ont une distribution irrégulière et les grands arbres des amplitudes saisonnières très marquées. Nous ne trouvons pas, en Guyane (fig. V.7) le déphasage entre fructification des espèces des strates inférieures et supérieures signalé par plusieurs auteurs (Foster, 1973; Frankie *et al.*, 1974; Hilty, 1980; Alexandre, 1980).

Saisonnalité de la fructification et types de dissémination (fig. V.10).

Si l'on considère seulement les espèces ayant été fertiles, la répartition en fonction des types de dissémination est la suivante :

+ Zoochores	83,4 %
(à fruits pulpeux)	
+ Anémochores	6,8 %
+ Autochores	4,9 %
+ Autres*	4,9 %.

*(c'est-à-dire sans adaptation évidente à l'un des types ci-dessus).

Les espèces zoochores, bien que saisonnières, ont une production de fruit continue; les anémochores sont plus saisonnières que les zoochores, surtout si l'on ne considère que les grands arbres; les autochores présentent également une saisonnalité très nette, plus marquée également si l'on n'envisage que les grands arbres.

Références bibliographiques

- ALEXANDRE D.Y., 1980 - Rythmes de la fructification en forêt de Taï. *Terre Vie*, 34, 335-350.
- AUBREVILLE R., 1961 - Aperçus sur la forêt de la Guyane française. *Bois Forêts Trop.*, 80, 3-11.
- BENA P., 1960 - *Essences forestières de Guyane*. Imprimerie Nationale, Paris.
- BOULET R., 1978 - Existence de système à forte différenciation latérale en milieu ferralitique guyanais : un nouvel exemple de couvertures pédologiques en déséquilibre. *Sci. Sol.*, 2, 75-82.
- BOULET R., FRITSCH E., HUMBEL F.X., 1978 - Méthode d'étude et de représentation des couvertures pédologiques de Guyane française. ORSTOM, Cayenne, Multigr., 24 p.
- BOULET R., BRUGIERE J.M., HUMBEL F.X., 1979 - Relation 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. Sol.*, 1, 3-18.
- BROKAW N.W.L., 1983 - Tree falls : frequency, timing and consequences in : E.G. Leich Jr., D.M. Windsor et A.S. Rand eds. *The ecology of a tropical forest*, Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- BURGER W.C., 1974 - Flowering periodicity at four altitudinal levels in eastern Ethiopia. *Biotropica*, 6(1), 38-42.
- DAVIS T.A.W., RICHARDS P.W., 1933 - The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana : an ecological study of a limit area of tropical rain forest. Part I : *J. Ecol.*, 21(2) : 350-384. Part II : *J. Ecol.*, 22(1) 106-155.
- FOSTER R., 1973 - *Seasonality of fruit production and seed fall in a tropical forest ecosystem in Panama*. Ph. D. Thesis Duke University Durham N.C.
- 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.
- GUEHL J.M., 1981 - Etude *in situ* de la dynamique de l'eau dans le sol sous forêt primaire. Influence de la couverture pédologique sur quelques caractéristiques du drainage vertical. *Ecerex, Bull. de liaison*, ORSTOM, Cayenne, 4, 52-60.
- GUIRAUD A., SARRAILH J.M., 1980 - Inventaire forestier réalisé sur les bassins de l'opération ECEREX. Rap. multigr. CTFT, Kourou, 33 p.
- HARTSHORN G.S., 1978 - Tree falls and tropical forest dynamics, 617-638, in P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman eds, *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press.
- HILTY S.L., 1980 - Flowering and fruiting in a Premontane rain-forest in Pacific Columbia. *Biotropica*, 12(4), 292-306.
- HOLTUM R.E., 1940 - Periodic leaf change and flowering and fruiting of trees in Singapore. *Gardens Bull. Singapore*, 11, 119-175.
- HUMBEL F.X., 1978 - Caractérisation par des mesures physiques hydriques et d'enracinement, de sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. *Sci. Sol.*, 2, 83-92.
- 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 (2), 121-130.
- KLINGE H., RODRIGUES W.A., 1973 - Biomass estimation in a central Amazonian rain forest. *Acta Cient. Venezuelana*, 24, 225-237.
- KLINGE H., RODRIGUES W.A., 1974 - Phytomass estimation in a central Amazonian rain forest. In : *IUFRO, Biomass studies* (H.E. Young es.) Univ. Press, Orono, Maine, 339-350.
- KLINGE H., RODRIGUES W.A., BRUNIG E., FITTKAU E., 1975 - Biomass and structure in a central Amazonian rain forest in : *Ecological studies* vol. II Tropical Ecological Systems, 115-121.
- KOELMEYER K.O., 1959 - Flowering in the principal forest communities of Ceylon. *The Ceylon forester*, IV(2), 157-189.
- KOELMEYER K.O., 1960 - The periodicity of leaf change and flowering in the principal forest communities of Ceylon. *The Ceylon forester*, IV(4), 308-364.
- LAUDELOUT H., MEYER J., 1954. - Les cycles d'éléments minéraux et de matière organique en forêt équatoriale congolaise. 5^e Congr. Int. Sci. Sol., 2, 267-272.
- LEMEE, HUTTEL C., BERNHARD-REVERSAT F., 1975 - Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de basse Côte d'Ivoire. *Terre Vie*, 29, 169-264.
- LESCURE J.P., 1981. - La végétation et la flore dans la région de la piste de Saint-Elie, Guyane française. *Ecerex, Bull. de liaison ORSTOM Cayenne*, 3, 4-24.
- LESCURE J.P., PUIG H., RIERA B., LECLERC D., BEECKMAN F., BENETEAU A., 1983 - La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. *Acta Oecol., Oecol. Gén.*, Vol. 4, t. 3, 237-251.
- LESCURE J.P., BOULET R., 1985 - Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in french Guiana. *Biotropica*, 17(2), 154-164.
- LIEBERMAN D., 1982 - Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *J. Ecol.*, 70(3), 791-806.
- MacCLURE H.E., 1966 - Flowering, fruiting and animals in the canopy of tropical rain forest. *Malaysian forester*, 29, 182-203.
- MEDWAY L., 1972 - Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4, 117-146.
- MILTON K., WINDSOR D.M., MORRISON W., ESTRIBI M.A., 1982 - Fruiting phenologies of two Neotropical *Ficus* species. *Ecology*, 63(3), 752-761.
- NYE P.H., 1961 - Organic matter and nutrient cycles under moist tropical forest. *Plant Soil*, 13(4), 333-346.
- OHLER F.M.J., 1980 - Phytomass and mineral content in untouched forest. *CELOS* raporten n° 132. Univ. van Suriname, 43 p.
- OLDEMAN R.A.A., 1974 - *L'architecture de la forêt guyanaise*. Mem. ORSTOM, n° 74. ORSTOM Paris, 204 p.
- OLSON J.S., 1963 - Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44, 322-331.
- PUIG H., 1979 - Production de litière en forêt guyanaise : résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse*, T 115 (3-4), 106-113.
- PUIG H., PREVOST M.F., 1986 - Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane. *Mémoires du Muséum, Sér. A, Zoologie*, T 132, 159-171.
- PUTZ F.E., 1979 - A seasonality in Malaysian tree phenology. *Malaysian forester*, vol. 42, n° 1.
- RICHARDS P.W., 1952 - *The tropical rain forest*. Cambridge Univ. Press, 450 p.

- RIERA B., 1983 - A propos des châblis en forêt guyanaise, Piste de St-Elie. *Mémoires du Muséum*, Sér. A, Zoologie T 132, 109-114.
- ROCHE M.A., 1982 - Evapotranspiration réelle de la forêt amazonienne en Guyane. *Cah. ORSTOM, Ser. Hydrol.*, Vol. XIX, n° 1, 37-44.
- ROLLET B., 1969. - *Etudes quantitatives d'une forêt dense sempervirente de la Guyane vénézuélienne*. Thèse de doctorat d'Etat, Faculté des Sciences Toulouse, 619 p.
- SABATIER D., PUIG H., 1983 - Phénologie et saisonnalité de la floraison et de la fructification en forêt dense guyanaise. *Mémoire du Muséum*. Sér. A, Zoologie T 132, 173-184.
- SABATIER D., 1983 - *Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses*. Thèse de 3^e cycle, U.S.T.L., Montpellier, 238 p.
- SCHULTZ J.P., 1960 - Ecological studies on rain forest in northern Suriname. *Verhand. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk.*, Ser. 2, 53, 1-267.
- SMYTHE N., 1970 - Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Am. Nat.*, 104 (935), 25-36.
- SNOW D.W., 1966 - A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in a tropical forest. *Oikos*, 15, 274-281.
- TORQUEBLAU M., 1981 - *Analyse architecturale de la forêt de los Tuxtlas (Veracruz), Mexique*. Thèse de 3^e cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 185 p.