

## Vegetation Pionniere et Graines du Sol en Forêt Guyanaise<sup>1</sup>

Hubert de Foresta

Laboratoire de Botanique et Laboratoire ECOTROP, 163, rue Auguste Broussonet, 34000 Montpellier, France

et

Marie-Françoise Prevost

O.R.S.T.O.M., BP. 165, 97323 Cayenne, France

### RESUME

L'étude des relations entre végétation pionnière et graines dormantes du sol dans la région de la piste de St. Elie, Guyane française, montre que:

1. En tous points de forêt primaire existe un stock de graines d'espèces pionnières important (150 à 200 graines/m<sup>2</sup>) la proximité d'une végétation pionnière provoquant un enrichissement sensible de ce stock dans une bande relativement étroite (doublement à 50 m, mais stock d'effectif équivalent entre 500 et 6000 m).
2. Les arbres pionniers adultes situés dans d'anciens chablis contribuent à l'hétérogénéité du stock en provoquant un enrichissement localisé très important, qui peut être perceptible dans un rayon de plus de 30 m.
3. Le stock évolue rapidement dans les premières années suivant un défrichement en forêt primaire; il est reconstitué quantitativement dès la deuxième année, et, à neuf ans, il est quatre à cinq fois plus important qu'en forêt primaire, enrichi en espèces pionnières à vie courte et fructification précoce, mais appauvri en espèces pionnières à vie longue et fructification tardive.

### ABSTRACT

The study of the relationship between pioneer vegetation and dormant seeds in the soil in the area of the St. Elie track, French Guiana, shows that:

1. In all points of the primary forest, one finds a major seed stock of pioneer species (150 to 200 seeds/m<sup>2</sup>); the proximity of pioneer vegetation creates a substantial increase of the seed stock in a comparatively narrow strip of soil (doubling of the seeds within 50 m, but the seed stock ratio is unchanged between 500 and 6000 m).
2. Adult pioneers in old forest gaps further stock heterogeneity through major enrichment in a limited area which may cover a 30-m range or more.
3. The stock evolves rapidly in the first years following the primary forest clearing, it is quantitatively replenished from the second year onwards, and after nine years, it is 4 to 5 times greater than in the primary forest, enriched with short-lived and early-bearing pioneer species, but impoverished in long-lived and late-bearing species.

À LA SUITE DES OBSERVATIONS de Symington (1933) en Malaisie, de nombreuses études sur la présence de graines dans le sol ont été menées en divers points du monde tropical (cf. par exemple Guevara-Sada et Gomez-Pompa 1972, Liew 1973, Hopkins et Graham 1983). Ces divers travaux permettent actuellement de considérer comme une constante l'existence, dans les premiers centimètres du sol des forêts tropicales humides, d'un stock important composé presque exclusivement de graines dormantes<sup>2</sup> d'arbres et arbustes pionniers. Ces arbres sont très peu abondants en forêt primaire en raison de leurs exigences écologiques, leur héliophilie stricte ne leur permettant en effet de se

développer que dans les chablis ("forest gaps") de grande taille. Les quelques données écophysiologiques concernant ces espèces (cf. par exemple Bazzaz et Pickett 1980, Vazquez-Yanes 1980, Whitmore 1983) montrent que la dormance de leurs graines est due aux conditions microclimatiques créées par le couvert forestier—faibles valeurs du rapport lumière rouge/rouge lointain, et de l'amplitude journalière de température—et que la rupture de ce couvert, à la suite d'un chablis ou d'un défrichement, permet leur germination.

Dans cet article qui présente une partie des résultats d'une étude plus vaste sur les relations entre vertébrés frugivores et régénération forestière en Guyane française (de Foresta *et al.* 1984), nous abordons l'étude de l'influence de la végétation pionnière sur le stock de graines du sol par l'examen de trois questions: (1) Quelle est l'influence sur le stock en forêt primaire, de la distance par rapport à une végétation pionnière, "source" importante de graines de espèces pionnières? (2) Quelle est l'in-

<sup>1</sup> Received 18 February 1985, revision accepted 27 July 1985.

<sup>2</sup> Le terme "dormance" est ici utilisé dans le sens de Amen, cité par Harper (1977): état dans lequel les diaspores ne peuvent germer, malgré les conditions d'humidité, de température et d'oxygène favorables à leur croissance végétative.

ORSTOM Documentation



010004382

BIOTROPICA 18(4): 279-286 1986 279

Fonds Documentaire ORSTOM  
Cote: Bx4382 Ex: 1

fluence locale sur le stock en forêt primaire, de la présence d'arbres pionniers matures dans d'anciens chablis? (3) Comment évolue le stock dans les premières années suivant un défrichement?

## PRESENTATION DU TERRAIN D'ETUDE

Le travail présenté ici a été réalisé en forêt guyanaise, à 20 km de Sinnamary, dans la région de la piste de St. Elie, 5°30'N, 53°W.

Avec une température moyenne annuelle de 26°C et une amplitude annuelle faible (<2°C), le climat est caractérisé par l'alternance d'une saison sèche-marquée qui dure environ trois mois (15 août–15 novembre), et d'une saison des pluies sur le reste de l'année; cette dernière est généralement divisée en deux périodes pluvieuses, par suite d'un fléchissement de la pluviosité en février, mars ou avril (Boye *et al.* 1979). Depuis 1977, des pluviographes, installés pour l'opération ECEREX (Sarrailh 1980) dans la zone d'étude, permettent d'estimer les précipitations moyennes annuelles à 3450 mm, réparties sur un total de 254 jours de pluie (Lescure *et al.* 1983).

Le relief est constitué de petites collines et plateaux d'altitude faible et de pente pouvant occasionnellement atteindre 50 pour cent. Le sol, sur schistes (Boulet *et al.* 1979) est ferrallitique, avec une fertilité chimique faible (Blancaneaux 1979); il est caractérisé dans la région par sa répartition en deux types de drainage (Boulet 1978); drainage vertical libre et drainage vertical bloqué, ce dernier étant associé à une dynamique de l'eau superficielle et latérale.

La forêt considérée comme primaire (Lescure *et al.* 1983), fait partie intégrante du bloc forestier guyanais qui s'étend sur plus de 90 pour cent du territoire (de Granville 1979). Sa voûte irrégulière s'étale à 25–30 m de haut, parsemée d'arbres émergents atteignant 45–50 m. Elle est dominée floristiquement par trois familles: Lecythidaceae, Caesalpiniaceae et Chrysobalanaceae, qui rassemblent 62 pour cent des arbres de diamètre (DBH) supérieur à 20 cm (Lescure *et al.* 1983, Sabatier 1983); les petits diamètres sont représentés principalement par les Violaceae, Annonaceae et Myristicaceae, qui regroupent la majeure partie des arbres du sous-bois (Prevost *et al.* 1979).

La végétation pionnière est composée d'une bande d'environ 20 m de large de chaque côté de la piste (ouverte en 1973), et d'un petit nombre de parcelles expérimentales plus récentes, de faible surface, situées au voisinage immédiat de la piste—opération ECEREX (Sarrailh 1980). Cette végétation est dominée par un petit nombre d'espèces arborées dont les principales caractéristiques sont résumées dans le tableau 1. Ces espèces sont toutes chiropérochores ou ornithochores (Prevost 1983), et leurs graines ont déjà été mises en évidence dans le sol de la

forêt primaire voisine (Prevost 1981). En forêt primaire, on retrouve occasionnellement ces espèces pionnières, qui marquent alors l'emplacement d'anciens grands chablis (Brokaw 1982). La fréquence de ces grands chablis est estimée, pour la forêt de la piste de St. Elie, à 2/10 ha/an (Riera 1983).

## METHODOLOGIE

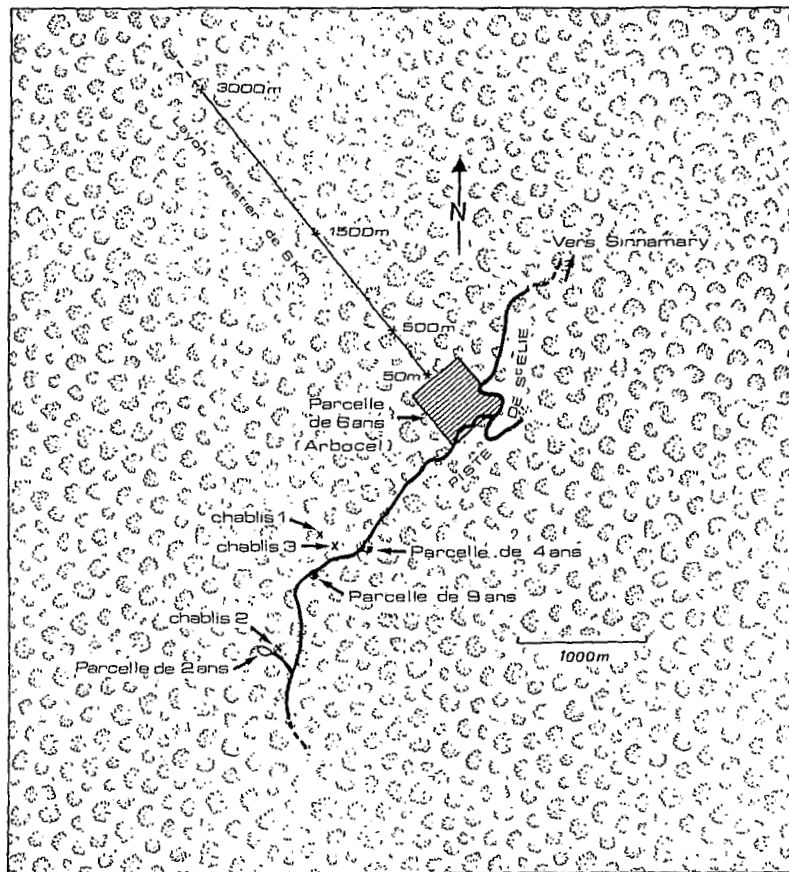
144 échantillons de sol superficiel (25 cm × 25 cm × 2 cm) ont été prélevés en forêt primaire ainsi que dans des végétations pionnières d'âges différents; bien qu'il existe des graines viables à des profondeurs plus importantes, nous nous sommes limités, après exclusion de la litière, aux deux premiers centimètres de sol, zone où est concentrée la majeure partie des graines (Holthuijzen et Boerboom 1982). Les prélèvements étaient effectués dans la journée et répartis le soir même sur des placettes de 50 cm × 25 cm, isolées du sol par une toile plastique sur laquelle était étalée une couche d'environ 1 cm de sable provenant du lit d'une rivière voisine. Situé en bordure de piste et en plein découvert dans des conditions favorables à la germination de graines d'espèces pionnières, l'ensemble du dispositif était abrité par un tissu moustiquaire transparent à maille fine (<1 mm), de façon à laisser passer la pluie et à limiter l'apport de graines extérieures; cet apport était par ailleurs contrôlé sur douze placettes témoins n'ayant reçu que du sable de rivière.

Les échantillons furent prélevés dans les situations suivantes (Fig. 1):

1. En forêt primaire, à différentes distances (50 m, 500 m, 1500 m, 3000 m, 6000 m) d'une parcelle de 25 ha, âgée de six ans (Arboce), source importante de graines d'espèces pionnières; pour chaque distance, seize échantillons étaient prélevés au hasard; pour chacun de ces échantillons, la parcelle de 25 ha représentait la zone de végétation pionnière la plus proche.
2. Dans trois anciens chablis, caractérisés respectivement par un *Cecropia obtusa* Trec. (♀) de 25 m de haut, un *Laetia procera* (P. et E.) Eichler de 30–35 m et un *Bellucia* sp. (H.F.637) de 30–35 m, et un groupe de cinq *Miconia fragilis* Naud. de 25–30 m. Le *Cecropia* d'une part, le *Laetia* et le *Bellucia* d'autre part, sont parfaitement intégrés à la structure de la forêt primaire environnante, et seul leur statut d'espèce pionnière témoigne d'anciennes trouées (estimées à 20–25 ans pour la première et à plus de cinquante ans pour la seconde). Les *Miconia*, quant à eux, forment une phase structurellement bien individualisée; il s'agit là d'un grand chablis, dont on peut estimer l'âge à environ 20–25 ans et la taille à environ 1000 m<sup>2</sup>.
3. Dans des parcelles en régénération naturelle après coupe, de deux, quatre, six, et neuf ans. La parcelle de deux ans (1 ha) est caractérisée par la domination

TABLEAU 1. Principales caractéristiques des arbres et arbustes pionniers les plus abondants dans la région de St. Elie; trois ans après coupe, ces quinze espèces représentaient, sur la parcelle de 25 ha Arbocel, 85% du total des arbres et arbustes.

Espèce	Famille	Durée de vie (ans)	Première fructification (années)	Hauteur max. (mètres)	Type de fruit	Taille des graines (mm)	Principaux agents disséminateurs	Présence dans le stock
<i>Cecropia obtusa</i> Trec.	Moraceae	25-30	3-4	25-30	Polyakène	<2	chauve-souris (+oiseaux)	Présent
<i>Cecropia sciadophylla</i> (Mart.)	Moraceae	25-30	4-5	25-30	Polyakène	<2	oiseaux	Présent
<i>Vismia sessilifolia</i> (Aubl.) D.C.	Hypericaceae	25-30	3	20-25	Baie	<2	chauve-souris	Présent
<i>Vismia guyanensis</i> (Aubl.) Choisy	Hypericaceae	25-30	3	20-25	Baie	<2	chauve-souris	Présent
<i>Vismia latifolia</i> (Aubl.) Choisy	Hypericaceae	25-30	3	20-25	Baie	<2	chauve-souris	Présent
<i>Gouppia glabra</i> Aubl.	Celastraceae	<100?	?	35-40	Baie	<2	oiseaux	Présent
<i>Laetia procera</i> (P. et E.) Eichler	Flacourtiaceae	<100?	?	30-35	Capsule	2<, <5	oiseaux	Présent
<i>Xylopia nitida</i> Dun.	Annonaceae	<50?	?	25-30	Follicule	2<, <5	oiseaux	Présent
<i>Palicourea guyanensis</i> Aubl.	Rubiaceae	15-20	2-3	15-20	Drupe	2<, <5	oiseaux	Absent?
<i>Iseria spiciformis</i> D.C.	Rubiaceae	15-20	2-3	10-15	Drupe	<2	oiseaux	Absent?
<i>Loreya mespiloides</i> Miq.	Melastomaceae	10-15	3-4	5-10	Baie	<2	oiseaux (+marsupiaux)	Présent
<i>Miconia fragilis</i> Naud.	Melastomaceae	25-30	7-8	25-30	Baie	<2	oiseaux	Présent
<i>Solanum subinerme</i> Jacq.	Solanaceae	3-4	<1	4-6	Baie	2<, <5	chauve-souris	Présent
<i>Solanum rugosum</i> Dun.	Solanaceae	3-4	<1	4-6	Baie	2<, <5	chauve-souris	Présent
<i>Solanum argenteum</i> Poin.	Solanaceae	5	<1	5-10	Baie	2<, <5	oiseaux	Présent



 Forêt Primaire

FIGURE 1. Zone d'études "Piste de St. Elie." Position des prélèvements de sol superficiel, en forêt primaire, dans trois chablis, et dans des parcelles en régénération après coupe à différents âges.

de l'espèce *M. fragilis*, très probablement due à la proximité du chablis cité plus haut; quatre échantillons ont été prélevés à 50 m (A) de ce chablis et quatre à 150 m (B). Dans la parcelle de quatre ans (1600 m<sup>2</sup>), où la régénération est homogène, huit échantillons ont été prélevés au hasard. Le recrû développé sur la parcelle de six ans (Arbocel, 25 ha) est très hétérogène (de Foresta 1981, 1983, 1984); quatre prélèvements ont été effectués dans chacun des types de végétations suivants: groupement ligneux fermé à une strate basse (2 m) (site 1), groupement ligneux fermé à une strate de hauteur moyenne (7 m) (site 2), groupement ligneux ouvert (site 3), et groupement ligneux fermé à deux strates hautes (8-12 m) (site 4). Enfin, huit échantillons ont été prélevés au hasard dans la parcelle de 9 ans, physionomiquement homogène, située dans la végétation pionnière du bord de piste.

L'expérience était mise en place entre le 18 et le 20

mars 1983, les pluies, quotidiennes et abondantes en cette saison, entretenant une humidité particulièrement favorable à la germination. Un premier relevé était effectué après un mois et demi (le 29.4.1983), et, à ce stade, si la majorité des plantules étaient apparues, bien peu étaient identifiables. Pour des raisons pratiques, l'expérience n'a pu être suivie que par un deuxième relevé après trois mois et demi (le 2.7.1983); cet inventaire permettait d'identifier les plantules présentes, mais révélait une mortalité importante, de sorte que seuls les grands traits de la composition spécifique du stock seront abordés ici.

## RESULTATS

Les quantités de plantules d'arbres et arbustes pionniers issues du stock de graines du sol à un mois et demi sont exprimées dans les tableaux 2, 3, 4. Ces tableaux appellent deux remarques d'ordre général: (1) Le dispositif expé-

TABLEAU 2. Stock en forêt primaire, à différentes distances d'une végétation pionnière (16 échantillons pour chaque distance).

Nombre de germinations (graines/m <sup>2</sup> )	Distance en forêt par rapport à la végétation pionnière Arbocel (en mètres)				
	6000	3000	1500	500	50
Moyenne	160	205	169	163	331
Ecart type	50	176	104	73	134
Minimum	64	64	32	80	112
Maximum	256	784	368	368	576

imental n'a pas permis d'éviter complètement l'intrusion de graines extérieures; néanmoins le faible nombre de plantules apparues sur les parcelles témoins (32 par m<sup>2</sup>) comparé aux autres placettes permet d'analyser les résultats avec suffisamment de sécurité. (2) Dans toutes les situations étudiées, l'importance des écarts entre échantillons de même provenance montre la très grande variabilité du stock sur de petites surfaces.

En ce qui concerne la forêt primaire, le tableau 2 montre qu'en tout point existe un stock important qu'on peut estimer en moyenne à 150-200 graines par m<sup>2</sup>—estimation par défaut: toutes les graines n'ont probablement pas germé, et seuls les deux premiers centimètres de sol ont été pris en compte. Le stock est considérablement enrichi dans les anciens chablis (Tableau 3); cet enrichissement localisé, directement associé à la durée de la phase de production de graines ainsi qu'à la densité en arbres pionniers, dépend de l'âge et des dimensions de la trouée initiale; dans le cas d'un grand chablis, le stock peut être encore, à 30 m de la trouée, deux à trois fois plus important que la moyenne (chablis 2). Enfin, la proximité d'une végétation pionnière, "source" importante de graines, entraîne également un enrichissement du stock de base (doublement à 50 m), limité à une distance relativement faible (inférieure à 500 m) (Tableau 2).

Sous végétation pionnière (Tableau 4), la tendance générale est à une augmentation dans le temps de la quantité de graines du sol superficiel. Il n'existe pas de

TABLEAU 3. Stock en forêt primaire, dans d'anciens chablis marqués par des pionniers adultes, et à 30 m de la lisière des mêmes chablis (4 échantillons pour chacune de ces situations). Stock sous des végétations pionnières de différents âges; le témoin (12 placettes couvertes de sable de rivière) correspond à l'ensemble du dispositif expérimental (2a, 2b, 2c).

Nombre de germinations (graines/m <sup>2</sup> )	Chablis 1 Cecropia obtusa		Chablis 2 Miconia fragilis		Chablis 3 Laetia procera	
	0	30 m	0	30 m	0	30 m
Moyenne	380	156	2008	500	372	196
Ecart type	156	53	522	118	30	153
Minimum	272	80	1472	416	352	64
Maximum	608	192	2560	672	416	384

données concernant l'évolution du stock dans les premières semaines suivant un défrichement; cependant on peut penser qu'il subit une réduction considérable, liée à la germination d'un grand nombre de graines contenues dans le sol superficiel. Par ailleurs, si le défrichement est suivi d'un brûlis, le stock disparaît presque complètement, la grande majorité des graines ne résistant pas aux hautes températures associées au feu (Lopez-Quiles et Vazquez-Yanes 1976; de Foresta 1981, 1983; Uhl *et al.* 1981). Dans la parcelle de deux ans, qui avait subi un brûlis, le stock est déjà quantitativement équivalent (site B) à celui trouvé en forêt primaire. Il faut noter qu'à ce stade, très peu d'espèces ayant commencé à fructifier sur la parcelle (*Solanum* spp.), la plupart des graines présentes proviennent d'une dispersion postérieure au défrichement. Le grand nombre de plantules issues des échantillons prélevés sur le site A est dû aux cinq *M. fragilis* en pleine production de graines situés à environ 50 m de là. La comparaison de ces échantillons (1550 graines par m<sup>2</sup>) et de ceux prélevés en forêt primaire à 30 m de ce groupe de *Miconia* (500 graines/m<sup>2</sup>) montre que les caractéristiques de la dissémination de cette espèce varient en fonction du type de couvert. Le nombre relativement faible de graines viables dans la parcelle de quatre ans pourrait

TABLEAU 4. Stock sous des végétations pionnières de différents âges (4 échantillons pour chaque situation dans les parcelles de 2 et 6 ans; 8 échantillons pour chacune des deux autres parcelles); le témoin (12 placettes couvertes de sable de rivière) correspond à l'ensemble du dispositif expérimental (Tableaux 2, 3, et 4).

Nombre de germinations (graines/m <sup>2</sup> )	2 ans			Arbocel (6 ans)				9 ans	Témoin
	A	B	4 ans	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4		
Moyenne	1552	204	196	2460	340	228	372	892	32
Ecart type	583	147	107	1176	66	145	194	231	18
Minimum	1104	64	48	1056	256	80	112	496	8
Maximum	2400	368	384	3856	400	368	576	1216	64

TABLEAU 5. Composition floristique du stock de graines du sol. Relevé effectué trois mois et demi après le début de l'expérience.<sup>a</sup>

Nombre moyen de germinations (graines/m <sup>2</sup> )	Distance (m) à la parcelle 6 ans												Té- moins							
	6000			3000			1500			500				50						
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B		A	B	A	B	A	B	
<i>Cecropia</i> spp.	35	25	40	39	127	100	16	56	36	28	24	16	4	16	40	24	68	36	160	1
<i>Solanum</i> spp.	10	5	4	3	39	8	8	28	24	12	8	80	92	14	76	4	52	64	48	2
Melastomaceae	44	49	32	28	43	36	20	864	152	272	36	716	568	64	0	20	40	52	128	19
<i>Vismia</i> spp.	32	8	9	8	22	4	16	12	8	12	4	8	0	20	12	8	36	28	22	5
<i>Goussia glabra</i>	0	1	3	1	3	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Laetia procera</i>	2	4	0	6	1	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gramineae	6	5	1	1	4	28	16	12	4	8	4	302	28	4	64	0	60	8	20	3
<i>Scleria</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	4	20	0	0	0	0	0	1056	0	44	0	0	0
Indéterminés	11	6	8	11	7	4	16	0	4	0	0	0	0	4	0	72	0	8	20	1
Total 2/07	140	113	97	97	140	180	96	976	248	236	84	1128	622	122	1248	128	308	196	398	31
Total 29/04	160	205	169	163	331	380	156	2008	500	372	196	2252	1020	196	3060	228	556	368	892	34

<sup>a</sup> L'interprétation de ce tableau est limitée par la forte mortalité intervenue entre le premier (29-04-1983) et le second relevé (02-07-1983).

s'expliquer par l'absence de contact direct avec toute végétation pionnière, cette parcelle de taille réduite (1600 m<sup>2</sup>) se trouvant isolée en forêt primaire. Enfin, dans la parcelle de six ans, le groupement correspondant au site 1 est en voie de disparition, les *Solanum* qui le composent étant morts ou en train de mourir; ces *Solanum* ont eu le temps de produire des millions de graines qui expliquent l'importance locale du stock—en quatre ans, un individu de *Solanum rugosum* produit environ 2.3 millions de graines (Prevost 1983).

Du point de vue floristique (Tableau 5), le stock en forêt primaire est dominé par les deux espèces de *Cecropia* présents dans tous les échantillons avec environ 50 pour cent de l'effectif de graines, ce qui est en accord avec les résultats précédents de Prevost (1981) dans la même région, et avec ceux d'Holthuijzen et Boerboom (1982) au Surinam. Les autres espèces pionnières présentent une répartition beaucoup plus hétérogène, que nos résultats ne permettent pas d'analyser avec plus de précision. Cependant, on peut noter que les trois espèces de *Solanum* abondantes au sein de la végétation pionnière de la région (Tableau 1) ne semblent pas faire partie du stock en forêt primaire: leurs graines sont présentes dans le sol de toutes les végétations pionnières étudiées, mais sont absentes de tous les échantillons prélevés en forêt primaire à plus de 50 m d'une parcelle en recrû. Ces *Solanum* se sont probablement propagés depuis l'ouverture de la piste de St. Elie (1973), à partir de la zone côtière (de Foresta *et al.* 1984). Dans les premiers chablis et à leur proximité, le stock est très nettement enrichi en graines provenant des arbres pionniers présents. Enfin, dans les zones en régénération après coupe, le stock s'enrichit progressivement, en parallèle avec la maturation des espèces présentes (Tableau 1), d'abord en *Solanum*, puis en *Vismia*, enfin en *Cecropia* et Melastomaceae.

Les herbacées n'ont pas été prises en compte dans le tableau 2; elles sont pratiquement absentes des échantillons prélevés en forêt primaire (chablis compris), ainsi que dans les parcelles de quatre et neuf ans. Par contre, elles peuvent être localement très abondantes (Poaceae, Cyperaceae) dans les deux autres parcelles: jusqu'à 2500 graines par m<sup>2</sup> dans la parcelle de deux ans, ainsi que sur le site 1 dans la parcelle de six ans.

## DISCUSSION

Parmi les nombreuses études mettant en évidence l'existence d'un stock de graines dans le sol des forêts tropicales humides, trois seulement tiennent compte de la distance par rapport à une végétation pionnière: Cheke *et al.* (1979) en Thaïlande, Ashton (1978) en Malaisie, et Holthuijzen et Boerboom (1982) au Surinam relèvent la présence de graines d'espèces pionnières dans des échantillons de sols prélevés respectivement à 175 m, 500 m et 2 km à

l'intérieur d'une forêt primaire. L'expérience décrite ici montre qu'il existe un stock important, inchangé entre 500 m et 6 km—aux variabilités locales près. Or, cette distance de 6 km est largement supérieure aux distances moyennes de transport des graines par les animaux connus pour être impliqués (chauve-souris et oiseaux) dans la dissémination des espèces pionnières en Guyane (de Foresta *et al.* 1984). Dès lors, nos résultats permettent d'affirmer que le stock n'est pas le résultat d'un simple "effet de bordure"—végétation pionnière/forêt primaire—et qu'il existe partout en forêt primaire. Ce stock est alimenté, via les animaux disséminateurs dont la biologie conditionne la répartition spatiale des graines, par les arbres pionniers développés dans les chablis; ces pionniers provoquent par ailleurs un enrichissement localisé du stock, dans l'espace et dans le temps, contribuant ainsi à son hétérogénéité.

Le rôle exact des graines dormantes dans le sol superficiel forestier quant à la colonisation des trouées naturelles est encore discuté (Whitmore 1975, 1982, 1983; Hartshorn 1978, 1980). On sait depuis longtemps (Kramer 1933) que les espèces pionnières dominent la régénération dans les grands chablis, où elles peuvent provenir soit des graines du sol, soit de graines dispersées postérieurement à la trouée. Des données récentes (Putz 1983) montrent que les zones de sol retourné par le déracinement des arbres dans les grands chablis constituent des microsites préférentiels pour la germination des graines du sol; c'est donc essentiellement au niveau de ces microsites que le stock a la possibilité de s'exprimer. A partir des données de Putz (1983) sur la surface moyenne de sol perturbé par le déracinement d'un arbre (16 m<sup>2</sup>), et de celles de Riera (1983), sur la fréquence des arbres déracinés en forêt primaire de la piste de St. Elie (0.33 ha/an), on peut estimer le nombre de graines du stock trouvant des conditions favorables à leur germination à mille par hectare et par an, sur un total de deux millions de graines par hectare (200 graines/m<sup>2</sup>). Si les investissements reproductifs relatifs des arbres forestiers et des arbres pionniers sont probablement du même ordre, leur expression s'effectue de manière bien différente: schématiquement, les espèces forestières que l'on peut considérer comme présentant une stratégie reproductive de type K (Hallé *et al.* 1978) produisent un petit nombre de grosses graines riches en réserves; alors que les espèces pionnières (stratégie r) produisent un très grand nombre de petites graines sans (ou presque sans) réserves. L'estimation précédente illustre bien ce dernier type de stratégie, et permet

de souligner le formidable "gaspillage" de graines qu'implique la niche écologique pionnière en forêt tropicale humide. Il faut noter que ce "gaspillage" relatif constitue en même temps une préadaptation remarquable aux conditions créées depuis l'extension des interventions humaines sur la forêt, et explique en grande partie l'expansion rapide et massive des espèces pionnières dans toute la zone tropicale humide. Les microsites favorables au développement de ces espèces sont beaucoup plus abondants dans les défrichements que dans les chablis, et le stock de graines du sol joue alors un rôle prépondérant dans la régénération, rôle d'autant plus important que la surface ouverte est grande (de Foresta 1981, 1983; Uhl *et al.* 1981).

A la suite d'un défrichement, le stock évolue rapidement. Si la coupe est suivie d'un brûlis et d'une mise en culture, le stock augmente rapidement en nombre et s'enrichit en espèces herbacées (Uhl et Clark 1983). Si la parcelle est laissée en régénération naturelle, nos résultats montrent qu'il est reconstitué sur le plan quantitatif dès la deuxième année, et qu'à neuf ans il est quatre à cinq fois plus important qu'en forêt primaire, enrichi en espèces pionnières à vie courte et fructification précoce, mais appauvri en espèces pionnières à vie longue et fructification tardive. Ainsi, la composition floristique de recrû à la suite d'un deuxième défrichement, sera très différente de celle du recrû initial, et variera en fonction de la durée séparant les deux interventions: après deux ans, la régénération sera dominée par les herbacées et les *Solanum*, après quatre à six ans, par les *Solanum*, *Vismia*, *Melastomaceae* et *Cecropia*, après neuf ans, par les *Vismia*, *Cecropia* et *Melastomaceae*. Enfin, il faut noter qu'un deuxième défrichement supprimerait presque totalement du recrû ultérieur les espèces pionnières à vie longue, et notamment les espèces présentant un intérêt économique (*L. procera*, *Goupia glabra*).

## REMERCIEMENTS

Nos travaux ont été financés par le Centre National de la Recherche Scientifique (H. de Foresta: convention de travail et mission du laboratoire ECOTROP-CNRS) et par l'Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération—ORSTOM (M. F. Prevost). Nous tenons à remercier pour son aide l'ensemble du personnel du Centre ORSTOM de Cayenne, ainsi que Francis Hallé et Pierre Charles-Dominique, pour leurs remarques constructives concernant le manuscrit.

## BIBLIOGRAPHIE

- ASHTON, P. S. 1978. Crown characteristics of tropical trees. In Tomlinson et Zimmerman (Eds.). *Tropical trees as living systems*, pp. 591-615. Cambridge University Press.
- BAZZAZ, F. A., ET PICKETT S. T. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession. A comparative review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 287-310.

- BLANCANEUX, P. 1979. Les facteurs de la pédogénèse. In C.N.R.S.-O.R.S.T.O.M. (Eds.). Atlas de la Guyane.
- BOULET, R. 1978. Existence de systèmes à forte différenciation latérale en milieu ferrallitique guyanais: Un nouvel exemple de couverture pédologique en déséquilibre. Sciences du Sol. Bull. de l'A.F.E.S. 2: 75-82.
- , J. M. BRUGIERE, ET F. X. HUMBEL. 1979. Relations entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale. Sciences du Sol. Bull. de l'A.F.E.S. 1: 3-18.
- BOYE, M., G. CABAUSSEL, ET Y. PERROT. 1979. Climatologie. In C.N.R.S.-O.R.S.T.O.M. (Eds.). Atlas de la Guyane.
- BROKAW, N. V. L. 1982. The definition of a treefall gap and its effects on measures of forest dynamics. Biotropica 14: 158-160.
- CHEKE, A. S., N. WERACHAI, ET C. YANKOSES. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under the canopy of primary tropical rainforest in northern Thailand. Biotropica 11: 88-95.
- DE FORESTA, H. 1981. Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide. ARBOCEL. Guyane française. Thèse de 3ème cycle, U.S.T.L., Montpellier.
- . 1983. Hétérogénéité de la végétation pionnière en forêt tropicale humide: Exemple d'une coupe papetière en forêt guyanaise. Acta Oecologica, Oecol. Applic. 4: 221-235.
- . 1984. Heterogeneity in early tropical rainforest regeneration after cutting and burning, Arbocel, French Guiana. In Tropical rain forest—The Leeds symposium, pp. 242-253. A. C. Chadwick and S. L. Sutton (Eds.), Leeds Philosophical and Literary Society, Leeds.
- , P. CHARLES-DOMINIQUE, C. ERARD, ET M. F. PREVOST. 1984. Zoochorie et premier temps de la régénération naturelle après coupe, en forêt guyanaise. Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 39: 369-400.
- DE GRANVILLE, J. J. 1979. Végétation. In C.N.R.S.-O.R.S.T.O.M. (Eds.). Atlas de la Guyane.
- GUEVARA-SADA, S., ET A. GOMEZ-POMPA. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Vera Cruz, Mexico. J. Arnold Arbor. 53: 312-335.
- HALLÉ, F., R. A. A. OLDEMAN, ET P. B. TOMLINSON. 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.
- HARTSHORN, G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. In P. B. Tomlinson et M. H. Zimmerman (Eds.). Tropical trees as living systems, pp. 617-638. Cambridge University Press, Cambridge.
- . 1980. Neotropical forest dynamics. Biotropica 12: 23-30.
- HOLTHUIJZEN, A. M. A., ET J. H. A. BOERBOOM. 1982. Experiments on the *Cecropia* seed bank of the Surinam lowland rainforest. Biotropica 14: 62-68.
- HOPKINS, M. S., ET A. W. GRAHAM. 1983. The species composition of soil seed-banks beneath lowland tropical rainforests in North Queensland, Australia. Biotropica 15: 90-99.
- KRAMER, R. 1933. De natuurlijke verjonging in het Goenoeng Gedh complex. Tectona 26: 156-185.
- LESCURE, J. P., H. PUIG, B. RIERA, D. LECLERC, A. BEECKMAN, ET A. BENETEAU. 1983. La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. Acta Oecologica, Oecol. Gener. 4: 237-251.
- LIEW, T. C. 1973. Occurrence of seeds in virgin forest top soil with particular reference to secondary species in Sabah. Malays. For. 36: 185-193.
- LOPEZ-QUILES, M., ET C. VASQUEZ-YANES. 1976. Estudio sobre la germinación de semillas en condiciones naturales controladas. In Regeneración de selvas, pp. 250-261. Gomez-Pampa et al. A. Gomez-Pompa, C. Vazquez-Yanes, R. Silvia del Amo, C. Armando-Butanda (Eds.), Compamia Editorial Continental S.A., Mexico.
- PREVOST, M. F. 1981. Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane française. Turrialba 31: 121-127.
- . 1983. Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane française. Revue d'Ecologie (Terre et Vie) 38: 121-145.
- , ET H. PUIG. 1981. Accroissement diamétral des arbres en Guyane française: Observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. Adansonia 3: 147-171.
- PUIG, H. 1979. Production de litière en forêt guyanaise: Résultats préliminaires. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse 115: 338-346.
- PUTZ, F. E. 1983. Treefall pits and mounds; buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. Ecology 64: 1069-1974.
- RIERA, B. 1983. Chablis et cicatrization en forêt guyanaise (forêt de la piste de St. Elie). Thèse de 3ème cycle, Toulouse.
- SABATIER, D. 1983. Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse de 3ème cycle, Montpellier.
- SARRAILH, J. M. 1980. L'écosystème forestier guyanais. Etude écologique de son évolution sous l'effet des transformations en vue de sa mise en valeur. Bois For. Trop. 189: 31-36.
- SYMINGTON, C. F. 1933. The study of secondary growth on rain forest sites in Malaya. Malay. For. 2: 107-117.
- UHL, C., H. CLARK, K. CLARK, ET P. MURPHY. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. J. Ecol. 69: 631-649.
- , ET K. CLARK. 1983. Seed ecology of selected Amazon basin successional species. Bot. Gaz. 144: 419-425.
- VASQUEZ-YANES, C. 1980. Notas sobre autecología de los arboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical pluviosa. Trop. Ecol. 21: 103-112.
- WHITMORE, T. C. 1975. Tropical rain forests of the Far East. Oxford University Press, Oxford.
- . 1982. On pattern and process in forests. In E. J. Newman (Ed.). The plant community as a working mechanism, pp. 45-59. B. Cackwell Scientific Publications, Oxford London Edinburgh Boston Melbourne.
- . 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. Commonwealth Forestry Abstracts 44: 767-779.