ORSAY

n° d'ordre: 1275

#### UNIVERSITE DE PARIS-SUD

#### CENTRE D'ORSAY

THESE

présentée pour obtenir

le Titre de DOCTEUR EN SCIENCES

par

Jean-Francois LACOSTE

Sujet: EFFETS DE LA SUPPRESSION D'ARBRES PIONNIERS SUR L'EVOLUTION

D'UN JEUNE RECRU FORESTIER GUYANAIS

Soutenue le 10 mai 1990 devant la commission d'examen:

MM. B. SAUGIER

Président

G. AUSSENAC

 ${\tt Rapporteur}$ 

H. PUIG

Rapporteur

D.-Y. ALEXANDRE

Examinateur

R.-A.-A. OLDEMAN

Examinateur

**ORSTOM Fonds Documentaire** 

N°: 34.516 ex 2

Cote : A

# 



## **Editions de l'ORSTOM**

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

### **Collection:**

# Travaux et Documents Microédités

**PARIS 1991** 

ISBN: 2-7099-1064-0

© ORSTOM

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 « et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions

- « strictement réservées à l'usage privé du copiste et non des-
- « tinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les
- « analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et « d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale,
- « ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses
- « ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa1er de l'article 40).
- « Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé
- « que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par
- « les articles 425 et suivants du Code pénal.»

#### AVANT-PROPOS

Le travail présenté ici n'aurait pu être réalisé sans le soutien de l'ORSTOM qui au cours de mes deux séjours en Guyane a mis à ma disposition tous les moyens offerts par son infrastructure guyanaise.

Mes remerciements s'adressent donc d'abord à Messieurs TISSANDIER et MICHOTTE, directeurs successifs du centre de Cayenne et représentants de l'ORSTOM en Guyane pendant mon séjour, mais aussi à l'ensemble du personnel scientifique et technique pour l'aide qu'il m'a apporté au cours de ce travail.

En Guyane, ma découverte du milieu tropical n'aurait pas été si enrichissante et passionnante sans la présence de D.Y. ALEXANDRE qui a su, non seulement me faire partager son expérience et diriger mes recherches en me laissant beaucoup d'initiatives, mais aussi m'assurer de son amitié et de son soutien dans les moments difficiles. Je tiens à lui exprimer ici toute ma gratitude.

Je remercie Monsieur le Professeur B. SAUGIER de m'avoir acceuilli dans son laboratoire et d'avoir par ses conseils et critiques constructives contribué à l'achèvement de ce travail.

J'exprime à Monsieur le Professeur H. PUIG mes sincères remerciements pour les discussions toujours enrichissantes que nous avons eu sur la Piste de  $S^{t}$ -Elie, pour avoir accepter de juger ce travail et d'en être un rapporteur.

Je remercie Monsieur G. AUSSENAC de l'intérêt qu'il a porté à mon travail en acceptant de participer à ce jury et d'en être un rapporteur.

Je remercie Monsieur le Professeur R.A.A. OLDEMAN des conseils qu'il m'a prodiqués et d'avoir accepté de juger mon travail.

Je tiens également à exprimer mes remerciements à Messieurs M. BARITEAU et R. HUC pour leur chaleureux acceuil lors de mes visites à la station INRA de Kourou ainsi que pour le matériel qu'il ont mis à ma disposition.

Je remercie de leur collaboration au sein du C.T.F.T. Guyane Messieurs C. BARBIER, alors Directeur du centre de Kourou et J.-M. SARRAILH qui en mettant à ma disposition des échelles de forestier m'ont permis de mener à bien une partie de mes recherches.

J'exprime à Monsieur J. GUITTET toute ma reconnaissance pour l'attention qu'il m'a toujours accordée et pour ses conseils en matière de statistique qui m'ont beaucoup aidé.

Que Mesdames J. LIEBERT et M.-C. PELE trouvent ici l'expression de mes sincères remerciements pour avoir assuré la dactylographie de ce travail.

A Luc, Bernard, Thierry, Antoine et à ceux nombreux, en Guyane et en métropole, sans pouvoir tous les nommer, qui m'ont assuré de leur amitié j'adresse tous mes remerciements.

A la mémoire de ma mère, à mon père, à Joël Effets de la suppression d'arbres pionniers sur l'évolution d'un jeune recrû forestier guyanais.

#### RESUME

L'effet du type de drainage du sol et de la compétition avec les espèces pionnières sur la dynamique des essences utiles (particulièrement Goupia glabra) d'un jeune recrû forestier a été étudié en Guyane française. En 1980, 1,8 ha de forêt primaire développée sur sols à drainage superficiel ou profond a été déboisé. Le recrû forestier âgé de 1,5 ans a été dégagé en 1982 par suppression des arbres pionniers les plus compétitifs (Cecropia spp, Vismia spp et Solanum spp) sur une moitié du peuplement.

Les résultats montrent que pendant la période d'étude, il n'y a pas d'effet mesurable du type de drainage du sol sur la dynamique du recrû. En revanche, les conditions initiales, aléatoires (présence ou absence de rémanents, abondance locale d'une espèce particulière comme M. fragilis) ou liées au traitement ont fortement influencé l'évolution du recrû et restent déterminantes 5,5 ans après le dégagement.

L'étude fine de la croissance de quelques espèces a permis de définir un critère nouveau: le seuil de surcimage. Il s'agit, pour une espèce dans un peuplement d'âge donné, de la circonférence à partir de laquelle une tige complètement dominée cesse de croître. Ce critère permet de préciser le tempérament des espèces et leur relation de compétition. On a montré qu'après le dégagement, l'acquisition précoce d'un statut dominant était durable tandis que la croissance des individus dominés s'annulait rapidement. On a mis en évidence le rôle du dégagement dans l'apparition d'une nouvelle phase dynamique intéressant des espèces moins héliophiles. En zone témoin, la production du recrû à 7 ans est comparable à celle observée en d'autres régions tropicales. Elle est sensiblement plus élevée dans la zone dégagée où le traitement a favorisé des essences à bois dense.

Au bilan, l'aménagement des recrûs par suppression sélective d'arbres pionniers peut-être envisagé comme une technique sylvicole prometteuse.

Mots clés: Guyane française, Goupia glabra, forêt tropicale, végétation secondaire, dynamique, croissance, production, indice foliaire.

Effects of early thinning on secondary forest dynamics in French Guiana

#### ABSTRACT

The effect of soil type and competition with pionner trees on the dynamics of commercial species (especially *Goupia glabra* Aubl.) were studied in a forest regrowth in French Guiana. In 1980, 1.8 ha of primary forest growing on two types of soil were cut and bulldozered. Half of the regrowth was thinned after 1.5 years by removal of a set of undesired secondary fast growing species (i.e. *Cecropia spp*, *Vismia spp*, *Solanum spp*).

The results after 5.5 years indicate that soil type did not affect succession significantly during the study period. On the contrary, initial conditions (presence or absence of remnants, local abundance of *M. fragilis*) and thinning played an important role and their effects were still noticeable after 5.5 years.

An accurate study of the growth of some species led to the definition of a new criterion: the over-topping threshold. It means, for a species and a stand of given age, the boundary girth under which a dominated stem stops growing. This criterion help to understand the range and competition behaviour of trees. It is shown that the individuals which became rapidly dominant after thinning stayed in that status whereas dominated ones quickly stopped their growth. It has been pointed out that thinning induce a new dynamics stage that involves less sun loving species. The production of 7 years old regrowth in the control stand is comparable to results from other studies in the tropical belt. The production is significantly higher in the thinned stand, this being the result of the thinning which cause a better growth of hardwood species.

Thus selective thinning of pionniers species could be a promising forestry practice.

Key words: French guiana, Goupia glabra, tropical forest, secondary vegetation, dynamics, growth, production, L.A.I..

#### LISTE DES SIGLES OU ABREVIATIONS

A.P.N. : Amélioration des Peuplements Naturels.

C.S.S. : Celos Sylvicultural System.

C130 : Circonférence d'une tige à 1,30 m

dhp : Diamètre d'une tige à hauteur de poitrine, i.e., à 1,30 m.

D-B : Parcelles dégagées sur sol à drainage bloqué.

D-L : Parcelles dégagées sur sol à drainage libre.

D.V.B. : Drainage vertical bloqué.

D.V.L. : Drainage vertical libre.

 ${\bf G}_{\tt gg}$  : Surface terrière du goupi.

I.F. : Indice de surface foliaire ou plus simplement, indice foliaire.

I : Accroissement courant annuel en biomasse de tige.

 $\mathbf{I}_{\mathbf{m}}$ : Accroissement moyen annuel en biomasse total.

M.U.S. : Malayan Uniform System.

M<sub>surf</sub> : Masse surfacique, rapport du poids d'une feuille à sa surface

R.A. : Régénération artificielle.

R.N. : Régénération naturelle.

S.M.S. : Selective Management System.

S.S. : Selective System.

T-B : Parcelles témoins sur sol à drainage bloqué.

T-L : Parcelles témoins sur sol à drainage libre.

T.S.S.: Tropical Shelterwood System.

Rémanent : désigne ici les grands arbres qui n'ont pas été coupés lors de

l'exploitation forestière et qui persistent dans le recrû.

#### SOMMAIRE

÷

INTRODUCTION
CHAPITRE I - PLACE DE L'ETUDE DANS LE CADRE DES METHODES D'AMENAGEMENT SYLVICOLE DES FORETS TROPICALES HUMIDES.
I.1 - La régénération forestière
I.2 - Les méthodes d'aménagement utilisant la régénération artificielle
I.3 - Les méthodes d'aménagement utilisant la régénération naturelle
I.4 - Conclusion
CHAPITRE II - CARACTERES GENERAUX DU SITE D'ETUDE.
II.1 - Le climat
II.2 - Le sol
II.3 - La végétation
II.4 - Le site expérimental
II.5 - Présentation du Goupi32
II.6 - Conclusion
CHAPITRE III - DYNAMIQUE D'UNE POPULATION DE GOUPI DANS UN JEUNE RECRU AMENAGE.
III.1 - Matériel et méthode37
III.2 - Démographie

III.3 - Structure et évolution structurale du peuplement
III.4 - Croissance.       65         III.4.1 - Définition.       65         III.4.2 - Croissance en circonférence.       67         III.4.2.1 - Réaction du goupi à un dégagement précoce.       67         III.4.2.2 - Comportement des espèces concurrentes.       68         III.4.2.3 - Variations annuelles de la croissance.       73         III.4.3 - Croissance en surface terrière.       75         III.4.3.1 - Cas du goupi.       75         III.4.3.2 - Ensemble du peuplement.       77         III.4.4 - Conclusion.       78
III.5 - Résumé et conclusion
CHAPITRE IV - BIOMASSE ET PRODUCTION AERIENNE.
IV.1 - Matériel et méthode
IV.2 - Estimations de production       .99         IV.2.1 - Production en volume       .99         IV.2.2 - Production en biomasse       .101         IV.2.3 - Conclusion       .105
IV.3 - Profils de biomasse foliaire et d'indice foliaire
IV.4 - Résumé et conclusion
CONCLUSION GENERALE
PERSPECTIVES
BIBLIOGRAPHIE117
ANNEXES127

Ĥ

#### INTRODUCTION

Le travail présenté ici s'insère dans le cadre plus général du programme MAB ECEREX\*. Ce programme de recherche, né en 1976 des grands projets de développement d'industrie papetière en Guyane française, consiste à étudier, à l'échelle de petits bassins versants expérimentaux, les conséquences de divers types d'aménagement agricole, sylvicole ou pastoral après exploitation papetière de la forêt.

Une attention particulière est portée à l'étude des sols dont des travaux récents révèlent qu'ils présentent de fortes contraintes hydrodynamiques de nature à limiter les possibilités de mise en valeur des terres forestières.

Les projets papetiers envisageaient de laisser une part importante des surfaces mises à nue par l'exploitation forestière en régénération naturelle. Dans cette hypothèse, la végétation pionnière a fait l'objet de nombreuses études qui ont permis de mieux comprendre les premiers stades des successions secondaires après perturbation anthropique mécanisée. Toutefois, aucune étude ne s'est réellement intéressée aux possibilités de mise en valeur de ces formations secondaires.

Pourtant SCHULZ (1960) a montré, au Surinam, que la suppression précoce d'espèces pionnières agressives favorisait le maintien des espèces pionnières longévives d'intérêt commercial.

C'est dans ce contexte, qu'à l'instigation de J.P. LESCURE, l'aménagement du bassin "D" du programme ECEREX, est réalisé par M. LEROUX en 1982. Le but de l'expérimentation est d'étudier l'effet de la suppression d'espèces pionnières très compétitives dans un recrû âgé d'un an et demi sur la dynamique de croissance de la végétation en place. Un deuxième objectif, lié aux caractéristiques pédologiques du bassin versant,

<sup>\*</sup> ECEREX (Ecologie, Erosion, Expérimentation): Mise en valeur de

l'écosystème forestier guyanais. Etude écologique de son évolution sous

l'effet de transformations.

vise à déterminer si le type de drainage du sol est de nature à affecter l'évolution de la végétation pionnière.

Notre contribution à ce travail, focalisé initialement sur le goupi (Goupia glabra Aubl., Célastracées) en raison de son abondance et de son intérêt sylvicole, a été d'élargir le champ d'investigation au niveau plurispécifique. Tout en accordant une attention particulière au goupi, nous nous sommes intéressé à la dynamique de l'ensemble du peuplement. Nous avons étudié les aspects de densité, structure, croissance en compétition des principales espèces et leur évolution dans le temps. Les effets du dégagement sur la production aérienne du recrû ont également été mesurés. Finalement, intégrant des données sur une période d'étude plus longue, nous avons pu confirmer et compléter les premiers résultats acquis sur le goupi et sur les possibilités de valorisation sylvicole des recrûs.

#### CHAPITRE I

#### PLACE DE L'ETUDE DANS LE CADRE DES METHODES D'AMENAGEMENT SYLVICOLE DES FORETS TROPICALES HUMIDES

Alors que dans la zone tempérée de l'hémisphère nord, la sylviculture, discipline très ancienne, s'appuie en majorité sur des techniques très bien éprouvées, en zone tropicale humide en revanche, la sylviculture participe encore dans bien des cas de méthodes imparfaitement testées.

Il est vrai que relativement aux forêts tempérées, la gestion des forêts tropicales humides est assez récente. Leur luxuriance a en outre longtemps plaidé en faveur de la reconstitution naturelle des stocks d'essences commerciales après exploitation. Mais les conséquences de l'écrémage\* et l'acquisition de connaissances sur le fonctionnement de ces forêts complexes ont montré qu'"il ne faut pas compter sur la nature seule pour régénérer la forêt, si par ailleurs l'homme l'a trop perturbée" (DUCREY & LABBE, 1985).

De plus, en raison de la grande dispersion des individus d'une même espèce (et notamment des essences commerciales), corollaire de l'extrème ombrophiles. 1e rendement diversité floristique des forêts exploitations forestières est faible. En moyenne, 5% (Amérique et Afrique) ou 14% (Asie) du volume total sur pied est extrait lors d'un premier passage (YEOM, 1984). Et lors de l'exploitation, certaines jeunes tiges d'avenir des essences commerciales réservées dans la perspective d'un second passage subissent parfois de graves dommages (FOX, 1968; JOHNS, 1988; UHL & VIEIRA, 1989). Cela entraine une baisse des capacités de production de la forêt.

Les systèmes d'aménagement recherchés en forêt tropicale humide visent donc à une gestion rentable de la forêt qui garantisse le maintien ou souvent l'augmentation du potentiel de production. Ils se sont

<sup>\*</sup> Pratique consistant à n'exploiter que les plus beaux individus des espèces commerciales

diversifiés à partir de deux approches classiques en sylviculture : la régénération naturelle et la régénération artificielle (TAYLOR, 1962 ; CATINOT, 1965 et 1974 ;SYNNOTT & KEMP, 1976). Mais des contextes écologiques, économiques, sociaux et politiques très divers dans les différentes zones géographiques rendent difficile leur mise au point.

#### I.1 - La régénération forestière

#### I.1.1 Définitions

L'analyse de la littérature montre que l'usage a consacré deux acceptions bien différentes et quelque peu contradictoires au terme de régénération naturelle (R.N.).

Pour les écologistes, la R.N. est l'ensemble des processus dynamiques qui participant de successions végétales permettent au couvert forestier de se reconstituer après perturbation (ALEXANDRE, 1989a).

Pour les forestiers, la R.N. est une pratique sylvicole faisant intervenir les semis spontanés des espèces à régénérer. Elle procède d'opérations de coupe d'ensemencement, de dégagement et d'éclaircies qui visent à favoriser la germination, la survie et la croissance des seules espèces commerciales. Ces traitements sylvicoles sont artificiels et conduisent généralement (c'est le but poursuivi) à une forêt reconstituée différente de la forêt initiale car plus riche en essences de valeur. En ce sens, la régénération n'est pas naturelle (FOGGIE, 1960; ALEXANDRE, 1979).

Ainsi, pour éviter toute ambiguité **DUCREY** & **LABBE** (1985) emploient l'expression de R.N. non provoquée dans le sens des écologistes et de R.N. assistée ou provoquée dans celui des forestiers.

Mais le contexte suffit généralement à écarter toute ambiguité, puisque c'est en fait par opposition aux techniques de plantations qui caractérisent la régénération artificielle (R.A.) qu'il faut comprendre la R.N. au sens des forestiers.

#### I.1.2 Régénération naturelle ou régénération artificielle ?

La gestion des forêts tropicales humides se heurte à de multiples contraintes. Si l'opposition entre les tenants de la R.N. et ceux de la R.A. bien qu'ancienne (CATINOT, 1965) est encore d'actualité (LESLIE,

1987), elle ne résulte que de l'importance relative accordée à chacune de ces contraintes.

Ainsi par exemple, BETHEL (1984) considère que les forêts naturelles tropicales, peu productives en terme de bois d'oeuvre et d'industrie, en raison de la grande proportion d'essences indésirables, devraient être remplacées par des plantations d'essences commerciales plus productives. A l'inverse, YEOM (1984) justifie l'aménagement naturel et la nécessité de poursuivre les recherches sur l'utilisation des essences actuellement indésirables par l'évolution prévisible du marché du bois et les progrès technologiques attendus dans l'emploi d'essences aujourd'hui inutilisées. LESLIE (1987) affirme que "lorsqu'il est écologiquement des forêts tropicales humides est l'aménagement naturel aussi économiquement préférable".

L'analyse des contraintes liées à l'aménagement dans le cas de la R.N. (FOX, 1976 ; FONTAINE, 1986 ; WYATT-SMITH , 1987 ; MUHAMMAD, 1983 ; SCHMIDT, 1987) ou dans celui de la R.A. (WHITMORE, 1987) fait ressortir un point important. Les principales difficultés ne viennent pas seulement de problèmes d'ordre technique ou écologique mais plutôt de facteurs d'ordre social, économique et politique. Beaucoup d'échecs d'aménagements des forêts tropicales humides utilisant la R.N. n'ont pas d'autres causes. Nous empruntons à SCHMIDT (1987) les quelques exemples suivants. Au Pérou et en Equateur, des projets d'aménagement naturel ont été abandonnés à la suite de l'occupation des zones boisées par les paysans sans terre. En Amazoniez brésilienne, par suite de la politique de développement agraire, les défrichements subventionnés ont saturé les systèmes de transformation du bois interdisant la réalisation d'aménagements rentables.

Ces quelques exemples ne font que traduire l'absence de véritable politique intégrée de mise en valeur des terres comme le soulignent également MUHAMMAD (1983) et WYATT-SMITH (1987). Et quand elle existe, cette politique est très difficile à mettre en oeuvre et à contrôler. Notre expérience nous a permis de constater que même en Guyane où la pression il n'est pas possible d'empêcher faible, est très l'exploitation sauvage de la forêt y compris dans un périmètre scientifique protégé. Or, en matière de sylviculture, la continuité des actions entreprises est essentielle et doit être garantie.

D'une manière générale, c'est souvent en terme de rentabilité économique que l'on a opposé R.A. et R.N.. En effet, dans le cas de la R.A., les techniques mises en oeuvre permettent d'évaluer facilement les coûts et les bénéfices. En revanche, même si l'on peut déterminer les coûts

de la R.N., il est beaucoup plus difficile d'en quantifier tous bénéfices (protection des eaux, du sol, des espèces cygénétiques, plantes médicinales...). Ainsi, de nombreuses méthodes basées sur la R.N. ont été abandonnées au profit de la R.A. plus spectaculaire sans jamais avoir fait l'objet de quantifications précises. Mais en Côte d'Ivoire par exemple, où jusqu'à présent la R.A. était privilégiée, des études récentes semblent montrer que des aménagements basés sur la R.N. dans des forêts riches en jeunes tiges d'espèces de valeur seraient plus rentables que des plantations d'essences locales (MENGIN-LECREULX & MAITRE, 1986). C'est également la conclusion à laquelle arrive LESLIE (1987) après une analyse économique globale des méthodes d'aménagement des forêts humides. De plus dans les pays à forte densité démographique (Ghana, Nigéria), la demande croissante en bois devrait permettre dans l'avenir d'absorber sur le marché intérieur un plus grand nombre d'espèces actuellement impropres au marché de l'exportation et valoriserait encore plus l'aménagement naturel (SCHMIT, 1987). C'est déjà le cas en Asie (THANG, 1987).

Ainsi pour les gestionnaires, le choix d'un système d'aménagement passe nécessairement par l'évaluation de l'évolution à long terme des conditions socio-économiques et politiques. Comme les contraintes à admettre et les objectifs à atteindre sont variables, les choix ne peuvent pas être uniques. C'est finalement l'opinion de nombreux auteurs (FOGGIE, 1960; BAUR, 1964; FOX, 1976; SYNNOTT & KEMP, 1976; LESLIE, 1987) qui admettent que la grande diversité des situations rencontrées en foresterie tropicale justifie l'application d'aménagements basés tantôt sur la R.N., tantôt sur la R.A.

#### I.2 - Les méthodes d'aménagement utilisant la régénération artificielle

La R.A. fait généralement appel à des essences dont les exigences écologiques sont assez faciles à satisfaire et qui ayant des productivités élevées peuvent être exploitées rapidement. C'est aussi la seule méthode l'introduction des espèces exotiques. La réussite permettant plantations de Palmiers à huile et surtout d'Hévéa en Asie en sont de remarquables exemples. La R.A. permet donc de rentabiliser à assez court investissements importants qu'elle nécessite et valorise les terme l'utilisation des terres. Les produits obtenus, à l'exception de composés de grande importance économique (latex, corps gras...), alimentent surtout les industries de la pâte à papier et du déroulage. Mais l'existence de peuplements purs entraine des problèmes phytosanitaires importants, notamment lorsqu'il s'agit d'essences locales (Hevea au Brésil). Ainsi, les plantations de MELIACEES en Afrique souffrent beaucoup des attaques des borers (GAZEL, 1983). Enfin, dans le cas des plantations de Pins tropicaux et d'Eucalyptus qui dans certains cas donnent de bons résultats, les données actuelles ne permettent pas de prévoir si à long terme, les productivités élevées observées seront conservées (FOX, 1976).

De nombreuses méthodes sylvicoles faisant appel à la R.A. ont surtout vu le jour dans le passé en Afrique francophone en réponse aux difficultés à obtenir de bonnes régénérations naturelles (CATINOT, 1965). Elles ont beaucoup changé à mesure que progressaient les connaissances sur l'autécologie des essences commerciales qui sont en majorité héliophiles. Ainsi, depuis la mise en lumière progressive, les techniques ont évolué jusqu'à la mise en pleine lumière dès la plantation. Nous rappelons les méthodes les plus caractéristiques.

#### I.2.1 Les méthodes de plantations d'enrichissement

Parmi les nombreuses techniques mises en oeuvre, la plus connue est la méthode des layons. Recherchant une diminution des coûts de main d'oeuvre, la méthode ne vise pas à l'obtention d'un peuplement pur mais seulement à l'enrichissement de la forêt. Le principe repose sur l'introduction de plants, élevés en pépinière, dans des layons parallèles et équidistants ouverts en forêt. Le but de la méthode est de fournir aux jeunes plants des conditions de croissance optimale : mise en lumière mais maintien d'un environnement forestier jugé favorable.

Toute la difficulté de la méthode repose sur le dosage de la mise en lumière des plants. Et les recherches concernant cette méthode ont surtout porté sur la dimension des layons et leur équidistance.

Les résultats sont très variables selon les espèces et la largeur des layons. D'une manière générale, la croissance des plants reste faible à cause d'une mise en lumière insuffisante. Cela impose des entretiens sur de plus longues durées et des surcoûts de main d'oeuvre.

La méthode a finalement été abandonnée, notamment en Côte d'Ivoire où elle fut appliquée de 1932 à 1949 (CATINOT, 1965).

#### I.2.2. Les méthodes de plantation en plein

Ce sont des méthodes qui visent à la réalisation de peuplements équiennes purs. On peut en distinguer deux catégories. Dans la première, la forêt préexistante est progressivement éliminée après la plantation. Dans la seconde, la suppression totale du couvert préexistant précède la plantation.

#### I.2.2.1 Plantations avant suppression de la forêt

D'après CATINOT (1965), la méthode Martineau semble avoir été une des premières méthodes de plantations en plein conçue pour la forêt dense. Elle consiste à effectuer sous la forêt débarrassée du sous bois des plantations denses de sauvageons<sup>(1)</sup>, puis à supprimer progressivement par ceinturage<sup>(2)</sup> en 5 ans l'étage dominant. Le peuplement artificiel réalisé doit être entretenu régulièrement et éclairci.

Les peuplements obtenus sont irréguliers à cause de défauts de ceinturage et d'entretien et sans doute de l'utilisation de sauvageons (dans le cas de l'Avodiré (Turraeanthus africana), ALEXANDRE (1977) a montré qu'en forêt, les semis pouvaient être nématosés). Malgré les résultats satisfaisants observés avec le Niangon (Tarrietia utilis) en côte d'Ivoire, la méthode jugée par ailleurs trop coûteuse sur grande surface a été abandonnée (CATINOT, 1965).

#### I.2.2.2 Plantations après suppression de la forêt

Les méthodes relevant de cette technique utilisent le recrû forestier pour éduquer les essences commerciales plantées.

Avec la méthode OKOUME-LIMBA (CATINOT, 1965), tous les arbres inférieurs à 30 cm sont éliminés soit manuellement puis brulés (LIMBA), soit au bull-dozer et andainés (OKOUME), tandis que les gros arbres sont ceinturés ou empoisonnés. La mise en place des semis ou des plants se fait à équidistance définitive ou semi-définitive. Un vigoureux recrû secondaire riche en parasolier et en lianes se développe après la déforestation. Cette végétation concurrente est régulièrement rabattue au cours des travaux d'entretien qui durent 7 ans (LIMBA) ou 4 ans (OKOUME). Par un délicat

<sup>(1)</sup> semis naturels prélevés en forêt

<sup>(2)</sup> technique consistant à pratiquer tout autour du tronc d'un arbre une entaille profonde détruisant l'assise cambiale libéro-ligneuse.

contrôle de sa vigueur, le recrû constitue alors une gaine végétale favorisant une croissance rectiligne et un bon élagage des jeunes plants.

Les accroissements annuels en diamètre observés avec cette méthode sont de l'ordre de 2 cm et l'on espère obtenir en 50 ans (LIMBA) ou 60 ans (OKOUME) des arbres exploitables. Cependant, les coûts de mise en place et d'entretien des plantations restent élevés.

Avec la méthode du recrû on cherche à diminuer les coûts de déforestage et surtout à favoriser un recrû d'espèces forestières plus facile à contrôler qu'un recrû d'espèces pionnières. Seuls les arbres inférieurs à 20 cm de diamètre sont abattus à 50 cm de hauteur pour permettre un bon recépage et limiter la mise à nu du sol favorable au développement des espèces prionnières (Parasolier notamment). Tous les autres arbres sont empoisonnés. La plantation à équidistance semi-définitive se fait avec des plants hauts (1,5 m à 2 m) capable de dominer rapidement le recrû. Les travaux d'entretien s'étalent sur 6 ans pendant lesquels on contrôle l'action bénéfique du recrû sur la croissance des plants.

Cette méthode a donné au Gabon des résultats très satisfaisants avec le Niangon, le Sipo, le Framiré, le Bilinga et l'Acajou d'Afrique (CATINOT, 1965).

Bien que le ceinturage ou l'empoisonnement ait lieu avant la plantation, les arbres ne meurent qu'après plusieurs mois. La mise en pleine lumière n'est donc pas tout à fait immédiate. Avec l'introduction d'espèces exotiques à croissance rapide (Pin tropicaux, Eucalyptus, Teck, Gmelina) et le développement de la mécanisation, les techniques de plantation ont évolué avec un certain succès vers la plantation directe en pleine lumière sur sol nu, i.e. décapé de toute végétation. Ces méthodes appliquées aux essences locales posent des problèmes surtout à cause de la pullulation d'insectes ravageurs. En Afrique on tente de les pallier en réalisant des plantations en mélange (GAZEL, 1983).

La méthode Taungya, originaire de Birmanie, associe les plantations forestières à l'agriculture sur brûlis. Le principe de la méthode est très simple. Après défrichement d'une parcelle de forêt, généralement domaniale, l'agriculteur doit planter à forte densité en mélange avec ses plantes vivrières les plants d'essences de reboisement fournis par le service forestier. Sous contrôle de l'administration forestière, le paysan

entretient alors la plantation (sarclage) pendant les deux ou trois années de mise en culture de la terre. Après récolte des produits vivriers dont il dispose intégralement, l'agriculteur doit céder la gestion de la plantation au service forestier qui à terme en réalise seul les bénéfices.

Cette méthode qui n'admet que des essences héliophiles a connu un grand succès et a été essayée et modifiée dans de nombreux pays tropicaux. En Malaisie péninsulaire elle a beaucoup été utilisée à partir des années 1960 pour reboiser la périphérie des réserves forestières dévastées par les mises en culture sauvages (THANG, 1987). Mais ici comme dans les autres pays tropicaux, le système est difficile à maintenir car en regard des faibles avantages que leur apporte cette pratique, les paysans acceptent mal la contraînte de la tutelle des forestiers. Au Nigéria, la méthode est complètement prise en main par les forestiers qui assurent eux-mêmes l'intégralité de la gestion des cultures vivrières et des plantations ligneuses, d'où le succès du système (TRAN, 1978).

#### I.3 - Les méthodes d'aménagement utilisant la R.N.

La R.N. intéresse surtout les essences tropicales dites "précieuses". Ces essences à la physiologie complexe passent souvent d'un stade juvénile l'héliophilie stricte l'état sciaphile à à adulte. écologiques imposent un délicat contrôle de la lumière dans les pratiques sylvicoles et confèrent à ces espèces une productivité parfois faible qui rotations assez longues. A l'inverse de la R.A., investissements étalés sur de longues périodes ne sont donc pas rapidement rentables. Cependant Les produits obtenus, de haute valeur commerciale, occupent une place importante sur le marché international du bois.

bien adaptée R.N. est particulièrement dans naturellement riches en essences commerciales. Ainsi, elle s'est d'abord développée la dominance de 1a famille en Asie οù DIPTEROCARPACEES, riche de nombreuses espèces commerciales régénérant facilement, permettait une sylviculture naturelle intensive. nécessite une main d'oeuvre nombreuse et compétente et le suivi attentif des traitements sylvicoles. C'est un système plutôt extensif qui peut paraître coûteux en terre. Mais en favorisant le maintien d'une diversité spécifique élevée, il garantit la stabilité du milieu.

Les méthodes mises au point dans les différents pays tropicaux reposent sur deux modes de gestion : la gestion en futaie équienne et la gestion en futaie jardinée.

#### I.3.1 La gestion en futaie équienne.

Le Tropical Shelterwood System (T.S.S.) mis au point au Nigeria vise à obtenir avant l'exploitation de la forêt l'installation d'un peuplement dense de petits plants sous le couvert des arbres dominants (ROSEVEAR & LANCASTER, 1953).

Après coupe des lianes et des jeunes tiges sans intérêt la première année puis l'empoisonnement des arbres sans valeur la seconde année, les trois années suivantes sont consacrées au dégagement des semis qui se sont implantés et au contrôle de la régénération. La coupe intervient la sixième année et est suivie 1, 5, 10 et 15 ans après, du dégagement et dépressage des jeunes brins.

Tout en conservant pendant quelques années un couvert forestier nécessaire, cette méthode permet d'apporter progressivement au sol une quantité de lumière suffisante. Les problèmes d'application résident dans le coût élevé des opérations sylvicoles et dans la difficulté à gérer de grandes surfaces en raison de l'étalement des travaux dans l'espace et le temps et du manque de main-d'oeuvre qualifiée. Au Ghana, par exemple, où la méthode était utilisée, des milliers d'hectares ainsi traités ont dû être abandonnés.

Toutefois, lorsque la forêt est naturellement riche en un nombre limité d'espèces de valeur comme c'est le cas en Guadeloupe par exemple, les opérations sylvicoles peuvent être simplifiées tout en permettant l'installation et la bonne croissance d'une abondante régénération (DUCREY & LABBE, 1986).

En Malaisie, l'existence d'une vigoureuse et abondante régénération naturelle spontanée d'espèces commerciales permi de concevoir un système plus souple.

Le Malayan Uniform System (M.U.S.) mis en place en Malaisie après la seconde guerre mondiale est destiné à convertir la forêt vierge de plaine en une forêt plus ou moins équienne contenant une plus grande proportion d'espèces commerciales (THANG, 1987). La méthode consiste en un dégagement par coupe rase de régénérations naturelles d'âges variés, appuyé par un empoisonnement systématique des espèces indésirables (WYATT-SMITH, 1963).

THANG (1987) indique que le succès de la méthode repose sur cinq points importants qui sont comme le souligne SCHMIDT (1987) également valables dans l'aménagement naturel de n'importe quelle forêt dense.

- la mise en oeuvre de l'aménagement est subordonné à la présence d'une régénération prééxistante suffisante contrôlée par échantillonnage linéaire (BARNARD, 1950)
- après l'exploitation des essences commerciales, toutes les espèces indésirables jusqu'à 5 cm de diamètre doivent être éliminées
- pas d'entretien jusqu'à ce que le jeune peuplement ait dépassé le stade éphémère de végétation lianescente et que l'on puisse pénétrer facilement sous son couvert
- maintien d'un couvert dense pour contenir le développement des lianes
- l'état du peuplement doit être régulièrement contrôlé par échantillonnage linéaire pour déterminer les opérations sylvicoles à conduire.

Appliqué avec succès dans les forêts de plaines, le système est inadapté dans les forêts de collines où la topographie entraine des difficultés techniques.

#### I.3.2 La gestion en fûtaie jardinée

Le traitement en futaie équienne s'accommode mal de la gestion d'espèces de tempérament différent et ne permet pas, sauf en multipliant les parcelles, une production continue. Ces objectifs étant généralement recherchés par les gestionnaires, des systèmes de type jardiné ont été développés.

Les uns cherchent davantage la croissance des préexistants que la qu'elle et régénération, considérant est spontanée naturellement suffisante. C'est le cas de la méthode d'amélioration des peuplements d'OKOUME pratiquée au Gabon (BIRAUD, 1959) ou de l'A.P.N. (Amélioration des Peuplements Naturels) pratiquée en Côte d'Ivoire. Ces méthodes conduites dans de vieilles forêts secondaires riches en commerciales d'âges variés. Bien qu'elles aient donné d'excellents résultats avec l'OKOUME, ces méthodes aux effets mal évalués ont été jadis abandonnées au profit des plantations jugées plus performantes. méthodes révisées à la lumière d'acquis récents connaissent un regain d'intérêt depuis quelques années. En Guyane par exemple, un important dispositif expérimental a été mis en place en forêt naturelle (dispositif

PARACOU). Plusieurs schémas d'exploitation forestière ont été testés et leurs effets sur la régénération et la croissance des réserves sont analysés (BARITEAU & GEOFFROY, 1989).

Les autres visent non seulement à favoriser la croissance des préexistants mais aussi à permettre une bonne régénération naturelle au moyen de coupes sélectives. C'est le cas du S.S. (Selective System), du S.M.S. (Selective Management System) et du C.S.S. (Celos Sylvicultural System).

Développé au Ghana à partir de 1960 le S.S. cherche surtout à obtenir une production soutenue. Pour la réaliser, les exploitations ont lieu tous les 15 ans. Avant la coupe, un inventaire détaillé et un numérotage des arbres exploitables et d'avenir permet de dresser une carte très précise. C'est sur ce document que le choix des arbres à abattre est fait en cherchant à conserver un bonne répartition des porte-graines d'essences précieuses. L'exploitant forestier dispose alors d'une carte d'exploitation où les arbres à extraire sont indiqués. Après la coupe on procède à une éclaircie d'amélioration consistant en un délianage et au dégagement, par coupe ou empoisonnement, des essences utiles de diamètre compris entre 10 et 50 cm.

La courte durée des rotations (15 ans) entraîne d'importants dégats d'abattage et l'on observe une croissance faible en raison d'une mise en lumière insuffisante.

Le S.M.S. appliqué en Malaisie péninsulaire depuis 1978 est né des bilans de l'expérience du M.U.S.. Dans ce système, de nombreuses essences jugées indésirables étaient empoisonnées, or une demande intérieure croissante en bois permettait d'envisager de diversifier les essences jusqu'alors exploitées. Par ailleurs, on reconnaissait les qualités d'un couvert irrégulier pour la protection des sols contre l'érosion. Enfin, la majorité des forêts non aménagées à cette époque étaient situées sur des pentes escarpées difficiles d'accès et une gestion en futaie irrégulière apparaissait la mieux adaptée (THANG, 1987).

Le S.M.S. repose sur un inventaire détaillé avant coupe qui concerne toutes les espèces à partir de 5 cm de dhp (diamètre à 1,3 m), associé à des relevés pédologiques, topographiques et hydrographiques. A partir de ces informations et des demandes du marché, les régimes de coupe sont définis. Les coupes sont précédées d'opération de délianage et de marquage des arbres.

Un inventaire après l'exploitation permet de définir les opérations sylvicoles à conduire.

Les dégats d'abattage sont encore importants, mais il est possible de les réduire en pratiquant l'abattage directionnel. Les croissances en diamètre sont de l'ordre de 0.80 cm/an pour les espèces commerciales conduisant à des productions en volume de  $2.2 \text{ m}^3/\text{ha/an}$ . Avec ce système, on peut attendre des forêts de colline une production nette de 40 à  $45 \text{ m}^3/\text{ha}$  tous les 30 ans.

Le C.S.S. est appliqué au Surinam depuis les années 70 (GRAAF,1986). Conscients des dégats d'abattage et d'extraction qu'entraîne nécessairement un système polycyclique, les forestiers surinamiens ont voulu les limiter en mettant au point un système rationnel d'exploitation forestière. La méthode consiste comme en Malaisie à réaliser une cartographie du terrain et des arbres à abattre. La planification et la réalisation des pistes de débardage se fait avant l'exploitation et l'on pratique la coupe directionnelle des arbres pour faciliter l'extraction. La méthode a permis de réduire les coûts de débardage de 10 à 20% et les dommages dus à l'extraction de près de 50% (BOXMAN et al., 1985). D'autre part, étudiant le cycle de l'eau et des éléments minéraux, POELS (1987) a montré que le C.S.S. n'entrainait pas une perte inacceptable d'éléments minéraux pour l'écosystème.

Le système sylvicultural du Celos vise à favoriser la croissance des espèces commerciales des classes moyennes grâce à l'élimination par empoisonnement des lianes et des arbres sans valeur des classes moyennes et dominantes. La régénération et la croissance des semis, bien que favorisées par le traitement ne sont pas directement recherchées. Deux ans après l'exploitation, un traitement d'amélioration qui consiste à empoisonner les arbres indésirables au dessus d'un diamètre de 20 cm est pratiqué. Pour éviter la prolifération des espèces secondaires, l'empoisonnement est restreint au voisinage des arbres d'avenir à favoriser. Les croissances en diamètre observées sont voisines de 1 cm/an, mais pour les conserver, une seconde coupe d'amélioration devrait être réalisée au milieu de la rotation. Le volume exploitable après 20 ans pourrait être de 40 m³/ha (JONKERS & SCHMIDT, 1984).

#### I.4 - Conclusion

Bien que les lacunes dans la connaissance de la régénération des forêts tropicales humides (notamment sur la phénologie de la floraison et de la fructification, la physiologie de la germination et de la croissance des jeunes plants) aient motivé de nombreuses approches d'aménagement, des facteurs d'ordre socio-économiques et politiques ont souvent joué un rôle déterminant dans l'expérimentation de nouvelles méthodes. En effet, les systèmes d'aménagement ont parfois souffert, en plus du manque de continuité politique, de l'insuffisance des moyens financiers mis en oeuvre et d'une carence en main-d'oeuvre qualifiée, ce qui a provoqué l'abandon plutôt que l'échec de certains systèmes d'aménagement.

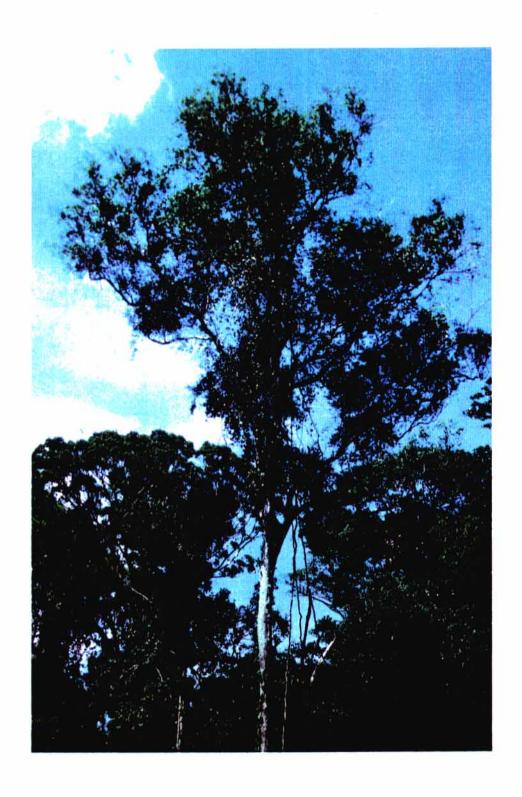
Cet aperçu bibliographique permet cependant de faire deux remarques. Tout d'abord, il se dégage de ces approches multiples deux conditions d'applications qui déterminent la réussite de tout système d'aménagement :

- présence initiale d'un important stock de jeunes plants à favoriser (dans le cas de la R.A., on l'obtient par semis ou plantation)
- satisfaction des importants besoins en lumière des jeunes plants au moyen de dégagements nombreux.

Comme ces interventions sont coûteuses, les méthodes actuelles visent à en limiter le nombre au maximum. Or, certaines espèces d'arbres ne réagissent plus à la mise en lumière lorsqu'ils ont dépassé le stade de jeunes plants (ASHTON et al., 1979). Il est donc capital de pouvoir intervenir précocement et fortement pour obtenir la meilleure réponse, bien que la concurrence d'espèces envahissantes (lianes, pionnières) soit alors alors délicate à contrôler. Ainsi, le souci d'agir tôt justifierait d'étudier davantage les stades initiaux des successions pionnières.

constate que jusqu'à présent, les jeunes formations secondaires n'ont pas retenu l'attention des forestiers. l'importance actuelle en zone tropicale de la déforestation pour développement d'une agriculture extensive augmente chaque jour la place occupée par ces peuplements végétaux. Ces types de végétation, généralement considérés sans valeur sylvicole, sont pourtant connus depuis longtemps pour renfermer des espèces à potentialités sylvicoles et commerciales élevées (AUBREVILLE, 1947). L'OKOUME au Gabon qui envahit les jeunes friches en est un excellent exemple. La valorisation des recrûs pourrait alors être envisagée comme une alternative aux projets de mise en valeur des terres en forêt tropicale. Des expérimentations destinées à vérifier ces hypothèses doivent donc être réalisées. Dans cette problématique, le goupi (Goupia glabra Aubl.) apparaît comme une espèce particulièrement intéressante en raison de ses caractéristiques favorables (cf Chap II.5) et de son abondance dans les jeunes recrûs forestiers. De plus, sa réponse au dégagement (forte croissance, diminution de la mortalité) observée par SCHULZ (1960) au Surinam suggère d'intéressantes perspectives sylvicoles.

Un traitement forestier simple privilégiant cette espèce a donc été expérimenté. Il s'agit de supprimer dans un jeune recrû, âgé ici de 1,5 ans, les principaux arbres pionniers sans valeur commerciale mais très compétitifs pour le goupi. La présentation des résultats de cette expérimentation fait l'objet de notre travail.



Aspect caractéristique du houppier d'un goupi adulte. Noter les branches anguleuses.

.

#### CHAPITRE II

#### CARACTERES GENERAUX DU SITE D'ETUDE

La Guyane française est située dans la zone équatoriale entre 2° et 6° de latitude nord et 51° et 55° de longitude ouest. Elle est soumise aux alizés de nord-est de décembre à juillet et aux alizés de sud-est d'août à novembre.

La forêt ombrophile couvre environ 90% de la superficie qui atteint près de 90 000 km<sup>2</sup>. Au plan géomorphologique, le département fait partie du bouclier guyanais (roches précambriennes), mais sa couverture végétale le rattache à l'immense domaine de la forêt amazonienne.

Le bassin "D" où nous avons conduit notre étude se trouve au p.k. 18 (point kilométrique) de la piste de Saint-Elie située au nord-est du département près de la commune de Sinnamary (Fig. 1).

#### II.1 - Le climat

De type équatorial guyanais (BOYER et al., 1978), le climat a fait l'objet de plusieurs études détaillées (FOUGEROUZE, 1956; HOOK, 1971; BOYER et al., 1978). Nous en rappelons les principales caractéristiques en insistant sur les précipitations qui constituent le facteur climatique majeur.

#### II.1.1 Les précipitations

Les mouvements de la Z.I.C. (Zone Intertropicale de Convergence) de part et d'autre de l'équateur déterminent l'alternance de deux saisons principales mises en évidence par la répartition mensuelle des précipitations. D' août à novembre en moyenne, la Z.I.C. est repoussée dans l'hémisphère nord au delà de la Guyane (jusqu'à 15° de latitude au maximum). Cette situation qui ne permet pas de fortes précipitations

Tableau I: Précipitations mensuelles (mm) relevées au poste "Piste de S $^{\mathsf{t}}$  Elie, p.k. 16" depuis la création du poste pluviométrique.

Année	J	F	М	A	М	J	J	A	s	0	N	D	Total/ar
1978	310,5	240,8	210,1	293,8	338,8	342,3	293,1	333,8	166,6	94,4	88,7	601,3	3314,2
1979	250,1	158,0	520,7	603,9	360,3	324,0	324,1	202,1	75,9	13,9	98,7	279,4	3211,1
1980	306,4	32,5	325,8	444,1	635,6	536,3	289,7	141,7	45,8	113,2	126,5	244,6	3242,2
1981	310,0	432,4	68,5	376,1	451,9	369,7	281,1	126,7	28,5	89,3	101,1	414,0	3049,3
1982	267,0	342,5	437,5	479,2	672,5	322,2	185,5	90,6	49,9	26,3	159,3	134,1	3166,6
1983	251,1	210,4	473,1	914,3	393,3	205,1	154,5	65,0	68,0	29,7	30,6	247,4	3042,5
1984	643,9	83,1	343,4	337,9	1005,8	403,8	262,7	141,0	149,5	179,7	262,7	497,7	4311,2
1985	110,5	105,3	262,0	224,7	402,3	427,5	197,6	266,8	13,0	155,2	79,1	328,8	2572,8
1986	272,6	239,2	187,7	65,3	475,4	562,1	227,7	134,3	10,6	135,1	210,4	282,3	2802,7
1987	208,8	154,9	48,8	417,1	393,5	221,7	255,2	36,8	29,4	12,2	87,2	261,4	2127,0
1988	207,3	193,7	250,0	61,2	312,2	280,9	273,5	250,4	103,6	60,6	146,7	468,6	2608,7

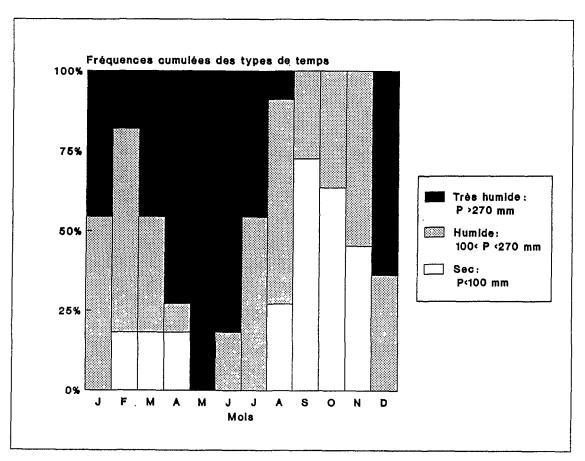


Figure 2 : Analyse fréquencielle des précipitations mensuelles (P) au p.k. 16 de la Piste de S<sup>t</sup> Elie (Période 1978 - 1988).

correspond à la saison sèche. A partir de décembre, la Z.I.C. est de retour sur la Guyane et poursuit un mouvement descendant vers le sud (jusqu'à 3° de latitude sud au maximum) jusqu'en février en moyenne avant de remonter vers le nord d'avril à juillet. Pendant cette période, la Guyane se trouve sous l'influence de la Z.I.C. et reçoit des précipitations importantes. C'est la saison des pluies.

Certaines années, la Z.I.C., suffisamment repoussée au sud en février, mars ou avril, n'agit plus que faiblement sur la Guyane. Il en résulte une diminution relative des précipitations nommée localement "Petit été de mars" permettant ainsi à un épisode plus sec de diviser la saison des pluies en 2 périodes pluvieuses.

Sur l'ensemble de la Guyane, les variations spatiales des précipitations sont importantes. On enregistre en moyenne de l'ordre de 2 m de pluie par an dans la zone méridionale à plus de 4 m dans le massif de Kaw au N.E. Quant aux variations interannuelles, elles sont également très importantes. On a ainsi relevé par exemple pour le poste "Piste de Saint-Elie" (p.k. 16) depuis 1978 de 2,1 m (1987) à 4,3 m (1984) de pluies par an. Le tableau I regroupe les précipitations mensuelles enregistrées depuis la création du poste. On notera les importantes variations interannuelles des précipitations mensuelles. L'année 1984 apparaît exceptionnelle tant pour la distribution mensuelle des précipitations que pour le total annuel.

Pour obtenir une visualisation plus pratique de ces données, nous avons adopté le type de représentation graphique utilisé par **DEVINEAU** (1978). Nous avons défini trois classes de précipitations mensuelles en considérant deux valeurs limites d'ETP de la façon suivante :

- la limite supérieure est définie en considérant (selon DUCREY cité par ALEXANDRE 1989c) que dans d'excellentes conditions, l'ETP journalière maximale peut atteindre la valeur remarquable de 9 mm, soit théoriquement 270 mm par mois.
- pour la limite inférieure, nous avons retenu 100 mm pour valeur minimale de l'ETP mensuelle d'après les travaux de ROCHE (1982) sur un site proche d'ECEREX.

On définit donc les mois très humides comme ceux présentant un total de précipitations supérieur à 270 mm, les mois humides ceux dont le total est compris entre 270 mm et 100 mm, enfin les mois secs sont ceux pour lesquels les précipitations sont inférieures à 100 mm. L'application de cette méthode aux données pluviométriques de la piste de Saint-Elie permet une représentation fréquentielle de la pluviosité (Fig. 2).

Tableau II: Caractéristiques climatiques générales mensuelles pour 1987 à Rochambeau (P: Précipitations mensuelles, EA: Evaporation bac classe A, Ep: Evaporation piche, T: Température moyenne mensuelle, Rg: Rayonnement global (MJ m<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> pour les mois et MJ m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> pour le total annuel, Insol: Insolation).

Mois	J	F	М	A	М	J	J	A	s	0	N	D	1	Total
P(mm)	224.0	146.7	41.4	361.2	423.4	290.8	312.8	159.8	17.6	44.0	79.9	275.3	-!- 	2376.9
EA(mm)	106.0	120.6	150.7	116.9	105.8	123.1	131.2	166.1	171.4	171.7	162.9	118.4	1	1644.8
Ep(mm)	56.8	63.2	76.3	58.0	42.7	44.1	48.2	63.4	74.5	79.2	75.6	51.2	1	733.2
T(°C)	26.8	27.1	26.7	27.3	27.1	27.1	27.1	27.2	27.5	27.6	27.3	27.2	1	27.2
Rg	9.2	11.0	14.7	12.0	12.5	13.0	13.9	15.8	16.4	16.1	14.9	11.1	ĺ	4886.0
Insol(h)	108.6	151.4	202.9	155.8	154.4	176.8	197.6	261.8	270.9	269.8	270.9	160.2	ĺ	2381.1
	ĺ												Ì	

L'expression "mois sec" (relative ici) ne doit pas être confondue avec la notion de mois écologiquement sec. Toutefois, l'observation de la figure 2 montre que l'occurence d'un déficit hydrique est possible en raison de l'inégale répartition mensuelle des précipitations. Ainsi, considérant la limite classique de 50 mm de précipitations mensuelles pour un mois écologiquement sec, HOOK (1971) calcule une moyenne de 2,2 mois écologiquement secs par an après une analyse des données pluviométriques de 30 années de la région de Cayenne. A partir d'hypothèses simples permettant le calcul de la réserve hydrique décade par décade, ALEXANDRE (1989c) effectue une analyse fréquentielle de la disponibilité en eau. Les résultats qui portent sur les données pluviométriques de 30 ans pour Sinnamary montrent que l'on peut observer jusqu'à 26 décades sèches par an. En saison sèche, le nombre de décades sèches consécutives peut atteindre 12, mais la moyenne est de 6, soit 2 mois.

Tous ces résultats se confortent et montrent bien qu'en dépit de précipitations importantes, il peut survenir en Guyane des périodes où la disponibilité en eau pour les plantes est limitante.

#### II.1.2 La température

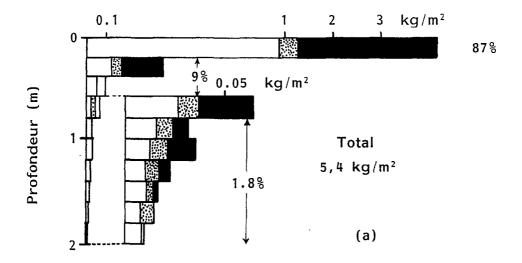
La température est à peu près constante toute l'année (Tabl. II) et sur l'ensemble du département. La moyenne annuelle calculée sur 24 ans à Rochambeau est de 25,8°C. Les écarts nycthéméraux varient de 6°C à 8°C en saison des pluies et de 10°C à 12°C en saison sèche.

L'année 1987, relativement sèche, présente une température sensiblement plus élevée que la moyenne.

#### II.1.3 L'insolation

L'insolation dépend des conditions de nébulosité. Elle est maximale pendant la saison sèche (environ 300 h mensuelles) et minimale pendant la saison des pluies (le mois le plus pluvieux pouvant totaliser 70 h). L'insolation moyenne annuelle est de 2221 h à Cayenne-Rochambeau (HOOK, 1971).

L'année 1987 apparaît là encore excédentaire par rapport à la moyenne annuelle (Tabl. II).



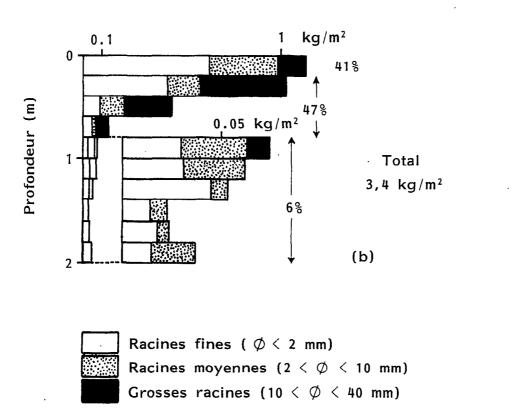


Figure 3: Profils d'enracinement dans un sol à D.V.B. (a) et un sol à D.V.L. (b) (d'après HUMBEL, 1978).

#### II.2 - <u>Le sol</u>

La couverture pédologique de la zone d'étude est développée sur schistes BONIDORO. Elle correspond à des sols de type ferralitique désaturé (BLANCANEAUX, 1978) qu'une analyse structurale détaillée a permis de distinguer selon leurs propriétés hydrodynamiques. Des sols à drainage ralenti en profondeur, mais à fort drainage latéral, dits "sols à drainage vertical bloqué" (D.V.B.) sont fréquemment imbriqués avec des sols à drainage plus profond, dits "sols à drainage vertical libre" (D.V.L.) (BOULET, 1978). Dans les sols à D.V.L., la perméabilité de surface est cinq fois supérieure à celle des sols à D.V.B. (HUMBEL, 1978).

Les sols à D.V.B. résultent d'une transformation des sols à D.V.L. par suite d'un abaissement relatif du niveau de base lié à une légère surrélévation du socle guyanais (BOULET, 1978; BOULET et al., 1979).

La perméabilité très réduite à faible profondeur (souvent 60 cm) des sols à D.V.B. peut conduire à des engorgements en période de fortes pluies. (1978)observe différences primaire, HUMBEL des sols à D.V.L., la décroissance l'enracinement des arbres. Sur de l'enracinement avec la profondeur est progressive, alors qu'elle est rapide sur sols à D.V.B., bien que, dans les deux cas, l'essentiel des racines se trouvent en surface (Fig. 3). Dans la zone d'étude, LESCURE & BOULET (1985) observent pour certaines espèces des corrélations entre la distribution spatiale et le type de sol.

L'étude pédologique du bassin "D" réalisée avant l'exploitation forestière\* (BOULET, 1983) a montré que ces deux types de sols étaient représentés chacun par un versant (Fig. 5).

#### II.3 - La végétation

Bien que l'exploitation du bois de rose (Aniba parviflora, LAURACEES) et de la gomme de Balata (Manilkara bidentata, SAPOTACEES), autrefois pratiquée en Guyane (DEVEZ, 1932), ait pu l'affecter, la forêt dans la zone d'étude est considérée comme primaire. Dominée par places par des émergents de 45-50 m, la voûte forestière s'élève à 30-35 m.

<sup>\*</sup> La coupe a concerné une surface supérieure (1,8 ha) à celle prise en compte par les pédologues (1,6 ha). Le complément de cartographie et les sondages à la tarière que nous avons réalisés, nous ont permis de préciser les zones d'extensions des deux types de sols.

Tableau III: Fréquences des espèces pionnières (arbres et arbustes) les plus abondantes dans la région de la piste de Saínt-Elie (d'après FORESTA et al., 1984).

- a) Effectifs relatifs (%) à 3,5 ans dans une placette de 1000 m² sur la parcelle ARBOCEL (25 ha) .
- b) Indice d'abondance intégrant des observations sur l'ensemble des végétations pionnières étudiées (+ \* peu abondant ; ++ \* abondant ; +++ \* très abondant).
- c) Effectifs relatifs (%) à 4,5 ans dans un échantillon de 600 m<sup>2</sup> sur le Bassin D (1,8 ha)

Ahon	dance	relative

	ARBOCEL		Bassin D	Durée de vie
	a	b	c	(années)
CECROPIACEAE				****
Cecropia obtusa Tréc.	20,4	++++	2,6	25-30
Cecropia sciadophylla Mart.	6,9	+++	2,9	25-30
MORACEAE				
*1 Bagassa guianensis R. BEN		+	0,1	>100?
CLUSIACEAE				
Vismia sessilifolia (Aubl.) DC.	7,4	+++	1,2	25-30
Vismia guianensis (Aubl.) Choisy	4,9	+++	0,4	25-30
Vismia latifolia (Aubl.) Choisy	0,8	+++	-	25-30
SOLANACEAE				
Solanum subinerme Jacq.	7,3	. <del>+++</del>	-	3-4
Solanum rugosum Dun.	3,8	+++	-	3-4
Solanum argenteum Poir.	2	+++	-	5
Solanum asperum L. c. Rich.	-	++	-	3-4
Solanum surinamense Steud.	-	++	1,3	5
CELASTRACEAE				
<sup>*</sup> Goupi glabra Aubl.	7,9	+++	13,3	>100
FLACOURTIACEAE				
Laetia procera (P. et E.) Eichl.	5,6	+++	10,5	>100?
ANNONACEAE				
Xylopia nitida Dun.	3	+++	4,3	50?
Rollinia resinosa Spruce ex Benth.	-	++	-	15-20?
RUBIACEAE				
Palicourea guianensis Aubl.	4,9	+++	2,4	15-20
Palicourea crocea (Sw.) E. et S.	-	++	-	10-15
Isertia spiciformis DC.	5,3	+++	-	15-20
Isertia coccinea (Aubl.) Gmel.	-	++	-	15-20
MELASTOMATACEAE				
Loreya mespiloides Miq.	2,6	+++		10-15
Miconia fragilis Naud.	1,5	+++	34,5	25-30
Miconia tschudyoides Cogn.	-	++		15-20?
Bellucia grossularioides (L) Triana	-	++	1,9	>50
MALPIGHIACEAE				
Byrsonima densa (Poir.) DC.	-	++	-	25-30?
BIGNONIACEAE	•			
*Jacaranda copaia (Aubl.) D. Don	-	+	0,5	>50
VERBENACEAE				15.00
Aegiphila villosa (Aubl.) Gmel.	-		0,4	15-20
MIMOSACEAE 1_				
<sup>1</sup> Inga spp		++	1,3	?
MELIACEAE *1		•	0.0	>1000
*1 Carapa guianensis C. DC.		+	0,2	>100?
SIMAROUBACEAE *1		<u>.t</u>	_	>1002
*1Simarouba amara Aubl.		+	-	>100?

Espèces pionnières d'intérêt économique ("secondaires tardives")

Espèces non prises en compte par DE FORESTA et al.(1984)

Pour les arbres de plus de 20 cm de dhp (diamètre à hauteur de poitrine), on compte en moyenne 217 individus à l'hectare totalisant 21,7 m<sup>2</sup> de surface terrière moyenne. Ces individus se répartissent principalement parmis les LECYTHIDACEES (26%), les CAESALPINIACEES (22%), les CHRYSOBALANACEES (12%) et les SAPOTACEES (9%) (LESCURE, 1981).

Comme d'autres auteurs l'ont observé en milieu tropical (e.g. AUBREVILLE, 1961; RICHARDS, 1952; WHITMORE, 1975), la forêt est dominée par un petit nombre de familles. Ici, 4 familles représentent à elles seules 69% de l'effectif total des arbres de plus de 20 cm de DBH.

L'importance de certaines familles spécialisées ou représentées surtout dans le sous-bois comme les VIOLACEES, les ANNONACEES et les MYRISTICACEES n'apparaît qu'en abaissant le diamètre de précomptage à 5 cm (PUIG & LESCURE, 1981).

Enfin, caractère marquant du paysage forestier, notamment dans le sous-bois, l'abondance des Palmiers doit être soulignée. Pour la forêt de la piste Saint-Elie, les inventaires spécifiques réalisés par SIST (1989) montrent que l'on rencontre 26 espèces sur les 56 recensées en forêt guyanaise par DE GRANVILLE (1986). Bien qu'élevée la diversité et l'abondance des Palmiers est ici moins importante qu'au Brésil dans la région de Manaus (cf. KAHN & CASTRO, 1985).

Après l'exploitation de la forêt, le sol mis à nu est plus ou moins rapidement couvert par un dense recrû forestier. La composition floristique végétation secondaire est généralement cette caractérisée l'abondance d'un petit nombre d'espèces qui représentent l'essentiel du nombre d'individus (RICHARDS, 1952 ; WHITMORE, 1975). En Guyane, structure et la dynamique de cette végétation ont fait l'objet nombreuses études (BOERBOOM, 1974; FORESTA, 1981; ZWETSLOOT, 1981; PREVOST, 1983; RIERA, 1983; LESCURE, 1986; LARPIN, 1989; FORESTA & LESCURE, 1990). Le tableau III présente les principales espèces rencontrées dans la zone d'étude. Ces espèces, dites pionnières, ont en majorité une vie brève mais créent des conditions microclimatiques favorables à l'installation d'espèces plus climaciques. D'autres au contraire, longévives, correspondent aux "cicatricielles durables" de MANGENOT (1956), aux "nomades" de VAN STEENIS (1958) ou encore aux "secondaires tardives" de BUDOWSKI (1965). Il s'agit d'espèces de grand intérêt économique et sylvicole (TAYLOR, 1960; KAHN, 1980) (Tabl. III). Bien que parfois très abondantes dans les jeunes stades des recrûs sur coupe ou grands chablis, ces dernières sont presque totalement éliminées dans les années qui suivent la régénération en raison de leur héliophilie qui les rend très sensibles

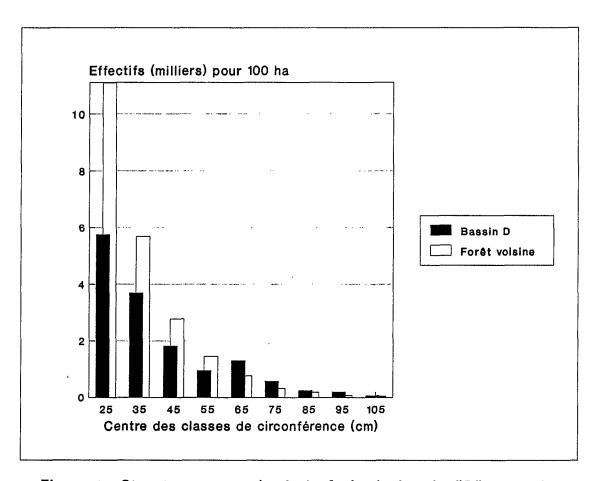


Figure 4: Structure comparée de la forêt du bassin "D" avant la coupe papetière et de la forêt environnante dans la région de la piste de St-Elie (d'après des données de LESCURE, 1981 et de GIRAUD & SARRAILH, 1980).

aux conditions d'ombrage crées par la croissance rapide de leurs concurrents pionniers (e.g. SCHULZ, 1960 pour le Goupi). Dans la forêt reconstituée, elles ne sont plus alors représentées que par quelques individus épars figurant le plus souvent parmi les émergents.

Cependant, malgré des caractéristiques générales communes, les formations secondaires sont hétérogènes (DENSLOW, 1980a et b ; WHITMORE, 1983). Les causes de variation sont nombreuses aussi bien dans les trouées naturelles que dans les grandes ouvertures créées par l'homme (exploitation forestière, agriculture traditionnelle sur brûlis). Dans une même zone de régénération, on peut observer de place en place des peuplements de même âge mais de structure très différente (e.g. FORESTA, 1983).

Il importe donc de préciser les caractéristiques de notre site expérimental.

### II.4 - Le site expérimental

Le bassin "D" a fait l'objet avant coupe d'un inventaire de tous les arbres de plus de 20 cm de diamètre. Confrontant ces données à celles de la forêt environnante, LESCURE (1981) conclue que les différences de structure observées ne sont pas statistiquement significatives en regard de la surface du bassin D (1,6 ha). Celui-ci se caractérise cependant par un déficit de petites tiges et une abondance d'arbres de gros diamètre (Fig. 4). Au plan floristique, l'abondance du Mahot noir (Esweilera odora) et du Wapa (Eperua falcata) (cf. annexe 1) est représentative de la forêt de la piste de St Elie. En appliquant à ces données d'inventaire, les tarifs obtenus lors d'une étude de la biomasse de la forêt Piste de Saint-Elie, LESCURE et al. (1983) ont estimé la biomasse aérienne végétale sur le bassin "D" à 372 t/ha.

# II.4.1 L'exploitation forestière

L'exploitation forestière, de type papetier, a consisté à abattre à la tronçonneuse tous les arbres de diamètre supérieur à 20 cm (sauf les CHRYSOBALANACEES, impropres à la fabrication de pâte à papier) et à débarder les grumes au bulldozer. Le travail a été réalisé au mois de mai 1980, i.e. en saison des pluies (SARRAILH, 1984).

Après la coupe, il subsistait donc quelques remanents et l'on pouvait observer des lignes d'andains correspondant aux houppiers des arbres abattus et aux grumes oubliées ou présentant des défauts internes.

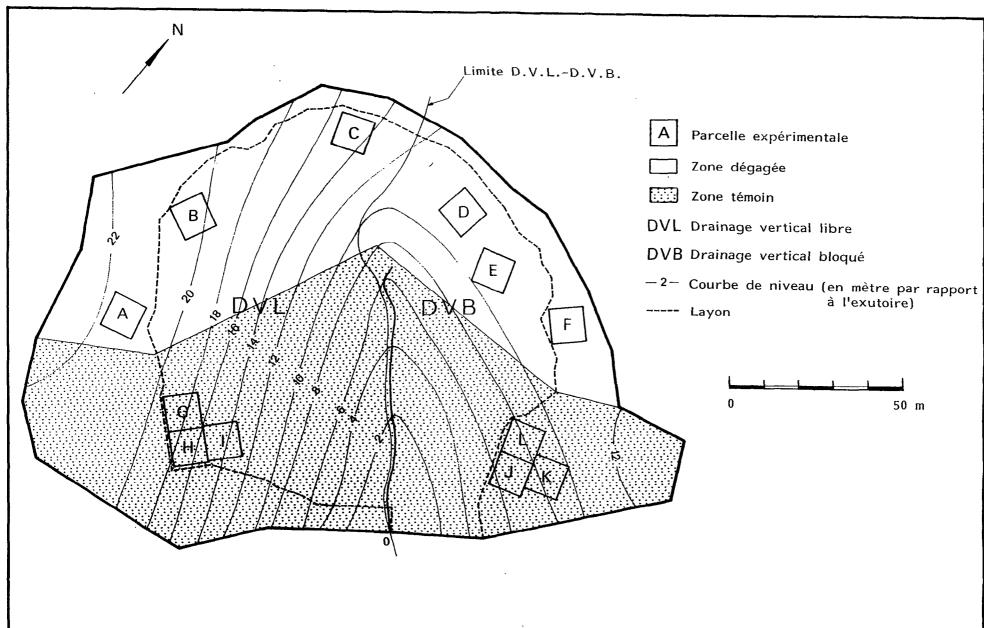


Figure 5 : Bassin versant D, emplacement des parcelles expérimentales

# II.4.2 Mise en place du dispositif expérimental

En juillet 1982, le recrû naturel qui s'est mis en place quelques mois après la coupe est âgé de 1,5 ans. Il est complètement fermé et occupe toute la surface dégagée par l'exploitation. A l'instigation de J.P. LESCURE, M. LEROUX met en place le dispositif expérimental : la partie supérieure du bassin versant est dégagée en supprimant (au sabre d'abattis) les essences à croissance très rapide, connues pour être trop compétitives pour le Goupi et par ailleurs sans avenir commercial ou sylvicole actuellement. Il s'agit de Cecropia obtusa, C. sciadophylla (CECROPIACEES), Vismia cayennensis, V. latifolia, V. sessifolia (CLUSIACEES) et de plusieurs espèces de Solanum (SOLANACEES). La partie inférieure du bassin versant, laissée intacte, constitue le témoin.

L'intensité du dégagement n'a hélas pas été quantifiée. Toutefois, un an après le traitement sylvicole, l'éclairement diffus relatif au niveau du sol était comparable dans le traitement dégagé et le traitement témoin (ALEXANDRE comm. pers.). Cette observation témoigne d'une rapide refermeture du couvert.

Douze parcelles de 10 m x 10 m chacune sont délimitées pour constituer 4 lots tenant compte de la différenciation pédologique des deux versants (cf. II.2), du traitement sylvicole et de l'abondance de l'espèce étudiée (LEROUX, 1983). Il y a donc 2 lots en zone éclaircie, l'un sur D.V.B., l'autre sur D.V.L. et 2 lots en zone témoin, l'un sur D.V.B., l'autre sur D.V.L. (Fig. 5). Pour éviter les lignes d'andains tout en englobant des zones riches en Goupi, des situations topographiques différentes ont été choisies pour disposer les parcelles expérimentales. Alors que les parcelles témoins sont côte à côte sur les versants ou en bas de pente, les parcelles éclaircies sont bien espacées et généralement sur replat ou en haut de pente.

Enfin, on dénombre quelques rémanents et une quasi absence des Cecropia dans les parcelles témoins sur D.V.B. alors que les rémanents sont absents et les Cecropia bien représentés dans les parcelles témoins sur D.V.L.

### II.4.3 Particularité floristique

Bien floristiquement représentatif des que jeunes formations secondaires de la région, le recrû du bassin "D" est remarquable par l'exceptionnelle abondance du Miconia fragilis (MELASTOMATACEES). Cette abondance d'une espèce particulière, peu fréquente ailleurs, n'est pas rare en végétation secondaire. En Guyane, PREVOST (1981) l'a également observé dans un autre site d'étude pour le Palicourea guianensis (RUBIACEES). La fréquence de M. fragilis, bien supérieure ici à celle observée dans les autres recrûs du même type est liée à la présence de porte-graines dans de vieux chablis proches du bassin versant. Ces semenciers ont contribué à enrichir considérablement la réserve du sol en graines de cette espèce (FORESTA et al., 1984). Et c'est ce potentiel séminal édaphique qui s'est exprimé lors de l'installation du recrû.

# II.5 - Présentation du Goupi

Selon BENA (1960), l'aire géographique du Goupi recouvre les Guyanes, la basse région amazonienne et la Colombie. Mais il existe peu d'études portant sur cette espèce de sorte que son écologie reste imparfaitement connue. Cette présentation tente de synthétiser les connaissances actuelles sur le Goupi, principalement dans la partie guyanaise de son aire de répartition.

Le Goupi (Goupia glabra Aubl.) est rattaché à la famille des CELASTRACEES (AUBLET,1775), mais dans certains ouvrages, il constitue le seul représentant de la famille des GOUPIACEES Miers. (e.g. WILLIS, 1973). Il se développe selon le modèle architectural de ROUX (HALLE & OLDEMAN, 1970). C'est une espèce qui réitère très facilement, y compris dans les très jeunes stades de croissance, à la suite de la disparition par traumatisme ou nécrose de l'apex de l'axe principal (FORESTA, 1981). Il n'est donc pas rare d'observer des individus jeunes présentant plusieurs tiges principales (la mise en place de ces relais, parfois lente, peut favoriser le surcîmage de l'individu concerné qui n'a alors plus beaucoup d'avenir). Cénéralement, l'un des brins prend l'ascendant sur les autres qui dépérissent. Ce relais orthotrope contribue alors à l'édification d'un fût rectiligne satisfaisant aux conditions de production de bois d'oeuvre de qualité.

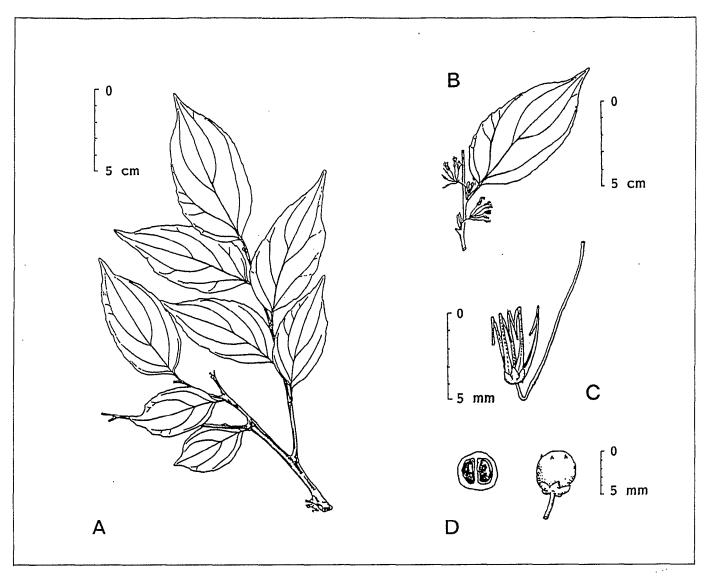


Figure 6: Caractéristiques morphologiques du Goupi

A: rameau feuillé adulte (d'après THIEL, 1984)

B: inflorescence; C: fleur (remarquer les pétales genouillés); D: fruit, entier et en coupe (d'après LINDEMAN & MENNEGA, 1963; modifié)

Tableau IV: Quelques oiseaux consommateurs de fruits de *Goupia glabra*, Piste de S<sup>t</sup> Elie (d'après M. THERY comm. pers., 1986)

Columba plumbea
Cotinga cotinga
Florisuga mellivora
Lipeugus vociferans
Pipra erythrocephala
Pipra pipra
Ramphocelus carbo

Tangara chilensis Tangara mexicana Throupis episcopus Trogon viridis Turdus albicollis Xipholena punicea La hauteur de l'arbre peut dépasser 50 m (OLDEMAN, 1974) et le fût, cylindrique, peut atteindre 25 m de haut et 1,20 m (1,30 m selon GAZEL, 1983) de diamètre. Il est muni à la base de contreforts épais mais peu larges pouvant s'élever jusqu'à 2 m. Des racines traçantes sont parfois apparentes jusqu'à 5 m de distance (BENA, 1960). L'écorce, rugueuse, est fendillée dans le sens vertical et localement écaillée. Elle est de teinte gris-argenté ou gris-rosâtre (THIEL, 1983).

La couronne, composée de branches anguleuses, présente un feuillage clair très caractéristique. Les feuilles simples, entières, dentées (surtout sur les jeunes individus) sont alternes (Fig. 6). D'un vert brillant sur la face supérieure, assez épaisses et cassantes chez les individus âgés, les feuilles sont plus fines, souples et couvertes de nombreux poils chez les individus jeunes. Ce dernier caractère avait conduit AUBLET (1775) à distinguer à tort une seconde espèce dans le genre Goupi: G. tomentosa Aubl.. Les deux noms sont aujourd'hui synonymes. La nervation et la denture des feuilles sont des caractères très variables. Enfin, les feuilles immatures de certains jeunes individus présentent une pigmentation anthocyanique marquée.

La floraison et la fructification sont assez étalées dans le temps. Le pic de floraison apparaît pendant la saison sèche et le pic de fructification apparaît 2 à 3 mois plus tard : le caractère plus ou moins marqué de la saison sèche selon les années ou le site d'observation et probablement le nombre d'arbres observés expliquent les différences entre auteurs. En Guyane française, BENA (1960) et SABATIER (1983) observent respectivement la floraison en juillet-août et octobre tandis que pour la fructification ils indiquent respectivement novembre-décembre et décembre-janvier. Au Brésil où la saison sèche est plus précoce qu'en Guyane, ALENCAR et al .(1979) observent la floraison en juin-juillet et la fructification en août-septembre.

L'inflorescence est une ombelle (WILLIS, 1973) et les hermaphrodites très discrètes sont de couleur jaune-vert. Le fruit est une petite baie sphérique d'environ 5 mm de diamètre, de couleur rouge-orangé à maturité, à dissémination ornithochore (tableau IV) et contenant entre 5 et 10 graines (PREVOST, 1983) (nous avons observé que les valeurs élevées correspondaient à une majorité de graines avortées). Ce sont des graines albuminées, arillées, très petites (1,6 mg), de l'ordre de 2 mm de long et 1 mm de large. Elles subsistent à l'état dormant dans le sol sous couvert forestier où elles constituent une fraction de la banque de graines (PREVOST, 1981, ; SCHULZ, 1960), ce qui confère goupi

caractéristiques d'espèce pionnière. Il peut en effet être très abondant dans les jeunes stades des successions secondaires.

La germination, épigée, intervient préférentiellement lorsque le sol est remué (ROLLET, 1983), dès la mise en pleine lumière. La plantule, de très petite taille (quelques millimètres), commence à croître et d'autant mieux que les conditions lumineuses demeurent favorables. Le Goupi est une essence héliophile. La présence d'endomycorrhizes (BONETTI et al., 1984) doit également contribuer à la bonne croissance de la plantule.

Comme l'indiquent FOX (1976) et FORESTA (1981), les jeunes individus de l'espèce (nous n'avons pas observé le phénomène sur les individus âgés), sont sensibles aux attaques de fourmis champignonistes du genre Atta. Ces fourmis. localement nommées "fourmis manioc" sont responsables de défoliations brutales et spectaculaires. Toutefois. hormis 11n ralentissement momentané de leur croissance, les individus victimes de ces attaques parviennent à régénérer leur appareil foliaire et à poursuivre leur croissance. L'espèce a une longévité très certainement supérieure à 100 ans (ce qui la distingue des espèces pionnières) mais comme pour la majorité des essences tropicales, il n'existe pas de datations précises.

Le bois fraîchement coupé a une odeur forte et désagréable qui disparait ou s'atténue en séchant. D'une densité sèche à 12% d'humidité de 0,85 (BENA, 1960), c'est un bois qui résiste aux pourritures et aux termites, se travaille facilement et prend un beau poli. Ses qualités le destinent aux constructions exposées aux intempéries, mais aussi aux usages de la menuiserie d'intérieur, voire de l'ameublement. En Guyane, les populations tribales utilisent également le Goupi pour confectionner la coque des pirogues.

C'est une espèce qui rejette très bien de souche, même chez les gros individus.

En forêt primaire guyanaise, le Goupi est une essence assez dispersée et en raison de son héliophilie, sa présence témoigne de perturbations passées (chablis, défrichement). C'est la 6<sup>ème</sup> essence exploitée en Guyane (DETIENNE et al., 1990). Il figure sur la liste des bois d'intérêt commercial de l'état du Para (Brésil) (DUBOIS, 1978, cité par ROLLET, 1984). Au Surinam où il constitue des peuplements assez denses (SCHULZ, 1960), le Goupi est l'essence utilitaire du pays (VINCK, 1977).

# II.6 - Conclusion

Le Goupi apparaît finalement comme une essence particulièrement intéressante et dont l'écologie complexe mérite de nombreuses études. Il cumule des caractéristiques d'espèce climacique (présence de mycorrhizes, longévité élevée) et des caractéristiques d'espèce pionnière (petites graines dormantes dans le sol, héliophilie dès la germination). Ces exigences pour la lumière et ses capacités de croissance élevée en font de plus une espèce potentiellement adaptée à une sylviculture intensive. Les stades initiaux des successions secondaires où le Goupi peut être très abondant constituent donc des champs d'expérience d'un grand intérêt pour l'étude de cette espèce. Les résultats de notre travail apporteront ainsi une contribution à la possible définition d'une sylviculture du Goupi.

#### CHAPITRE III

#### DYNAMIQUE D'UNE POPULATION DE GOUPI DANS UN JEUNE RECRU EXPERIMENTAL

### III.1 - Matériel et méthode

La dynamique de croissance sur le bassin "D" a été suivie au moyen de mesures régulières de circonférence au cours de deux périodes d'études principales.

- A la mise en place du dispositif expérimental par M. LEROUX en août 1982, seuls les goupis de hauteur supérieure à 1,30 m ont été inventoriés et numérotés (à cette date, 1/3 des goupis présents n'atteignaient pas la hauteur de précomptage). Pour marquer précisément la hauteur de mesure, un repère à 1,30 m était traçé au crayon feutre sur le tronc. La circonférence des tiges inventoriées de plus d'un centimètre de diamètre a ensuite été mesurée mensuellement au moyen d'un mètre ruban souple (insensible aux variations d'hygrométrie) jusqu'en juin 1983 (LEROUX, 1983). Pendant les six mois suivant, le dispositif n'a plus été suivi.
- C'est à partir de janvier 1984 seulement que nous sommes intervenus sur le dispositif expérimental afin de poursuivre l'étude et d'effectuer de nouvelles mesures. Dans un premier temps, seuls les goupis numérotés ont été pris en compte. Nous avons mesuré le diamètre (au pied à coulisse, selon une mesure unique comme le recommandent PARDE & BOUCHON, 1988) pour les tiges de circonférence inférieure à 4 cm et la circonférence pour les tiges plus grosses. Dans un second temps, il apparaît indispensable d'étendre le suivi de croissance aux espèces concurrentes du goupi pour mieux interpréter le comportement de cette espèce au sein du recrû. Chaque parcelle a donc fait l'objet d'une cartographie précise où tous les individus de hauteur supérieure à 1,30 m ont été inventoriés, numérotés et dans la mesure du possible, identifiés. Chaque tige a pu alors être mesurée mensuellement en diamètre ou en circonférence selon les mêmes modalités que pour les tiges de goupi (LACOSTE, 1985). Ces mesures ont été poursuivies

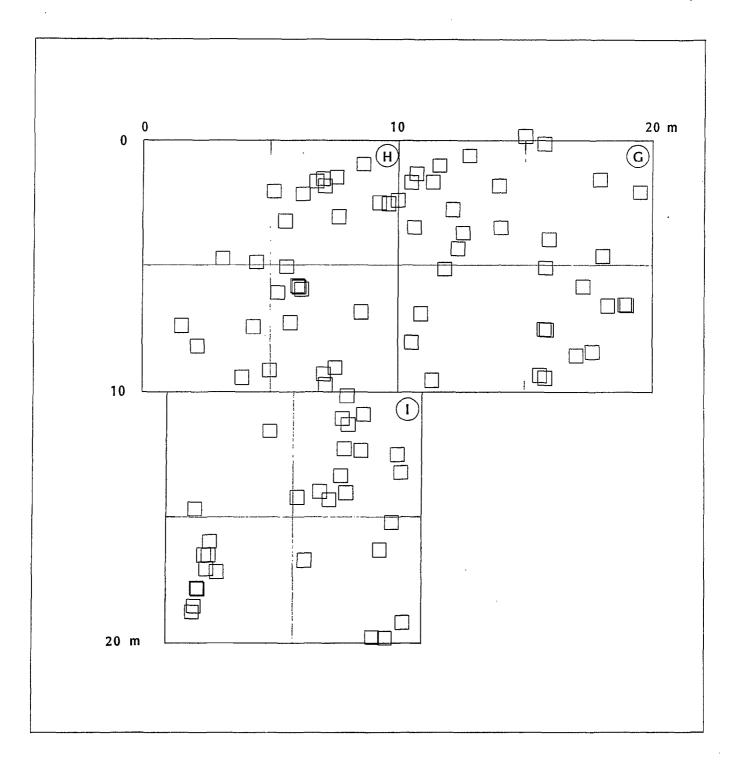


Figure 7: Cartographie des goupis des parcelles G,H,I (T-L) dans le recrû âgé de 1,5 ans. En considérant 12 carrés de 25 m², l'effectif moyen est de 7,5 individus/carré et la variance vaut 16,64. On peut donc conclure à une distribution agrégative.

jusqu'en décembre 1987 après une interruption de 9 mois de juillet 1985 à mars 1986.

# III.2 - <u>Démographie</u>

#### III.2.1 Densité

#### III.2.1.1 Inventaire de 1982

Sur l'ensemble du bassin versant, le Goupi avait en 1982 une distribution spatiale très hétérogène, probablement liée non seulement à la dispersion ornithochore, mais aussi au remaniement superficiel du sol consécutif à l'exploitation forestière (érosion sur les versants). formait des taches plus ou moins denses réparties surtout en haut et bas de pente et sur les replats (LEROUX, 1983). Dans ces taches, les individus présentaient une distribution agrégative que la cartographie de parcelles contiguës met en évidence (Fig. 7). Au sein du dispositif expérimental, la densité variait ainsi beaucoup d'une parcelle à l'autre (Tabl. V). Elle passait de 11 individus sur 100 m<sup>2</sup> dans la parcelle C à 70 individus sur 100 m<sup>2</sup> dans la parcelle B. Pour cette dernière, il faut vraisemblablement attribuer la forte densité du Goupi à l'existence d'un porte-graine qui, avant la coupe de la forêt, a contribué à enrichir localement le sol en D'ailleurs, la présence d'une grosse souche qui rejette vigoureusement à proximité de la parcelle en témoigne. La faible densité du Goupi en parcelle C pourrait résulter du compactage du sol qui porte encore localement les traces du passage des engins de débardage. ROLLET (1983) observe en effet que la germination des graines de cette espèce intervient préférentiellement dans les sols remués.

Bien que les densités minimales et maximales s'observent sur sol à D.V.L., les plus petits effectifs sont à ce stade majoritairement recensés dans les parcelles sur sol à D.V.B.. C'est en particulier le cas des parcelles J, K, L où par ailleurs les Cecropia spp réputés très héliophiles sont très rares alors que plusieurs gros rémanents de la forêt primaire subsistent. La germination des Cecropia (HOLTHUIZEN & BOERBOOM, 1982), comme celle de nombreuses espèces pionnières, a un déterminisme photique et/ou thermique. Or, on sait que le spectre du rayonnement est généralement enrichi en lumière infrarouge sous forêt par rapport au plein découvert.

l Il s'agit d'une densité par défaut puisqu'elle ne concerne que les individus dépassant 1,30 m de hauteur.

Tableau V: Densité des espèces étudiées au sein des 12 parcelles expérimentales (en individus/100 m $^2$ ), en août 1982 (recrû âgé de 1,5 ans) et en juin 1985 (H: hauteur totale de la tige, D: diamètre à 1,30 m).

TYPE DE DRA	TYPE DE DRAINAGE DU SOL				D.V.L.				D.V.B.						
TYPE DE TRAITEMENT		Dégagé		Témoin			Dégagé		Témoin						
ESPECE	PARCELLES	A	В	C	G	н		D	E	F	J	K	L	Moy.	± 1.c.
Goupia glabra (F	Effectif 1982 H>1,30m et D>1cm		41	5	17	13	24	4	15	12	4	3	2	14.0	7.6
	Effectif 1982 pour H>1,30m	51	70	11	36	39	38	18	30	22	16	15	17	30.3	11.1
	Effectif 1985 pour H>1,30m	51	73	25	31	33	33	23	33	30	17	15	16	31.7	10.4
Laetia procera	Effectif 1985 pour H>1,30m	29	20	61	27	27	22	75	55	47	13	2	23	33.4	13.6
Miconia fragilis	Effectif 1985 pour H>1,30m	14	40	20	63	55	64	30	39	49	61	85	42	46.8	12.8
C. obtusa	Effectif 1985 pour H>1,30m	-	-	<u>-</u>	4	9	5	-	-	-	6	2	3	4.8	2.6
C. sciadophylla	Effectif 1985 pour H>1,30m	-	-	-	11	16	5	-	-	-	1	0	0	5.5	7.0

Par ailleurs, les données microclimatiques obtenues à ECEREX (DUCREY et al., 1983) montrent que la température dans le sol est mieux tamponnée et le rayonnement global plus faible sous forêt qu'en plein découvert. Nous pensons donc qu'ici, les rémanents ont maintenu par leur ombrage un rayonnement et des écarts thermiques au niveau du sol défavorables à l'installation des espèces pionnières les plus sensibles.

Les causes de variation de la densité du Goupi apparaissent finalement trop nombreuses en regard de la taille de l'échantillon pour permettre toute conclusion relative à l'influence du type de drainage du sol.

Globalement, la densité moyenne pour les tiges de hauteur supérieure à 1,30 m est de 30  $\pm$  11 individus sur 100 m² à 1,5 ans. Pour les tiges de plus d'un centimètre de diamètre, PREVOST (1981) a observé dans un recrû de 3 ans, sur une surface unitaire de 1000 m², une densité de 9,2 individus sur 100 m² bien inférieure à la valeur correspondante ici de 14  $\pm$  7,5 (Tabl. V) pour un recrû de 1,5 ans.

Cette forte valeur, entachée néanmoins d'un intervalle de confiance élevé rapelle que les parcelles ont été volontairement disposées dans des zones riches en Goupi. Des parcelles de  $1000~\text{m}^2$  englobant nécessairement des surfaces moins denses en Goupi auraient conduit à des valeurs beaucoup plus faibles.

### III.2.1.2 Inventaire de 1985

Le nouvel inventaire réalisé en 1985 a permis de faire pour le Goupi le bilan de deux processus antagonistes intervenus depuis 1982. D'une part, parmi les tiges inférieures à la hauteur de précomptage en 1982, certaines sont mortes, mais les autres se sont accrues suffisamment pour atteindre la dimension requise pour l'inventaire. D'autre part, la mortalité a réduit l'effectif de la cohorte 1982<sup>2</sup>. Dans les lots dégagés, le recrutement a largement compensé la mortalité, mais moins dans les témoins. Les augmentations dans les parcelles dégagées compensant les pertes dans les parcelles témoins, la densité est restée globalement constante entre 1,5 et 4,5 ans (Tabl. V). La relative constance de la densité du Goupi dans les très jeunes stades bien fermés a également été observée entre 3 et 6 ans (PREVOST, 1983), et 3 et 5 ans (UHL & JORDAN, 1984) et en milieu plus hétérogène entre 3,5 et 11 ans (LARPIN, 1989).

<sup>2</sup> Ensemble des goupis recensés et numérotés en 1982.

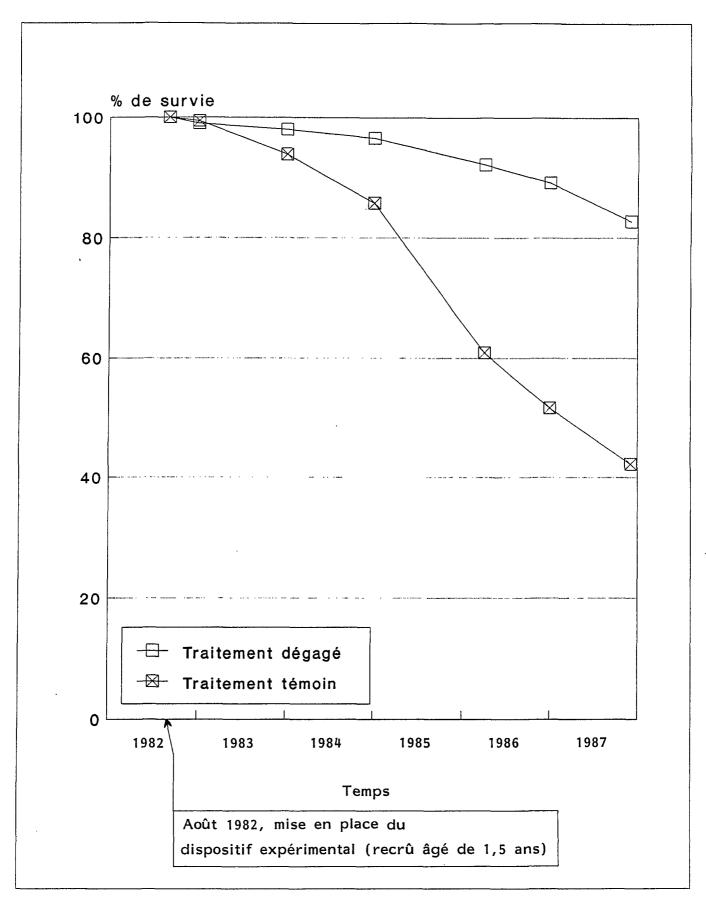


Figure 8: Evolution du % de survie des tiges de goupi inventoriées au début de l'expérimentation.

Les individus recrutés ne sont pas issus de nouvelles germinations. Ils étaient déjà présents en 1982, mais trop petits ou bien pas pris en compte lorsqu'il s'agissait de relais orthotropes (la réitération traumatique précoce est fréquente chez le Goupi, cf II.5).

La densité des principales espèces concurrentes figure dans le tableau V. En l'absence de données initiales, on ne peut que constater les différences entre espèces à ce stade. Laetia procera apparaît plus fréquent dans l'ensemble des parcelles dégagées que dans celui des parcelles témoins alors que c'est l'inverse pour Miconia fragilis. Cette dernière espèce est remarquablement abondante, bien plus que L. procera et G. glabra. Les Cecropia spp sont peu représentés et particulièrement C. obtusa. A ce stade d'évolution du peuplement, C. obtusa est moins compétitif que C. sciadophylla et tend à disparaître au profit de ce dernier (PREVOST, 1981).

#### III.2.2 Mortalité

# III.2.2.1 Observations dans la population de Goupi

Les mesures régulières de circonférences permettent de suivre l'évolution du taux de survie de la cohorte 1982 jusqu'à la fin de l'année 1987 (Fig. 8). Dès la fin 1983, la mortalité est significativement plus élevée dans les parcelles témoins que dans les parcelles dégagées ( $\chi^2$  de p=0,0376). En zone témoin, la mortalité s'est accentuée en 1984 pour devenir maximale en 1985 et diminuer ensuite tandis qu'en zone dégagée, elle est restée sensiblement constante. A la fin de l'année 1987, soit 5,5 ans après le début de l'expérience, le taux de survie est ainsi globalement de 82,7% (minimum : 72,9%, maximum : 100%) en zone dégagée contre 42,2% (minimum : 21,1%, maximum : 55,6%) en zone témoin. Pour la cohorte 1985³, ces valeurs seraient respectivement de 84% et 55%, confirmant une diminution de la mortalité en zone témoin entre 1986 et 1987.

La mortalité cumulée sur 5,5 ans (cohorte 1982) ou 2,5 ans (cohorte 1985) a donc été très significativement plus forte en zone témoin qu'en zone dégagée ( $\chi^2$  de p<10<sup>-4</sup>). Ce résultat confirme les observations de SCHULZ (1960) au Surinam et permet de conclure à l'effet bénéfique du traitement précoce sur la survie du Goupí.

<sup>3</sup> Ensemble de tous les goupis suivis à partir de 1985.

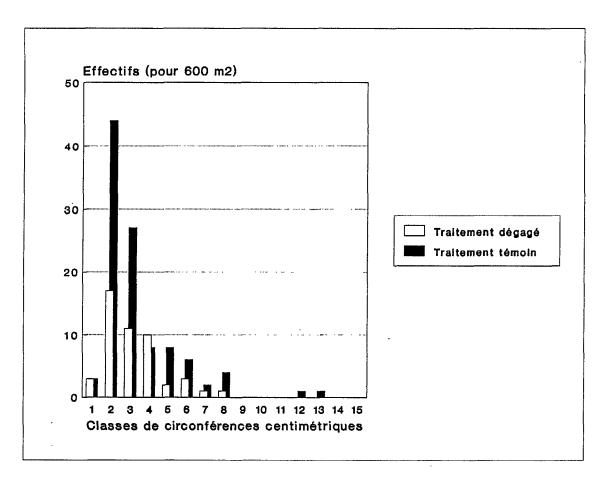


Figure 9: Distribution des circonférences des tiges de goupi morts entre 1982 et 1987.

Là où le traitement sylvicole a supprimé les principales espèces concurrentes à 1,5 an, le rang social du Goupi a été amélioré. Or, la mortalité affecte essentiellement pendant la période d'étude les tiges de très petit diamètre (fig. 9) et complètement dominées. Celles-ci étant proportionnellement moins nombreuses en zone dégagée, on conçoit que la mortalité y soit également moins forte qu'en zone témoin. De même, le ralentissement de la mortalité en zone témoin en 1986 et 1987 pourrait résulter d'une diminution des effectifs des tiges de petit diamètre (cf III.3).

Il faut souligner enfin que les différences de mortalité observées en fonction des types de drainage du sol ne sont pas significatives ( $\chi^2$  de p=0,2047) et qu'il n'existe pas de relation nette entre les valeurs mensuelles des précipitations et de la mortalité. Cela souligne l'importance du facteur lumière dans la survie du Goupi.

# III.2.2.2 Comparaison avec les principales espèces concurrentes

Au niveau du peuplement, la mortalité n'a pu être suivie qu'à partir de 1985, c'est-à-dire 3 ans après le début de l'expérience. Nous ne pouvons donc pas analyser le comportement des différentes espèces immédiatement après le dégagement. Sans préjuger des réactions spécifiques initiales, les données présentées ici permettent seulement d'analyser l'influence du type de drainage du sol et l'éventuelle rémanence de l'effet du traitement sylvicole sur la mortalité des espèces concurrentes du Goupi. Parmi ces dernières, nous nous sommes essentiellement intéressé à Miconia fragilis et Laetia procera en raison de leur abondance et de leur statut dans le peuplement. Dans les différents cas testés, les différences de mortalité observées en fonction des types de drainage du sol n'étaient pas significatives ( $\chi^2$  de p>0,2).

A l'inverse , la mortalité a été globalement plus faible entre 1985 et 1987 en zone dégagée qu'en zone témoin ( $\chi^2$  de p <10<sup>-4</sup>). Dans le détail pourtant, toutes les espèces ne réagissent pas de la même façon et avec la même intensité. Pour L. procera, les différences de mortalité entre zone dégagée et zone témoin ne sont pas significatives ( $\chi^2$  de p = 0.2244) alors qu'elles le sont pour M. fragilis ( $\chi^2$  de p = 0.0534) et de façon encore plus significative pour G. glabra ( $\chi^2$  de p = 0.01). Enfin, de même que chez G. glabra, il n'existe pas de corrélation entre précipitation mensuelle et mortalité chez L. procera ni chez M. fragilis.

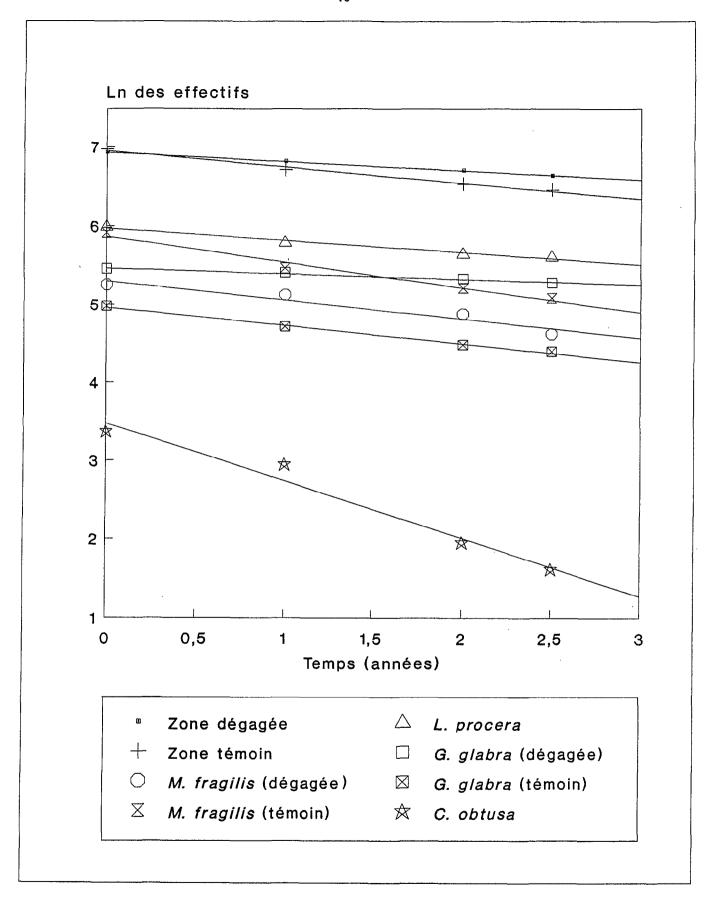


Figure 10: Décroissance exponentielle des effectifs au cours du temps, trois ans après le dégagement (les surfaces échantillonnées sont de 600 m<sup>2</sup> sauf pour L. procera (1200m<sup>2</sup>), on ne peut donc comparer que les pentes des droites).

Nous avons cherché à quantifier le taux de mortalité dans les différents cas étudiés. La décroissance des effectifs au cours du temps peut être décrite, comme l'illustre la figure 10, par un modèle exponentiel de la forme :

$$N = N_0 e^{-at}$$
 (1)  $N = \text{effectif au temps t (exprimé en année)}$   $N_0 = \text{effectif initial}$   $n_0 = n_0 e^{-at}$   $n_0 = n_0 e^{-at}$ 

D'après l'équation (1), on peut déduire un taux de mortalité annuel constant M dont l'expression est :

$$M = 1 - e^{-a}$$
 (2)

Les coefficients du modèle pour les différents ajustements (tous significatifs) figurent en annexe. Les valeurs de M sont regroupées dans le tableau VI pour les différents cas pris en compte.

Toutes espèces confondues, la mortalité s'élève à 18,2% par an en zone témoin contre 10,7% seulement en zone dégagée, soit une différence de près d'un facteur 2. La prise en compte des seules pionnières à l'exclusion des rémanents et des jeunes tiges des espèces plus forestières, comme l'on fait SWAINE & HALL (1983), aurait conduit à des valeurs supérieures. A titre de comparaison, ces auteurs indiquent ainsi une mortalité annuelle de 31% dans un recrû entre 1 et 5 ans au Ghana.

Bien que la mortalité de *C. obtusa* soit particulièrement élevée (52%) mais pas inhabituelle (GAZEL (1983) cite une valeur annuelle de 40% dans un recrû de 3 à 6 ans), c'est *M. fragilis* qui par son abondance contribue le plus à la mortalité totale dans le recrû. Cette espèce représente en effet 50% des individus morts en zone témoin et plus de 35% en zone dégagée. C'est aussi, après *C. obtusa*, l'espèce qui présente le plus fort taux de mortalité : 27,9% en zone témoin et 22,2% en zone dégagée. La forte densité initiale du *M. fragilis* dans le peuplement a, d'une part, accentué la compétition intraspécifique, d'autre part, favorisé l'attaque d'agents pathogènes. Nous avons observé que des individus subdominants, sont morts rapidement de proche en proche vraisemblablement sous l'action d'un champignon parasite (troncs couverts de plaques fongiques noires).

Par ordre d'importance, la mortalité annuelle de 14,3% place L. procera derrière M.fragilis et G. glabra en zone témoin et en seconde place derrière M.fragilis en zone dégagée. L. procera est une espèce qui dépérit rapidement lorsqu'elle est surcimée (LESCURE, 1981). Dans les premiers

Tableau VI: Mortalité annuelle moyenne (M %) sur 2,5 ans (juin 1985 - décembre 1987) calculée d'après un modèle exponentiel.

	Zone dégagée	Zone témoin	
Toutes les espèces	10,7	18,2	***
Goupia glabra	6,8	21,3	***
Miconia fragilis	22,2	27,9	**
Laetia procera	14,3	14,3	NS
Cecropia obtusa	-	52,0	_

Tableau VII: Circonférence moyenne (cm) des individus morts depuis juin 1985 (Les valeurs entre parenthèses correspondent à la fraction de tiges inférieures à 9 cm de circonférence (petites tiges) au 11/06/85)

	   Toutes     les     espèces	Goupi	Laetia 	     Miconia 	     C.obtusa   	   C.sciado   
Témoin	6.04   (0.68)	3.29 (0.93)	4.67 (0.71)	7.13	15.41	14.40     (0.00)
Dégagé	4.90 (0.64)	2.76 (0.75)	5.56 (0.46)	   5.87   (0.49) 	-    -	-   - 

temps, le dégagement a donc certainement pu favoriser sa survie, d'où peutêtre les différences de densité dans les deux traitements. Dans cette hypothèse, les effets positifs du dégagement sur la survie de l'espèce se seraient estompés avec la refermeture du couvert, puisqu'on n'observe pas de différence significative entre les deux traitements.

Pour *G. glabra*, l'évolution de la cohorte 82 a montré que la cinétique de la mortalité était très différente en zone dégagée de celle observée en zone témoin. Bien que le couvert se soit déjà refermé 1 an après le traitement, on constate que la mortalité en zone dégagée ne rattrappe jamais celle en zone témoin. Tout se passe comme si les goupis ayant bénéficiés du dégagement avaient acquis une plus grande résistance à l'ombrage, grâce peut-être à des réserves plus grandes. Pour la cohorte 85 dont on peut ajuster la décroissance des effectifs à un modèle exponentiel, les taux de mortalité annuelle sont de 21,3% en zone témoin et de 6,8% seulement en zone dégagée. De toutes les espèces étudiées, c'est donc le Goupi qui présente le plus faible taux de mortalité en zone dégagée.

D'une manière générale, la mortalité affecte surtout les plus petites tiges de chaque espèce. Les différences entre les espèces (Tableau VII) peuvent s'expliquer en grande partie d'après la structure de chaque population. A taux de mortalité égal, plus la proportion de petites tiges est faible dans la population, plus la circonférence moyenne des tiges mortes est forte. Pour L. procera par exemple, la dimension moyenne des individus morts est donc plus faible dans le traitement témoin que dans le traitement dégagé car la proportion des petites tiges est plus élevée dans le témoin (Tableau VII). Cela est vrai parce que l'espèce a effectivement un taux de mortalité identique dans les deux traitements. Dans les autres cas au contraire, les individus morts sont en moyenne plus gros en traitement témoin qu'en traitement dégagé. Cela tient au fait que la mortalité étant plus forte en témoin qu'en dégagé, elle y affecte donc aussi davantage de grosses tiges. De même, pour l'ensemble du peuplement, les fortes dimensions des C. obtusa morts augmentent la moyenne en traitement témoin.

### III.2.2.3 Conclusion

Contrairement aux forêts primaires plus stables où le taux de mortalité est bas, généralement compris entre 1% et 2% pour les arbres de diamètre supérieur à 10 cm (HLADIK, 1982; LANG & KNIGHT, 1983; SWAINE et al., 1987; LIEBERMAN & LIEBERMAN, 1987), les jeunes formations secondaires

en pleine évolution structurale, donc instables, se caractérisent par une mortalité élevée. La mortalité annuelle dans le recrû est ici de 18,2% en zone témoin (10,7% en zone dégagée) et les taux spécifiques, de 15 à 52%, sont comparables à ceux observés ailleurs pour d'autres espèces pionnières (SWAINE & HALL, 1983). La suppression précoce des pionnières les plus compétitives a pour conséquence une diminution notable et durable (au moins pendant 5 ans) de la mortalité totale du peuplement. Cette diminution de la mortalité pourrait traduire le passage à une phase d'évolution plus homéostatique qui apparait généralement beaucoup plus tard lors du déclin (PREVOST, populations de Cecropia spp 1981). Α l'exploitation forestière sélective qui par réactivation d'importants processus dynamiques conduit à un accroissement de la mortalité (PRIMACK et le dégagement précoce augmenterait donc la "stabilité" du peuplement en favorisant la survie de diverses espèces (cf III.4.3.2).

Alors que la mortalité affecte typiquement les tiges de petit et moyen diamètre, les différences spécifiques dans les dimensions moyennes des individus morts sont attribuables aux différences à la fois des structures des populations et des taux de mortalités. Chez G. glabra, l'effet bénéfique du dégagement semble se prolonger longtemps puisque son taux annuel de mortalité reste après 5 ans beaucoup plus faible que celui des deux autres espèces étudiées.

# III.3 - Structure et évolution structurale du peuplement

### III.3.1. Définition

Au sens classique du langage forestier, la structure du peuplement correspond à l'histogramme du nombre de tiges par catégories de diamètres (BOUCHON, 1979). Lorsque le peuplement est mélangé, comme c'est le cas ici, la structure est dite "totale" si elle fait intervenir toutes les espèces, "partielle" dans les autres cas.

A défaut de posséder un inventaire complet du peuplement à la mise en place de l'expérimentation, nous analyserons d'abord seulement la structure du Goupi (cohorte 1982) et son évolution. Les données recueillies à partir de 1985 nous permettront ensuite de faire une analyse comparative de la structure de cette espèce par rapport à celle de ses concurrentes dans le peuplement et d'en mieux comprendre l'évolution.

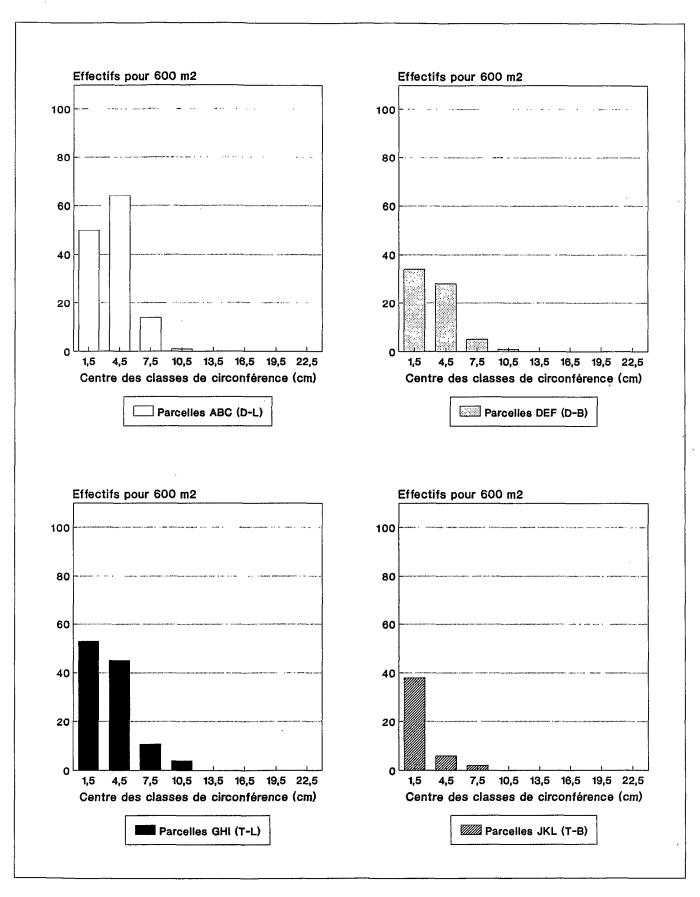


Figure 11: Histogrammes de distribution des circonférences à 1,30 m du goupi à la mise en place de l'expérience le 4/8/1982 (recrû âgé de 1,5 ans).

Tableau VIII: Comparaison de la structure du Goupi dans les différents lots à la mise en place de l'expérience en août 1982.

Lots comparés	D-L/D-B	T-L/T-B	D.V.L./D.V.B.	Témoin/Dégagé
Résultats du $\chi^2$	NS	*	*	NS

<sup>\* :</sup> p<0,05

Tableau IX: Comparaison de la structure du Goupi dans les différents lots 2 ans après le dégagement (août 1984).

Lots comparés	D-L/D-B	T-L/T-B	D.V.L./D.V.B.	Témoin/Dégagé
Résultats du $\chi^2$	NS	(*/NS)	NS	****

<sup>\* :</sup> p<0,05 \*\*\*\* : p<10<sup>-4</sup>

# III.3.2 Structure de la population de Goupi

# III.3.2.1 Caractéristiques à la mise en place de l'expérimentation

La figure 11 représente les histogrammes de distribution des circonférences à 1,30 m dans les 4 lots au moment du premier inventaire en date du 4/8/82. Ces mesures ayant suivi de quelques jours la fin du représentent bien les conditions initiales de elles l'expérimentation.

Globalement, les histogrammes affectent une forme en "L" très marquée qui traduit bien les conditions de compétition qui règnent au sein des peuplements naturels. Des différences apparaissent entre les lots que l'on peut mettre en relation avec les conditions stationnelles initiales précédemment décrites. Dans le cas du lot D-L<sup>4</sup>, la forte densité du Goupi en parcelle B a conduit initialement, sous l'effet d'une compétition intraspécifique élevée, à des individus moyens très abondants dans la classe 3-6 cm. La présence de rémanents dans le lot T-B4, a non seulement limité l'installation des espèces héliophiles comme le Goupi, mais aussi leur croissance initiale, d'où un effectif nul dans la classe 6-9 cm alors qu'il est très important dans la classe 0-3 cm.

Nous avons appliqué le test du  $\chi^2$  pour comparer les distributions des effectifs par classe de circonférence dans les différents lots. Les résultats figurent dans le tableau VIII.

Il ressort de ce tableau qu'en zone dégagée, les différences de structure observées en fonction du type de drainage du sol ne sont pas significatives. C'est l'inverse en zone témoin, mais dans ce cas, il s'agit vraisemblablement d'un artéfact dû à la particularité du lot T-B. Dans la comparaison globale des 2 lots en D.V.L. et des 2 lots en D.V.B., cet artéfact accentue les différences et les rend significatives. Par contre, dégagées initiale globale des parcelles structure significativement différente de celle des parcelles témoins.

<sup>4</sup> D.L. = parcelles dégagées (D) sur sol à drainage libre (L)

T.B. = parcelles témoins (T) sur sol à drainage bloqué (B) D.B. = parcelles dégagées (D) sur sol à drainage bloqué (B)

T.L. = parcelles témoins (T) sur sol à drainage libre (L)

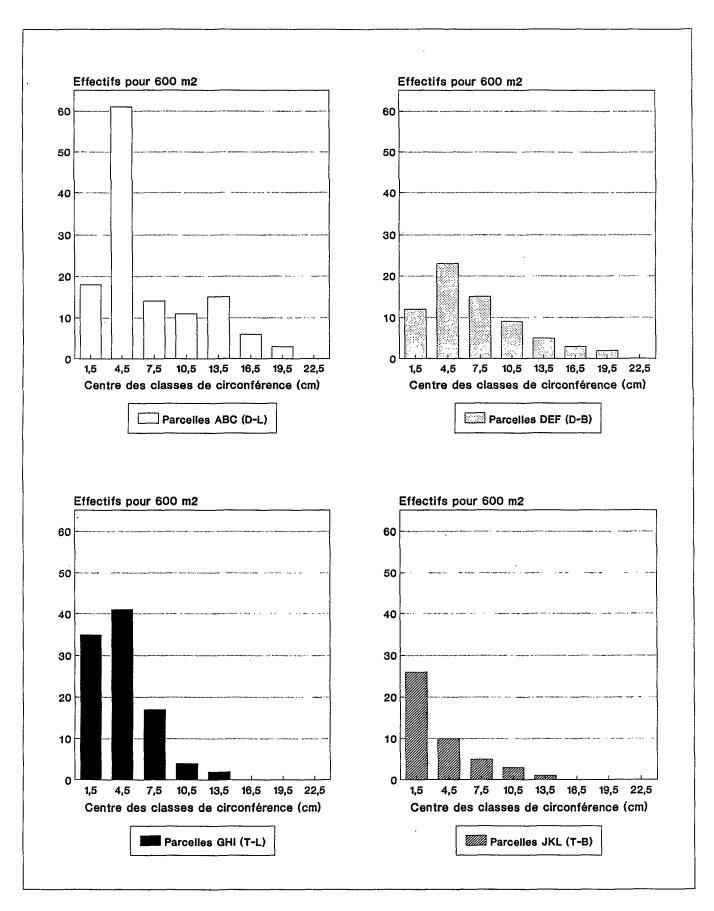


Figure 12: Histogrammes de distribution des circonférences à 1,30 m du goupi deux ans après le dégagement, i.e. en août 1984.

### III.3.2.2 Changements deux ans après le dégagement

La figure 12 représente les histogrammes de distribution des circonférences à 1,30 m dans les 4 lots considérés au 11/07/84, soit près de deux ans après le dégagement. Par rapport à la structure initiale de la population, on constate que des changements importants sont intervenus. Les histogrammes affectent désormais une forme en cloche tronquée à gauche, sauf pour le lot T-B où malgré l'absence de recrutement la forme en "L" subsiste. Cela traduit des conditions de compétition toujours importantes. Cependant, pour les lots en zone dégagée, on observe trois nouvelles classes de circonférence alors qu'une seulement est apparue dans les lots en zone témoin (comparer les figures 11 et 12).

Ces modifications de structure résultent de l'effet du dégagement qui s'est manifesté à deux niveaux. D'une part, la mortalité a favorisé la chute des effectifs dans les petites classes de circonférence et tout particulièrement en zone témoin (cf III.2). D'autre part, la croissance des tiges a été favorisée dans les lots en zone dégagée puisque les tiges y sont sensiblement plus grosses que dans les lots en zone témoin.

Nous avons de nouveau comparé au moyen du  $\chi^2$  les structures des différents lots. Les résultats figurent dans le tableau IX.

Cette analyse met en évidence deux résultats importants. Le premier est que le dégagement a entrainé une différence hautement significative dans la structure de la population de Goupi entre la zone témoin et la zone dégagée. Le second est que le type de drainage du sol n'affecte pas cette structure. Il faut remarquer que sur ce point, la situation était un peu différente lors de la mise en place de l'expérience. Néanmoins, changements structuraux observés en zone témoin entre les lots T-L et T-B nous semblent plus liés à la particularité stationnelle du lot T-B (présence de rémanents) qu'aux propriétés hydrodynamiques du sol. Dans le lot T-L, la croissance importante des nombreux Cecropia spp a conduit à la mise en place progressive mais rapide d'une strate dominante limitant le rayonnement sous couvert, donc la croissance pour les espèces moins compétitives comme le Goupi. Cette stratification précoce dûe aux Cecropia est caractéristique des jeunes peuplements pionniers bien structurés (e.g. FORESTA, 1983). Dans le lot T-B au contraire, en la quasi absence des Cecropia spp (cf Tabl. V), aucune espèce ne pouvait aussi rapidement dominer le peuplement. Les conditions de croissance, limitées cependant par les rémanents, sont ainsi restées plus longtemps favorables à l'ensemble des espèces présentes. Face à des compétiteurs beaucoup moins efficaces que

Tableau X: Comparaison des répartitions en classes de circonférence dans l'ensemble du peuplement et chez les principales espèces étudiées (test du  $\chi^2$ ).

Date	Juin	1985	Juin	1986	Décembr	e 1987
	Effet trait.	Effet sol	Effet trait.	Effet sol	Effet trait.	Effet sol
Ensemble du peuplement	**	***	NS	**	NS	**
Goupia glabra	****	NS	***	*	**	NS
Laetia procera	****	**	***	***	****	**
Miconia fragilis	****	***	****	NS	**	*

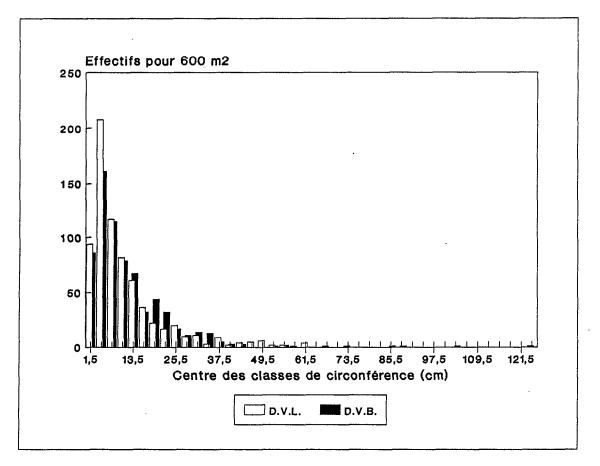


Figure 13: Structure totale de l'ensemble du peuplement en fonction des deux types de drainage, le 11/12/1987 (peuplement âgé de 7 ans).

les *Cecropia spp.*, les goupis du lot T-B ont pu réaliser une meilleure croissance que ceux du lot T-L et atteindre des dimensions comparables à ces derniers. Des différences se maintiennent entre les deux lots puisque les tiges des classes 0-3 et 3-6 cm représentent respectivement 58% et 22% de l'effectif total dans le lot T-B alors que les valeurs correspondantes sont respectivement de 35% et 41% dans le lot T-L.

En conclusion, si initialement la présence des rémanents a pu limiter l'installation du Goupi et de *Cecropia spp*, il semble qu'ultérieurement cette situation ait favorisé indirectement une meilleure croissance du Goupi (même si elle reste très faible) par réduction de la compétition avec les *Cecropia spp*..

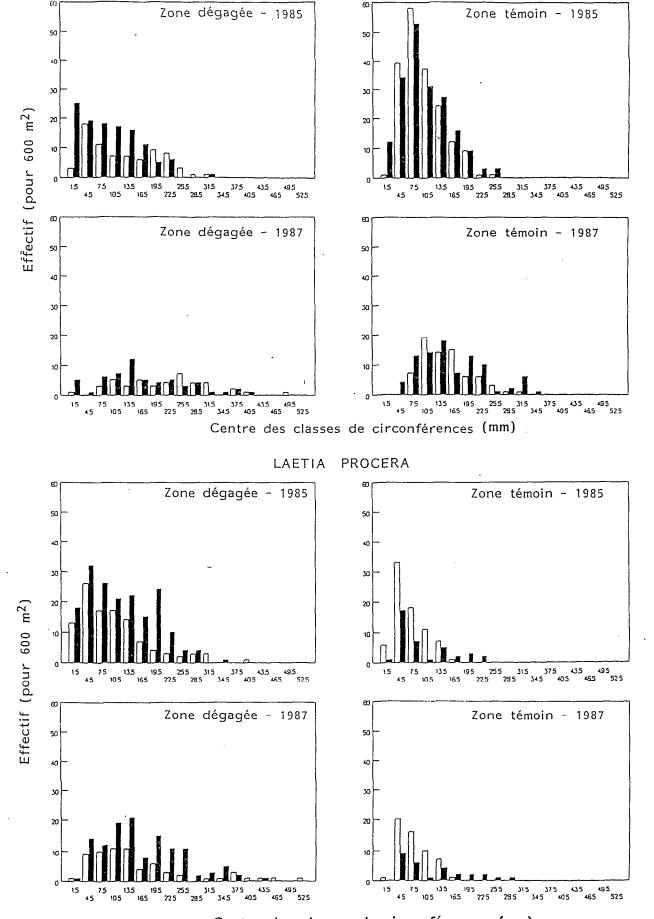
# III.3.3 Evolution structurale de l'ensemble du peuplement

# III.3.3.1 Caractéristiques générales

Les mesures effectuées à partir de 1985 ont permis de suivre l'évolution structurale de toutes les espèces recensées et donc de la totalité du peuplement. Le test du  $\chi^2$  a de nouveau été utilisé pour analyser les différences de structures observées dans les différents cas étudiés. Les résultats figurent dans le tableau X. Il ressort que pour l'ensemble du peuplement, dès juin 1986, i.e., 4 ans après le dégagement, les structures observées dans chaque traitement sylvicole ne sont plus significativement différentes. En revanche, les différences de structure observées en liaison avec les deux types de drainage du sol sont significatives, au moins jusqu'à la fin des mesures en décembre 1987. La figure 13 montre que sur sol à D.V.L., les circonférences maximales et les effectifs des petites classes de circonférence sont beaucoup plus élevées que sur sol à D.V.B.

Cependant, une analyse de détail, au niveau spécifique notamment permet de nuancer ces premières conclusions. Pour les principales espèces étudiées, i.e., G. glabra, L. procera, M. fragilis, l'effet du traitement sylvicole précoce sur la structure reste hautement significatif jusqu'à la fin des mesures en décembre 1987, soit 5,5 ans après le dégagement (Tabl. X). Ce résultat est d'autant plus significatif que les regroupements de classes de circonférence parfois nécessaires en raison d'effectifs insuffisants conduisent à une perte d'information. Le comportement des différentes espèces à l'égard du type de sol est beaucoup moins net et nécessite une étude plus fine des résultats (cf. Tabl. X).

# MICONIA FRAGILIS



Centre des classes de circonférences (mm)

Figure 14: Changements structuraux chez L. procera et M. fragilis de 1985 à 1987 suivant le traitement sylvicole et le type de sol.

La figure 14 illustre les changements de structure intervenus entre 1985 et 1987 pour L. procera et M. fragilis sur les 2 types de sols. Alors que globalement en zone dégagée les différences initiales ne s'accentuent pas, il n'en va pas de même en zone témoin<sup>5</sup>. Dans le lot T-B, on observe une augmentation sensible du nombre de classes de circonférence aussi bien pour L. procera que pour M. fragilis. Dans le lot T-L en revanche, la progression du nombre de classes est plus faible pour M. fragilis et nulle pour L. procera. Comme nous l'avons déjà suggéré, nous pensons que l'absence de compétition avec les Cecropia spp dans le lot T-B a favorisé la croissance des espèces pionnières déjà bien développées, notamment ici M. fragilis et L. procera. Le goupi, largement dominé à ce stade quelque soit le lot témoin considéré, n'a pu profiter de cette situation, ce qui s'accorde bien avec l'absence d'un effet sol sur la structure de cette espèce (cf. Tabl. X).

Pour L. procera et M. fragilis, mais aussi pour l'ensemble du peuplement, l'effet drainage (Tabl. X) quand il apparaît n'est donc finalement qu'un artéfact rendu possible par la présence de rémanents dans le lot T-B. Pour renforcer cette hypothèse, on remarquera enfin qu'en dehors des rémanents et des Cecropia spp, il n'y a pas à ce stade de différence dans les circonférences maximales observées sur sol à DVB et sol à DVL (Fig. 13).

# III.3.3.2. Comparaison de structure de Goupia, Laetia, Miconia

Les figures 15a et 15b illustrent quelques étapes de l'évolution structurale de *G. glabra*, *L. procera* et de *M. fragilis* entre le début et la fin des mesures pour l'ensemble du peuplement en décembre 1987.

Des trois espèces, le Goupi est toujours celle qui atteint les circonférences maximales les plus faibles. En zone dégagée, les maxima sont observés pour L. procera alors qu'en zone témoin c'est M. fragilis qui les réalise. Dans les deux cas, ce sont les situations où les deux espèces sont numériquement les mieux représentées (cf. Tabl. V).

Quel que soit le traitement considéré, c'est avec M. fragilis que la progression du nombre de classes de circonférence est la plus élevée. En zone dégagée, Laetia et Goupia progressent sensiblement du même nombre de classes. En zone témoin, la structure du Goupi est figée. Elle n'évolue que sous l'effet de la mortalité dans les petites classes de circonférence. En

<sup>5</sup> En raison d'effectifs trop faibles, de nombreux regroupements de classes s'imposent qui diminuent l'intérêt du  $\chi^2$ 

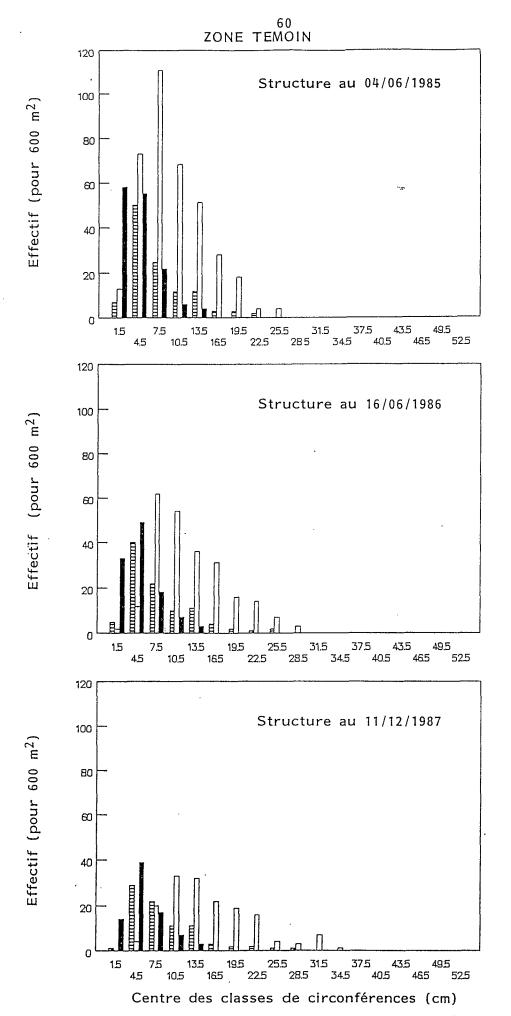


Figure 15 a : Evolution structurale comparée chez G. glabra ( ), L. procera ( ) et M. fragilis ( ) entre le début et la fin des mesures.

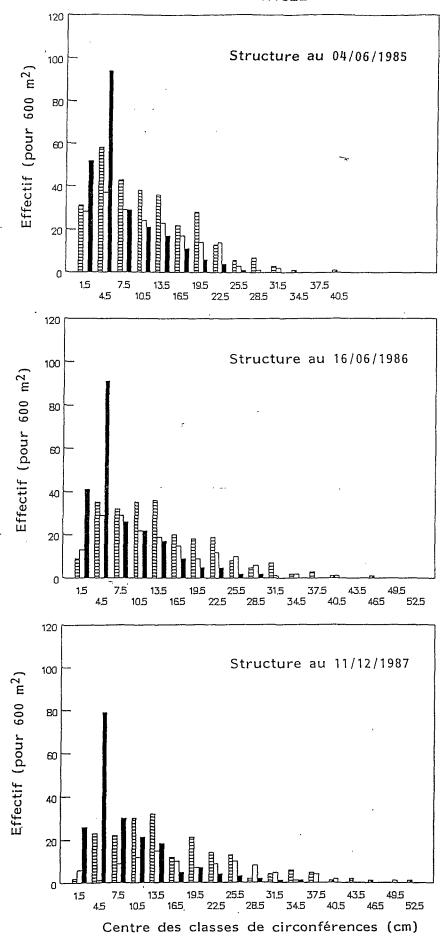


Figure 15 b : Evolution structurale comparée chez G. glabra ( ), L. procera ( ) et M. fragilis ( ) entre le début et la fin des mesures.

comparant les figures 12 et 15, on constate en effet que le nombre de classes de circonférence n'a pas changé depuis 1984. La structure de la population de *L. procera* évolue par progression du nombre de classes de circonférence, mais également et surtout par la mortalité dans les petites classes de circonférence.

Pour mieux préciser l'importance relative de ces différentes espèces, nous avons quantifié dans chaque traitement sylvicole, leur nombre parmi les 100 plus grosses tiges du peuplement. C'est en effet parmi les plus beaux individus développés à ce stade de la succession que seront recrutés les tiges d'avenir du peuplement. Nous avons indiqué dans le tableau XI les résultats obtenus lors du premier inventaire en juin 1985 et du dernier, en décembre 1987.

L'importance de *M. fragilis* apparaît très nette, non seulement en zone dégagée, mais surtout en zone témoin où elle occupe une place de tout premier plan. Entre les deux inventaires et dans les deux traitements, l'espèce renforce son importance parmi les plus grosses tiges. Il faut à nouveau souligner que cette espèce était exceptionnellement abondante sur l'ensemble du bassin versant et en particulier dans le traitement témoin (cf. Tabl. V).

- L. procera, espèce la mieux représentée dans le traitement dégagé en début de mesures est aussi celle qui présente le plus grand pourcentage de grosses tiges. Cependant, ce pourcentage diminue entre 1985 et 1987. Beaucoup moins abondante dans le traitement témoin, l'espèce ne totalise qu'un petit nombre de grosses tiges qui ne change pas entre les deux inventaires.
- G. glabra est partout l'espèce la moins bien représentée, mais c'est aussi celle qui globalement totalisait le plus petit effectif total lors de l'inventaire de 1985. Dans le traitement dégagé cependant, le nombre de grosses tiges reste stable entre les deux inventaires. Dans le traitement témoin, l'espèce complètement dominée n'apparaît même pas.

Dans le traitement témoin on remarque l'importance des deux espèces de *Cecropia*. De même, l'effondrement de la population de *C. obtusa* entre 1985 et 1987 est de nouveau en accord avec les observations de PREVOST (1981).

Pour chaque espèce, la contribution des grosses tiges à l'effectif total rappelle les observations faites plus haut. C'est chez le Goupi que la proportion des petites tiges est la plus importante. Comme pour toutes

Tableau XI: Evolution de la répartition spécifique des 100 plus grosses tiges sur 600  $\rm m^2$  entre juin 1985 et décembre 1987.

		G. glabra		M. fragilis		L. procera		C. sciado.		C. obtusa	
		(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)
juin 1985	Dégagé	9	(4)	32	(17)	46	(16)	-	-	-	-
	Témoin	0	(0)	31	(8)	5	(4)	31	(94)	12	(41)
décembre 1987	Dégagé	9	(5)	34	(34)	42	(22)	-	-	<u>-</u>	-
	Témoin	0	(0)	38	(24)	5	(6)	30	(100)	. 5	(100)

<sup>(1)</sup> Contribution de l'espèce(%) à l'effectif des 100 plus grosses tiges sur 600 m<sup>2</sup>.

<sup>(2)</sup> Proportion des grosses tiges de l'espèce (%) par rapport à son effectif total.

les espèces, la mortalité affecte essentiellement les petites tiges, la proportion des grosses tiges par rapport à l'effectif total de chaque population s'en trouve logiquement augmenté et d'autant plus que le taux de mortalité est élevé.

#### III.3.4. Conclusion

Le traitement sylvicole a entrainé des différences de structure très importantes entre traitements pour les espèces pionnières étudiées. mieux représentées dernières sont beaucoup dans les classes circonférence élevées en zone dégagée qu'en zone témoin. Par ailleurs, indépendamment de leur réaction au traitement sylvicole, les différentes espèces sont d'autant mieux représentées dans les grandes classes de circonférence que leur effectif initial était important. Ce résultat est particulièrement net en zone témoin pour Miconia fragilis, malgré la compétition avec le Cecropia spp. Cette observation souligne toute l'importance de la composition floristique initiale dans dynamique de la végétation secondaire. En outre et dans ces conditions, cela montre l'efficacité d'une stratégie de survie consistant à produire un grand nombre d'individus. A ce titre, le goupi n'était vraisemblablement pas l'espèce la mieux favorisée au départ de l'expérience. En effet, en dépit d'une mortalité annuelle beaucoup plus faible que celle de ses compétitrices elle a, 4 ans après le traitement, une densité plus faible que ces dernières.

Le traitement sylvicole a cependant eu un effet positif durable sur la structure du goupi puisqu'en traitement dégagé sa contribution à l'effectif des plus grosses tiges reste stable dans le temps. En traitement témoin, l'espèce est complètement dominée et ne figure pas parmi les plus grosses tiges.

L'analyse des résultats a montré par ailleurs qu'il n'y a pas d'effet sol en dehors d'un artéfact lié à la présence de rémanents dans le lot T-B. C'est un résultat essentiel dans notre problématique. Plusieurs observations peuvent concourrir à expliquer ce fait. La forte pente du bassin versant favorise nettement le drainage latéral et dans le cas du sol à D.V.B., cela compense le faible drainage vertical. D'autre part, en raison de l'enracinement essentiellement de surface de plusieurs espèces, dont notamment M. fragilis, la qualité du drainage profond à probablement

Il est enfin envisageable, puisqu'il s'agit moins d'importance. conditions naturelles, que les espèces présentes soient finalement adaptées aux différentes conditions stationnelles comme c'est le cas pour le goupi (ALEXANDRE, 1988). Nos observations s'accordent ainsi avec celles de EWEL (1980) ou encore de SCHULZ (1960) pour qui les espèces pionnières très héliophiles, indicatrices de perturbations, sont largement indifférentes au type de sol. Une différenciation du peuplement peut apparaître beaucoup plus tard, lors de l'installation d'espèces plus spécialisées. Dans la zone d'étude, en forêt primaire, LESCURE & BOULET (1985) ont notamment observé que la proportion d'arbres de gros diamètres était plus élevée sur les sols à D.V.L. que sur ceux à D.V.B.. Et bien que les formation climaciques puissent parfois, en zone tropicale également, gommer les différences pédologiques (KWAN & WHITMORE, 1970), les variations des conditions édaphiques restent un des facteurs déterminants des formations végétales en équilibres (LEMEE, 1960). Notre résultat qui intéresse un stade initial de la succesion végétale conserve à ce titre toute son importance et justifie ainsi que l'on ne distingue plus les deux types de drainage de sol dans la suite de ce travail.

### III.4 - Croissance

### III.4.1 Définition

Nous nous intéressons ici à la croissance en circonférence des tiges. Celle-ci est évaluée en calculant la différence entre les mesures successives d'une même tige à des intervalles de temps mensuels ou annuels.

On peut identifier 4 sources de variations du diamètre d'une tige (sur les jeunes tiges des espèces étudiées, les exfoliations d'écorce ne se produisent pas). Les deux premières, correspondant à l'activité des assises subéro-phellodermique et libéro-ligneuse, proviennent d'une multiplication cellulaire et correspondent à un phénomène de croissance au sens strict. Les deux autres résultent de processus de transports au sein de la plante. Il s'agit des variations de l'hydromasse du tronc, mais aussi des réserves carbonées qui conduisent à des phénomènes de constriction et de dilatation du tronc (e.g. ALVIM, 1964; KOZLOWSKI, 1962; KRAMER, 1962; LONGMAN & JENIK, 1974). Ces différents facteurs sont difficiles à étudier séparemment. Les mesures de circonférence à un instant donné intègrent donc les variations de tous ces facteurs. Il en résulte qu'en général, et c'est le cas ici, les

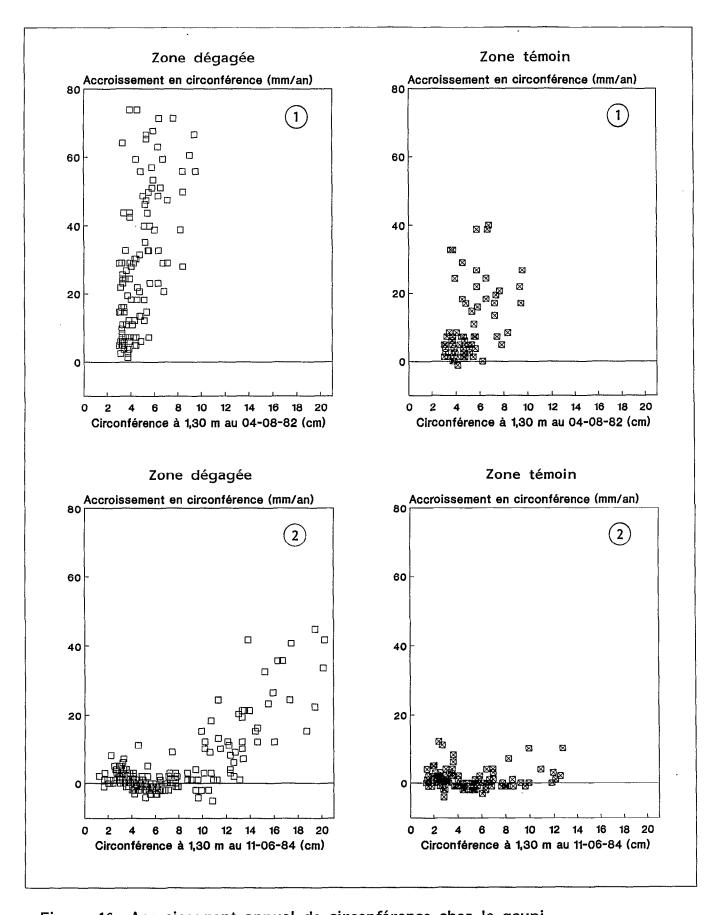


Figure 16: Accroissement annuel de circonférence chez le goupi,

(1): un an après le dégagement

(2): trois ans après le dégagement

accroissements calculés sont toujours des accroissements apparents et non pas des accroissements vrais.

### III.4.2 Croissance en circonférence

# III.4.2.1 Réaction du Goupi à un dégagement précoce

La figure 16-1 représente la croissance du Goupi dans les deux traitements sylvicoles au cours de la  $1^{\rm ère}$  année suivant le traitement (les mesures sur 10 mois ont été ramenées à une valeur annuelle). La figure 16-2 montre l'évolution de la croissance du Goupi au cours de la  $3^{\rm ème}$  année après le dégagement

Sur la figure 16-1, la différence entre les deux traitements est très nette. La croissance est significativement plus élevée dans le traitement dégagé (m =  $28,3\pm3,9$  mm/an) que dans le traitement témoin (m =  $10,47\pm2,6$  mm/an).

Comme il est général en peuplement naturel et notamment pour le Goupi (SCHULZ, 1960; GAZEL, 1983; AYPHASSORHO, 1984), la variabilité interindividuelle est très élevée et ici particulièrement en traitement dégagé. effet. l'élimination des espèces concurrentes а entraîné amélioration des conditions de croissance qui n'a profité qu'aux individus que le hasard avait placé à proximité de ces dernières. Parmi ces individus, ce sont surtout les plus petits parceque fortement dominés initialement, qui ont le mieux réagi. Le nombre d'individus dont la croissance reste faible est assez important et laisse penser que le dégagement aurait pu être plus fort. La croissance élevée des individus qui ont profité du dégagement en est d'autant plus spectaculaire.

Dans le traitement témoin, la variabilité inter-individuelle bien qu'importante est moins accentuée que dans le traitement dégagé. Plusieurs individus présentent une croissance nulle, voire même "négative", ce qui traduit un dépérissement des tiges. En Guyane, c'est à ce stade que, selon PREVOST (1981), les espèces pionnières comme les Cecropia réalisent une forte croissance et accentuent leur dominance sur les espèces héliophiles peu compétitives comme le goupi.

Pendant la troisième année qui suit le dégagement (Fig. 16-2b), la majorité des individus du traitement témoin ne croissent plus. Les accroissements "négatifs" observés peuvent traduire une constriction des tiges d'origine physiologique (cf. III.4.1). Il nous semble cependant que la méthode de mesure, peu adaptée aux petites tiges de faible croissance

doit rendre compte d'une grande partie de ces valeurs négatives. Ces tiges, de très faible vigueur, n'ont probablement aucun avenir dans le peuplement comme l'atteste leur taux élevé de mortalité (cf III.2.2). Il faut pourtant souligner que plusieurs individus ne présentant aucun accroissement mesurable se sont néanmoins maintenus pendant toute la durée de l'étude. Cette relative tolérance à l'ombrage du Goupi confirme les résultats d'autres travaux (ARAUJO, 1970; ALENCAR & ARAUJO, 1980). Cela expliquerait, si l'on envisage la distribution plus ou moins aléatoire des chablis qui créent des conditions favorables à sa régénération, comment cette espèce parvient à se maintenir en forêt à l'état dispersé.

Dans le traitement dégagé, la population s'est scindée en deux. La majorité des individus, largement dominés, se sont comportés comme ceux du traitement témoin. Leur très faible croissance ne leur donne aucun avenir dans le peuplement. Les autres tiges poursuivent leur croissance et montrent que l'avantage acquis grâce au dégagement initial est durable. Une relation linéaire entre circonférence à 1,30 m et accroissement apparait nettement, donnant peu de signification à la croissance moyenne (m = 14,12 ± 3,5 mm/an). Cependant, la variabilité inter-individuelle et les accroissements maximaux ont diminué par rapport à ceux observés 1 an après le dégagement. Le couvert qui s'est rapidement refermé en 1 an (ALEXANDRE, comm. pers.) limite donc probablement de nouveau la croissance du Goupi.

La circonférence minimale à partir de laquelle on observe une croissance significative des goupis est à ce stade voisine de 10 cm. Cela signifie que les individus plus petits sont trop ombragés pour croître. A un instant donné, la circonférence minimale indique donc la dimension à partir de laquelle une tige dominée ou encore surcimée reçoit suffisamment d'énergie pour s'accroître. Plus l'espèce est tolérante à l'ombrage, plus la circonférence minimale est petite et inversement. Finalement, cette circonférence minimale exprime un seuil de tolérance que nous proposons de nommer "seuil de surcimage". Nous montrerons dans le paragraphe suivant l'intérêt de ce paramètre.

## III.4.2.2 Comportement des espèces concurrentes

Les données recueillies à partir de juin 1985 (cf. III.1) nous permettent d'étudier en plus de celle du Goupi, la croissance des deux principales espèces concurrentes en traitement dégagé, i.e., M. fragilis et L. procera. La figure 17-I représente l'accroissement annuel des trois espèces entre juin 1985 et juin 1986, soit 4 ans après le dégagement. Comme

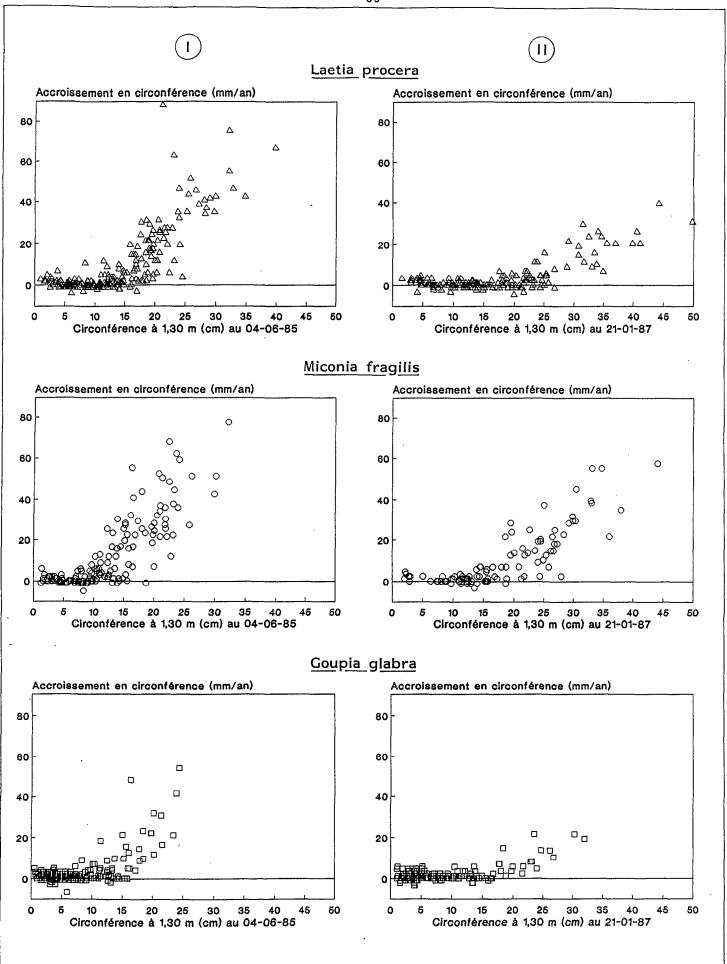


Figure 17: Evolution de la croissance annuelle en circonférence 4 ans (I) et 4,5 ans (II) après le dégagement.

nous l'avons observé plus haut pour le Goupi, les populations sont scindées en deux. Les individus de faible diamètre, dominés, ont une croissance nulle tandis que les plus gros poursuivent leur croissance. Pour rendre possible une comparaison des 3 espèces malgré des structures de population différentes, nous ne considérons que les individus de la classe 20-30 cm de circonférence. Les accroissements moyens de circonférence sont ainsi respectivement pour M. fragilis, L. procera et G. glabra de 36,0; 30,8 et 29,7 mm/an, avec une variabilité intraspécifique élevée. La croisssance moyenne du Goupi est sous estimée en raison de l'absence de gros individus dans la classe échantillon. Ceci nous incite à penser qu'elle pourrait en fait être supérieure à celle de L. procera. C'est M. fragilis qui réalise la meilleure croissance et apparait le plus compétitif. Par ailleurs, le "seuil de surcimage" apparait légèrement plus faible pour M. fragilis que pour G. glabra, mais c'est pour L. procera qu'il est le plus élevé.

La figure 17-II montre les changements intervenus au cours de la dernière année de mesures en 1987, soit 5,5 ans après le dégagement. La croissance moyenne des individus de la classe de circonférence 20-30 cm a diminué. Elle est respectivement pour M. fragilis, L. procera et G. glabra de 16,1 ; 3,6 et 11,6 mm par an. Cela résulte en partie du déplacement du seuil de surcimage vers des valeurs plus élevées. Alors qu'il est de 15 cm environ pour M. fragilis et G. glabra, il dépasse les 20 cm pour L. procera. Cela explique la mauvaise croissance de cette dernière espèce et confirme la plus grande tolérance à l'ombrage du Goupi et de M. fragilis dont la croissance reste la plus élevée. La figure 18 qui illustre la relation entre hauteur et circonférence d'une tige permet de déduire que les hauteurs moyennes correspondant à ces "seuils de surcimage" sont respectivement de 10,5 et 13 m. Or l'étude de la répartition verticale de la biomasse foliaire (cf Chap. IV et LACOSTE & ALEXANDRE, 1989) montre que, dans ce peuplement monostratifié, la densité de feuilles commence à augmenter significativement à partir de ces hauteurs. A un instant donné, le "seuil de surcimage" permet donc de situer le niveau inférieur de la voûte foliaire et de préciser le tempérament relatif des différentes espèces puisqu'il traduit leurs capacités à supporter le surcimage et donc à tolérer l'ombrage. De plus, la tolérance à l'ombrage peut évoluer avec l'âge des plantes et du peuplement. Le seuil de surcimage apparaît donc ainsi comme un critère évolutif, dynamique mais aussi statistique.

Ainsi, la faible tolérance à l'ombrage de *L. procera*, déjà signalée par LESCURE (1981 et 1986) s'oppose à la meilleure tolérance de *M. fragilis* et *G. glabra* de comportement très voisin. D'autre part, les capacités de

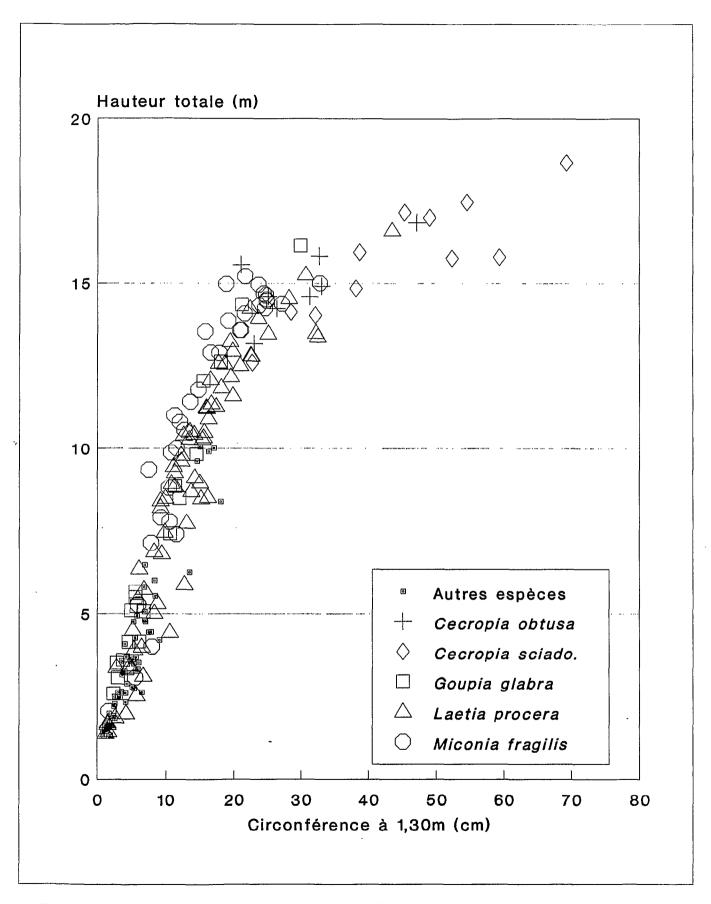


Figure 18: Evolution de la hauteur totale d'une tige en fonction de sa circonférence à 1,30 m.

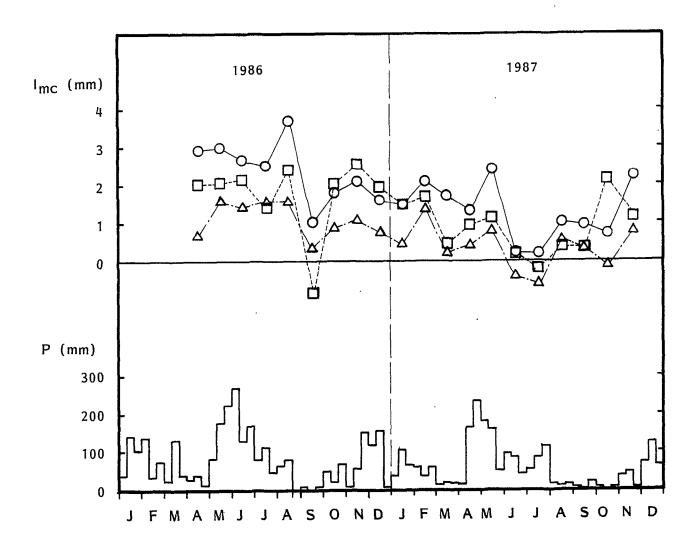


Figure 19: Evolution saisonnière des précipitations décadaires P et de l'accroissement moyen mensuel de circonférence  $I_{mc}$  (tiges de la classe de circonférence 20 - 30 cm) entre 3,5 et 5,5 ans après le dégagement.

□---□ Goupia glabra O—O Miconia fragilis Δ—Δ Laetia procera

croissance de *L. procera*, pourtant élevées (PREVOST & PUIG, 1981), restent en moyenne inférieures à celles de *G. glabra* et plus encore de *M. fragilis*. C'est finalement cette dernière espèce qui présente la meilleure aptitude à la compétition, suivie de *G. glabra* puis de *L. procera*. Ce résultat montre l'importance de la structure initiale du peuplement sur toute son évolution dynamique et confirme les conséquences d'une hiérarchie précocement établie entre les arbres (LOWE, 1971 cité par ASHTON et al., 1979). Si une espèce peu compétitive démarre précocement (c'est probablement ici le cas de *L. procera*), elle parviendra à se maintenir en raison des faibles différences entre espèces. A l'inverse, elle disparaîtra si elle démarre tardivement.

#### III.4.2.3 Variations annuelles de la croissance

La figure 19 représente les variations annuelles de l'accroissement en circonférence des tiges de la classe de circonférence 20-30 cm entre 4 et 5,5 ans après le dégagement. Comme de nombreuses études l'ont déjà montré en forêt primaire (DAWKINS, 1956; SCHULZ, 1960; BOALER. CATINOT, 1970; BERNARD-REVERSAT et al., 1972; AMOBI, 1973; PUIG & PREVOST, 1986; REICHT & BORCHERT, 1984) ou secondaire (PUIG & PREVOST, 1986), la croissance présente un rythme saisonnier partiellement gouverné par le régime des pluies. Pendant les épisodes secs la croissance diminue fortement tandis qu'elle reprend au retour des pluies. Cependant, la croissance diminue également en saison des pluies vraisemblablement sous l'action d'une mauvaise aération du sol. Il n'est pas rare en effet d'observer en cette saison des zones où l'eau subsiste en surface. D'autre part, dès le début de la saison sèche, la croissance peut rester faible malgré les bonnes réserves hydriques du sol. COLIN (1989) a observé sur le Goupi qu'une forte régulation stomatique, principalement sous la dépendance du déficit de saturation de l'air, pouvait se mettre en place en dépit d'une bonne alimentation hydrique. Or, on sait que la croissance radiale dépend directement de la photosynthèse courante (KOZLOWSKI, 1962). procera et M. fragilis pourraient présenter la même sensibilité au déficit de saturation de l'air puisque leur comportement est identique à celui du Goupi. Cette sensibilité au déficit de saturation de l'air a d'ailleurs été observée chez d'autres espèces de forêts tropicales comme par exemple le Palmier à huile (DUFRENE, 1989).

La diminution de la croissance annuelle en 1986 et 1987 (cf. III.4.2.2) résulte d'un amortissement général et progressif de la croissance mensuelle. Ce phénomène pourrait résulter des conséquences d'une

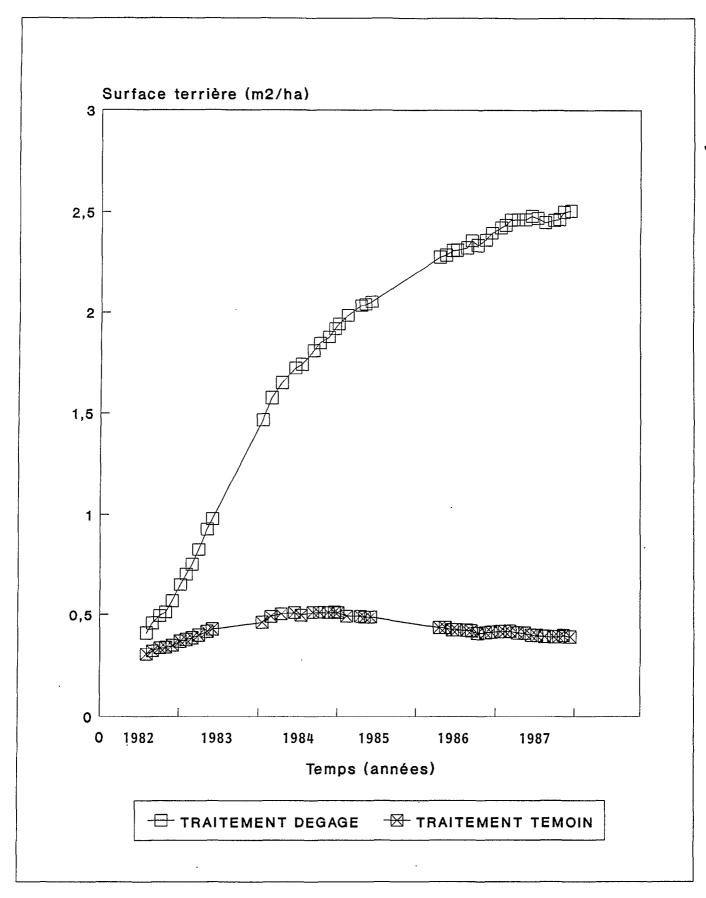


Figure 20: Evolution de la surface terrière du goupi dans les deux traitements depuis le début de l'expérimentation (valeurs mesurées sur 600 m<sup>2</sup> et ramenées à l'hectare).

année plus sèche en 1987 (2127 mm de pluie) qu'en 1986 (2608 mm) (déjà déficitaire par rapport à la moyenne) de même que de la compétition interspécifique (augmentation du seuil de surcimage). On sait toutefois qu'en forêt primaire, les variations interannuelles de la croissance peuvent être importantes (ASHTON et al., 1979). Les valeurs négatives de l'accroissement mensuel en saison sèche confirment les observations de PREVOST & PUIG (1981) et traduisent probablement les variations du stock d'eau retenue dans l'écorce et le tronc. Dans le cas d'espèces à croissance rythmique, ce phénomène peut aussi résulter de la rapide élongation caulinaire qui mobilise des réserves carbonées importantes et provoque une constriction du tronc comme c'est le cas par exemple chez le Cacaoyer (ALVIM, 1964) ou l'Hévéa. Les fortes croissances au retour de la saison des pluies pourraient traduire une réhydratation du tronc comme l'ont montré d'autres études (BERNARD-REVERSAT et al., 1972 ; REICH & BORCHERT, 1984). On remarque enfin qu'en dépit d'un appareil racinaire très superficiel, le M. fragilis présente toujours la meilleure croissance aussi bien pendant les épisodes très pluvieux que pendant les très secs. Nous manquons cependant de données sur l'écophysiologie de cette espèce pour proposer une interprétation.

## III.4.3 Croissance en surface terrière

## III.4.3.1 Cas du Goupi

La figure 20 illustre l'évolution de la surface terrière du Goupi  $(G_{gg})$  dans les deux traitements sylvicoles depuis le début de l'expérience jusqu'à la fin des mesures en décembre 1987. La différence est très nette. Elle peut être interprétée comme le résultat du taux de croissance et du taux de mortalité très dissemblables, comme nous l'avons vu plus haut, dans les deux traitements.

Dans le traitement dégagé, la vitesse de croissance élevée (cf. III.4.1) permet une augmentation rapide et constante de  $G_{\rm gg}$  jusqu'en mars 1984. A partir de mai 1984, la population de Goupi se divise en deux ; les nombreux petits individus ne croissent plus à l'inverse des plus grands qui forment ainsi que nous l'avons montré une sous-population d'individus vigoureux. La cinétique de l'augmentation de  $G_{\rm gg}$  en est changée. En raison du surcimage qui s'accentue, le nombre d'individus en croissance diminue progressivement de même que le taux de croissance. Corrélativement, la mortalité pourtant constante prend de plus en plus d'importance dans

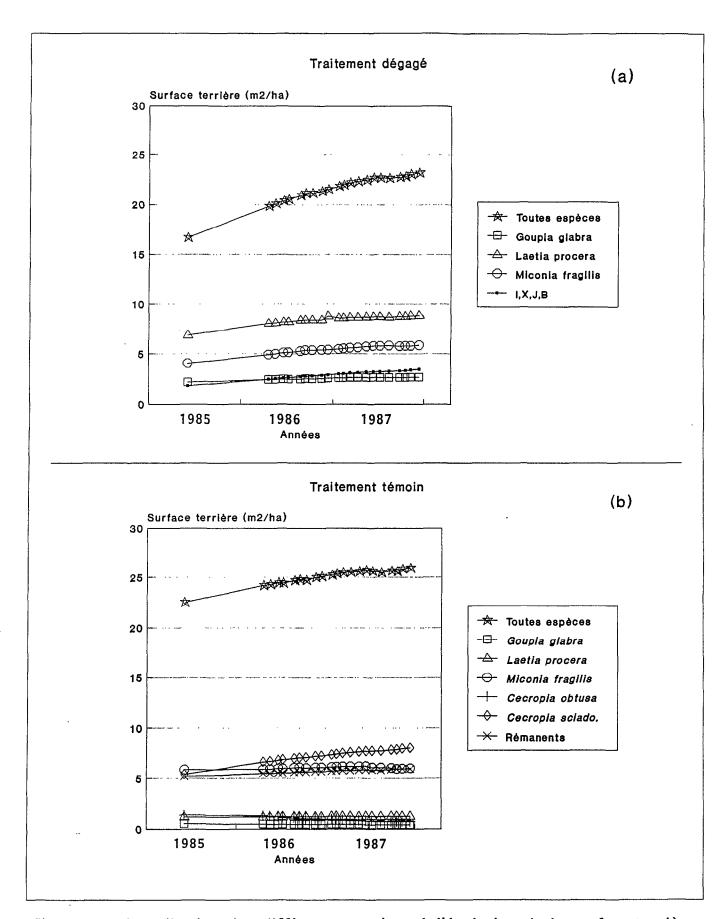


Figure 21: Contribution des différentes espèces à l'évolution de la surface terrière du peuplement dans les deux traitements entre 1985 et 1987 (recrû âgé de 4 ans au début de 1985); (a): peuplement ayant subi un dégagement en juillet 1982, (b): peuplement témoin.

l'évolution de  $G_{gg}$  qui fluctue beaucoup entre deux dates et ne progresse plus que faiblement en 1987.

Dans le traitement témoin, l'augmentation de  $G_{gg}$  est très faible dès le début de l'expérience en raison d'un taux de croissance réduit. A partir de mai 1984, la mortalité qui commence à augmenter sensiblement compense l'accroissement des quelques individus qui croissent encore faiblement et  $G_{gg}$  reste stable. Le taux de mortalité augmente fortement en 1985. Désormais, les pertes de  $G_{gg}$  par mort d'individus ne peuvent plus être équilibrées par les rares individus qui présentent encore une faible croissance.  $G_{gg}$  commence donc à diminuer de façon régulière mais faible, de sorte que la disparition probable de l'espèce n'interviendra pas avant plusieurs années si le taux de mortalité n'augmente pas.

## III.4.3.2 Ensemble du peuplement

La figure 21a représente l'évolution de la surface terrière du peuplement et des principales espèces étudiées dans le traitement dégagé, tandis que la figure 21b s'intéresse au traitement témoin.

De juin 1985 à décembre 1987, l'augmentation totale de la surface terrière a été plus forte en zone dégagée (39 %) qu'en zone témoin (15 %). Ainsi, dans les deux cas, la surface terrière totale ramenée à l'hectare, très différente en juin 1985 (16,7  $\text{m}^2/\text{ha}$  en dégagé contre 23,6  $\text{m}^2/\text{ha}$  en témoin) est devenue comparable fin 1987 (respectivement 23,2  $\text{m}^2/\text{ha}$  contre 25,9  $\text{m}^2/\text{ha}$ ). Le rôle joué par les différentes espèces est assez différent d'un traitement à l'autre en raison des caractéristiques des taux de croissance et de mortalité.

Dans le traitement dégagé, l'augmentation de surface terrière a été plus importante pour M. fragilis que pour L. procera. Comparativement, le Goupi se comporte moins bien malgré une bonne croissance car la proportion d'individus dominants est faible. Toutefois, la réponse de ces trois espèces ne suffit pas à expliquer tous les changements au sein du peuplement puisque leur contribution à la surface terrière totale n'est plus que de 74 % fin 1987 contre 78 % en juin 1985. La différence se trouve répartie entre des espèces numériquement moins bien représentées mais qui croissante une importance dans le peuplement. caractéristiques sont ici Xylopia nitida (ANONACEES), Jacaranda copaia (BIGNONIACEES), Bellucia grossularioides (MELASTOMATACEES) et plusieurs espèces du genre Inga (MIMOSACEES) (X, J, B, I dans la figure 21a). Ces 4 espèces moins héliophiles que les premières ont trouvé des conditions de

croissance favorables dans le traitement dégagé puisqu'en 2,5 ans, elles ont toutes augmenté leur surface terrière de près de 100 %. Les Inga sont d'ailleurs localement très importants dans les successions secondaires d'origine anthropique (PONCY, 1981; LESCURE, 1986). Ici, après une phase d'installation discrète, ils présentent notamment pour certaines espèces (I. thibaudiana) et dans des conditions d'éclairement pas trop limitantes, des taux de croissance voisins de ceux des Cecropia. La contribution de ces 4 espèces à la surface terrière totale du peuplement est passée de 11 % en juin 1985 à 15 % fin 1987 de sorte que celle de l'ensemble des 7 espèces est restée constante et égale à 90 % pendant toute cette période. Cela traduit l'amorce d'un phénomène progressif de remplacement d'espèces pionnières par des espèces moins héliophiles (ou de "seconde vague") et donc une nouvelle phase dynamique dans la succession végétale.

Dans le traitement témoin, on observe une dynamique très différente. L'augmentation de la surface terrière de C. sciadophylla, spectaculaire, rend compte de l'essentiel de l'augmentation de la surface terrière du peuplement. A l'inverse, la forte mortalité chez C. obtusa entraine une diminution remarquable de la surface terrière de cette espèce (-45 % en 2,5 ans) et confirme les observations de PREVOST (1982) sur la dynamique de ces deux espèces. Chez L. procera et M. fragilis, comme la croissance a seulement compensé les pertes par mortalité, la contribution de ces espèces à la surface terrière totale a diminué fin 1987 par rapport à juin 1985. En revanche, la contribution des rémanents, très importante en regard de leur petit nombre, est restée constante (23 %). Les espèces de seconde vague citées plus haut n'ont eu qu'un faible développement. En effet, peuplement est encore dans une phase dynamique fortement dominée par les "bois-canons" (Cecropia spp). Ainsi, en considérant globalement Cecropia, les rémanents, Goupia, Miconia et Laetia, on constate en effet que la contribution de ces espèces à la surface terrière du peuplement est restée constante et égale à 86 % pendant toute la période d'étude.

## III.4.4 Conclusion

Le dégagement sylvicole a dû entraîner des différences de surface terrière très importantes entre les deux traitements puisque 3 ans après (juin 1985) la surface terrière était très nettement inférieure dans le traitement dégagé par rapport au témoin. Fin 1987, ces différences ont presque disparu sous l'effet d'abord de la forte mortalité des C. obtusa dans le traitement témoin et enfin du faible taux de mortalité et de la

bonne croissance de l'ensemble des tiges en traitement dégagé. Dans ce dernier, la forte augmentation de la surface terrière repose sur les pionnières longévives devenues dominantes mais aussi sur des espèces plus tolérantes (de seconde vague) qui commencent déjà à prendre le relais des individus dominés. On peut donc attendre une augmentation régulière de la surface terrière sauf si comme cela est possible (cf. III.2.2.2), une mortalité massive de M. fragilis intervient. Au contraire, dans le traitement témoin, l'augmentation de la surface terrière est principalement sous la dépendance des Cecropia spp. Les forts taux de mortalité qui caractérisent ces espèces au moment du déclin de leur population (à trois ans pour C. obtusa, plus tard pour C. sciadophylla) sont succeptibles de provoquer de brusques variations de la surface terrière. Ce schéma d'une progression irrégulière de la surface terrière est en accord avec les observations faites dans d'autres études (NAMUR, 1978; LESCURE, 1986).

Le tableau XII récapitule quelques résultats obtenus dans diverses études. La comparaison est rendue difficile par la variété des limites d'échantillonnages. Deux résultats se dégagent cependant nettement. Tout d'abord, la reconstitution de la végétation est rapide après coupe de la forêt puisque après 7 ans, le recrû présente déjà une surface terrière égale à la moitié de celle de la forêt environnante. D'autre part, les recrûs après agriculture sur brulis conduisent d'une manière générale à des surfaces terrière plus faibles que les recrûs après exploitation forestière seule. L'appauvrissement (chimique et biologique) du milieu pourrait être responsable de ces valeurs plus faibles (MITJA & HLADIK, 1989; ALEXANDRE, 1989b) puisque pour 2 recrûs d'âge identique, la surface terrière est plus élevée là où la durée de mise en culture avant jachère a été la plus courte (UHL et al., 1988).

### III.5 - Résumé et conclusion

Nous avons montré dans ce chapitre qu'un dégagement sélectif précoce dans un jeune recrû après coupe induisait une dynamique de végétation originale. La mortalité globale est réduite de près de la moitié par rapport à celle du témoin et la croissance est répartie entre un plus grand nombre de tiges à durée de vie plus longue. Le Goupi réagit très positivement au dégagement puisque son taux de survie et sa croissance augmentent de façon spectaculaire. Il acquiert rapidement, au moins pour certains individus, une position dominante durable dans le peuplement alors

Tableau XII: Données comparatives sur la surface terrière de jeunes recrûs; J: (jachère après mise en culture), R: (recrû après coupe à blanc), C: C130,  $\phi$ : diamètre à 1,30 m, H: hauteur de tige totale.

Auteurs	Type de végétation	Surface (m <sup>2</sup> )	Limite d'échantil- lonnage	Age (ans)	(m <sup>2</sup> /ha)
LESCURE, 1986	J	200	H > 10 m (≃φ > 7cm)	10	15,7
MITJA & HLADIK, 1989	J	150	$\phi$ > 1cm	5	5-8
NAMUR, 1978	J	400	Cir > 5cm (≃φ > 1,6cm)	6	17
UHL et al., 1988	J	100	H > 2m	8	15,9-21,4
Cette étude	R (ECEREX), Témoin	600	$\phi$ > 5cm	7	22,0
Cette étude	R (ECEREX), Dégagé	600	φ > 5cm	7	18,4
PREVOST, 1981	R (ECEREX)	1000	$\phi$ > 5cm	7	22,2
ZWETSLOOT, 1981	R	2000	Cir > 20cm ( $\simeq \phi$ > 6,4cm)	11	15,3
PUIG & LESCURE, 1981*	Forêt I, (ECEREX)	2500	φ > 5cm	?	38,8

<sup>\*</sup> moyenne de 5 parcelles de 2500 m<sup>2</sup>.

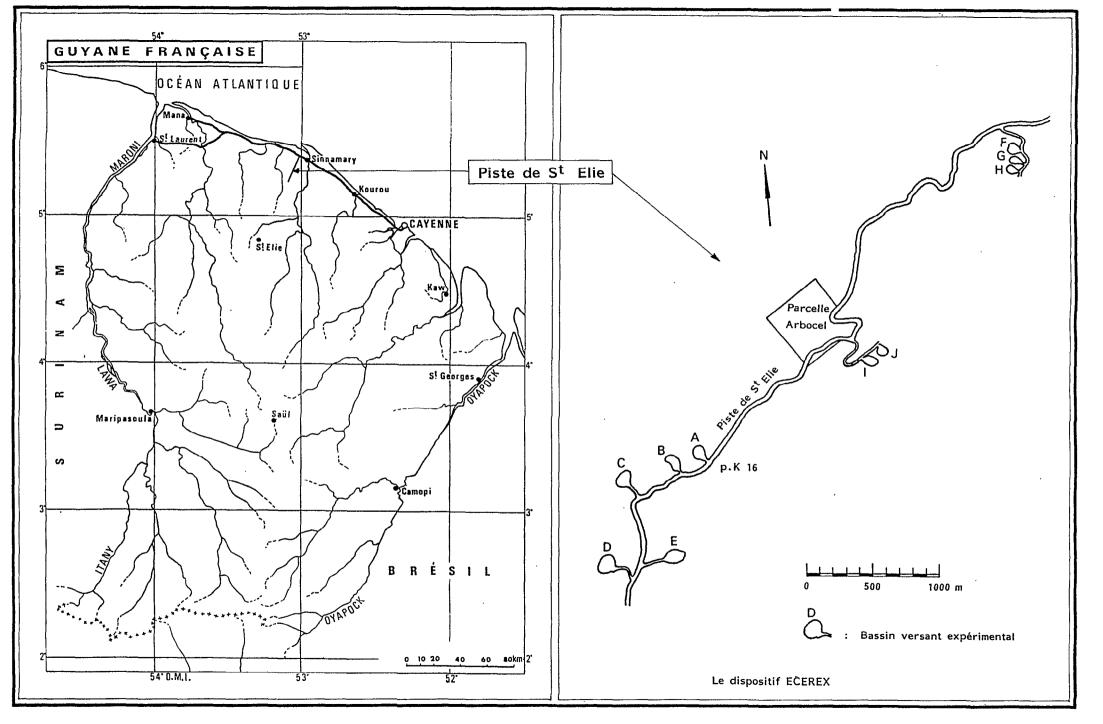


Figure 1 : Situation géographique de la zone d'étude.

qu'en témoin, l'espèce est complètement dominée. Toutefois, le faible nombre de tiges d'avenir, de même que l'étude de la croissance et de la structure des populations montrent combien les statuts sociaux initiaux sont importants pour l'évolution future du peuplement. A cet égard, le dégagement initial n'a peut-être pas été assez fort ou assez précoce. Ainsi il semble que l'on aurait dû porter davantage d'attention à l'importance numérique du M. fragilis dans le recrû car cette espèce révèle des aptitudes à la compétition supérieures à celles du Goupi. En revanche, nos résultats ont confirmé que L.procera, pourtant capable d'une croissance élevée, présentait une faible aptitude à la compétition. Cette espèce ne doit probablement sa place actuelle dans le peuplement qu'à des conditions initiales très favorables (démarrage précoce par exemple).

Il en résulte que si le Goupi a très bien réagi au traitement sylvicole, il occupe cependant dans le peuplement une place bien modeste (en effectifs) en regard de celle de M.fragilis et de L.procera. Cette situation pourrait cependant connaître rapidement des changements importants. En effet, la population de M.fragilis semble présenter des d'affaiblissement qui se traduisent par la mort d'individus subdominants. Cela pourrait être le résultat de la densité de la population qui favorise l'attaque d'un parasite (champignon ?) ou encore d'un épuisement du milieu pour cette espèce. M. fragilis aurait ainsi une durée de vie plus brève en peuplement dense qu'à l'état d'individus dispersés Trema guineensis, ALEXANDRE, 1978). Ce pourrait être un exemple analogue à celui du Framiré en Côte d'Ivoire dont les belles plantations dépérissent parfois brutalement à 15 ou 20 ans (CATINOT, 1965)

Dans le cas de notre étude, la disparition de M.fragilis, en raison de son importance dans le peuplement pourrait accélérer les processus dynamiques de la succession. Le goupi pourrait en bénéficier compte tenu de sa situation actuelle mais aussi tout un ensemble d'espèces en plein développement. Il semble en effet que le dégagement initial ait permis précocement l'amorce d'une seconde phase dynamique faisant intervenir des espèces moins héliophiles et plus longévives. La diversité dans l'étage dominant est donc en augmentation, ce qui garanti une certaine stabilité. En revanche, la végétation dans le traitement témoin reste encore profondemment déterminée par les Cecropia spp. Ces espèces qui dominent structuralement le peuplement tendent en quelque sorte à bloquer la dynamique à un stade où la diversité reste encore faible et n'augmente que très lentement.

Enfin, à l'âge et dans les conditions étudiées, la croissance du recrû est indépendante du type de drainage du sol. Les végétations pionnières sont réputées peu sensibles aux différences de sols et la topographie qui favorise ici le ruissellement et le drainage latéral doit contribuer à homogénéiser les conditions édaphiques.

Il nous reste à évaluer les incidences du dégagement précoce sur la production du recrû. Cette étude fait l'objet du prochain chapitre.

#### CHAPITRE IV

#### BIOMASSE ET PRODUCTION AERIENNE

## IV.1 - Matériel et méthode

# IV.1.1 Méthode d'échantillonnage

En l'absence d'études préalables, l'évaluation de la biomasse d'un peuplement végétal nécessite un échantillonnage destructif. En peuplements naturels, 2 méthodes sont principalement utilisées. Dans la première, la forêt est considérée comme un complexe d'individus d'espèces, de taille et de répartition variable. On échantillonne des surfaces sur lesquelles tous les individus présents sont récoltés et pesés. Pour rendre compte de la variabilité spatiale, les échantillons doivent être nombreux et de grande surface. Il n'y a cependant pas de règle et les chercheurs utilisent leur connaissance du milieu pour fixer la taille de l'échantillon. Appliquant cette technique, JAFFRE & NAMUR (1983) ont ainsi considéré que 2 parcelles de 625 m² rendaient suffisamment compte de la variabilité spatiale d'une friche jusqu'au stade 10 ans (voir aussi EWEL, 1971).

La seconde méthode, la plus utilisée, considère individuellement les espèces qui constituent la forêt. On établit pour les différentes espèces des tarifs qui lient les grandeurs à estimer à des paramètres facilement mesurables sur le terrain comme le diamètre (et la hauteur). Les tarifs sont ensuite appliqués à des inventaires en plein qui intéressent là encore des surfaces variables mais supposées représentatives de la variabilité spatiale du peuplement. Ici pour chaque espèce, il suffit que les individus échantillonnés soient représentatifs de la structure de la population. La biomasse des strates basse et herbacée est évaluée par récolte globale sur des petites surfaces. Cette technique, efficace dans les forêts composées de peu d'espèces a justement été appliquée dans l'étude des jeunes

formations secondaires par de nombreux auteurs (e.g. FOLSTER et al., 1976; CROW, 1980; LESCURE, 1986; UHL & JORDAN, 1984; UHL et al., 1988).

La prédominance d'un petit nombre d'espèces dans le recrû nous a naturellement conduit à choisir la seconde méthode. Nous avons délimité 5 parcelles de 5 x 5 m (3 en traitement témoin, 2 en traitement dégagé) situées en dehors de la zone d'influence des rémanents, des lignes d'andains et des parcelles permanentes. Compte tenu de la faible superficie du bassin versant (1,8 ha), le choix de petites parcelles d'échantillonnage permet de minimiser les perturbations (modification de l'éclairement) dans le reste du peuplement et ne perturbe pas la poursuite de l'étude de la dynamique du recrû.

L'échantillonnage a eu lieu en fin de saison des pluies et pendant toute la saison sèche 1987. Notre objectif est d'évaluer le volume, la biomasse et l'indice de surface foliaire au sein des deux traitements sylvicoles et d'en caractériser les variations verticales.

### IV.1.2 Biomasse aérienne et volume

Dans cette étude nous ne nous sommes pas intéressé aux lianes, d'ailleurs très peu représentées sur le bassin D. D'autres études ont cependant souligné leur importance dans les jeunes stades pionniers (JAFFRE & NAMUR, 1983; UHL et al., 1988).

Dans chaque placette, tous les individus de hauteur inférieure à 1,30 m sont prélevés globalement. On distingue les monocotylédones (essentiellement des plantules de palmiers et des Musacées du genre Heliconia) des dicotylédones (essentiellement Miconia ceramicarpa et des semis). Dans les deux cas, on constitue une fraction feuilles et une fraction tiges + branches.

Pour toutes les tiges supérieures à 1,30 m de hauteur, l'espèce est identifiée dans la mesure du possible. On échantillonne d'abord toutes les tiges de hauteur inférieure à 10 m dont la chute est facile à contrôler au moment de l'abattage. Pour les grands arbres (jusqu'à 18 m) en raison de la dimension des parcelles et par souci de précision, nous avons adopté une technique proche de l'éhouppage pour prévenir tout dégât de houppier ou de tige lors de l'abattage :

on installe sur l'arbre à couper des échelles de forestiers jusqu'aux 2/3 de la hauteur totale. Depuis le sommet de l'échelle, on coupe à la scie la partie de tige comprenant tout le houppier. Celle-ci, maintenue à la main ou au moyen d'une corde est alors descendue lentement jusqu'au sol

sans subir de dommage. La tige dépourvue de houppier est débarrassée des échelles et abattue. Sa chute peut ainsi être contrôlée, mais dans le cas contraire, l'absence de houppier limite les dégâts dans le reste du peuplement.

Tous les arbres abattus sont mesurés pour les paramètres suivants (cf. bordereau de saisie en annexe) :

- . circonférence au collet
- . circonférence à 1,30 m
- . hauteur totale
- . hauteur sous la première branche (ou feuille) vivante
- . diamètre de la couronne (plus grand diamètre)
- . circonférence au milieu de la tige

L'arbre est alors débité en tronçons de 1 m à partir du collet. Pour chaque billon on mesure la circonférence médiane et on compte le nombre de branches. On sépare ensuite trois fractions: tige, branches, feuilles. Pour les feuilles de Cecropia spp le limbe et le pétiole constituent deux fractions séparées. Le poids frais de chacune de ces fractions n'est mesuré que si l'on prélève des aliquotes (au moins 10% du poids frais total) (précision au  $1/10^{\mathrm{\`e}me}$  de g pour les fractions < 2 kg et à 50 g près pour les fractions > 2 kg). Les différentes fractions sont ensachées et mises à l'étuve (105°C) en fin de journée au "laboratoire". En suivant la perte de poids quotidienne, on a constaté qu'on obtenait un sèchage complet en une semaine au plus pour les feuilles et les petites branches et en deux semaines au plus pour les tiges et les grosses branches (aliquotes). Ce sont ces délais maximum qui ont été retenus. La pesée des fractions sèches est réalisée au moyen d'une balance au 1/10 ème de gramme. Dans le cas des aliquotes, le rapport poids sec / poids frais est déterminé et appliqué à l'ensemble de l'échantillon.

Le volume sur écorce de la tige est calculé en assimilant chaque billon de 1 m à un cylindre (formule de HUBER, PARDE & BOUCHON, 1988).

## IV.1.3 Surface foliaire

En l'absence de planimètre, notre dispositif d'échantillonnage ne nous permettait pas de déterminer directement la surface foliaire des échantillons stratifiés. Parmi les nombreuses méthodes indirectes existantes, la connaissance de la biomasse foliaire nous suggérait naturellement de recourir à la méthode de la masse surfacique. Celle-ci a été déterminée grâce à des disques foliaires découpés dans le limbe ou les

folioles au moyen d'emporte-pièces cylindriques de section connue. Deux sections d'emporte-pièce ont été utilisées, l'une de 5,25 cm<sup>2</sup> pour les petites et moyennes feuilles, l'autre de 18,30 cm<sup>2</sup> pour les mégaphylles (e.g. *Cecropia*). Un seul disque est découpé par feuille et toujours à l'extrémité du limbe.

L'échantillonnage s'est déroulé en deux phases. Dans la phase initiale, pour chaque individu et pour chaque strate de 1 m, on prélève 100 disques (ou le maximum possible). Après passage à l'étuve à 105°C (48h au moins), on pèse individuellement chaque rondelle. On peut alors apprécier la variabilité du poids d'une rondelle et calculer l'intervalle de confiance sur la moyenne de chaque lot.

Comme c'est la moyenne qui nous intéresse ici, on veut calculer l'effectif de l'échantillon à prendre en compte pour déterminer la moyenne avec un intervalle de confiance connu (ainsi la pesée individuelle de chaque rondelle ne sera plus nécessaire). En prenant pour intervalle de confiance, 5% de la moyenne, l'effectif de l'échantillon est donné par la relation (SNEDECOR & COCHRAN, 1957) :

ou t: variable de student pour l'échantillon

s: écart type de la moyenne

m: masse moyenne d'une rondelle de l'échantillon

N: nombre de rondelles à preléver pour avoir un intervalle de confiance de 5% de la moyenne

Pour une même espèce, les estimations de N sont d'autant plus variables que le limbe présente une nervation saillante épaisse et lignifiée. Les effectifs théoriques calculés peuvent ainsi varier du simple au double, selon l'espèce, sans jamais dépasser 25. Considérant que la variabilité observée ne rendait pas totalement compte de la variabilité réelle, nous avons arbitrairement fixé à 50, pour une sécurité maximale, l'effectif des rondelles à prélever pour la suite de l'échantillonnage.

Cette méthode d'échantillonnage nous a permis de bien décrire l'évolution de la masse surfacique (rondelle) en fonction des dimensions de l'arbre et de la hauteur d'insertion des feuilles. Cependant, comme le soulignent KVET & MARSHALL (1971), la méthode des rondelles ne peut s'appliquer directement que si les feuilles sont uniformément épaisses. Tel n'est pas le cas lorsque le limbe présente de grosses nervures saillantes. Dans une seconde phase d'échantillonnage, il fallait donc établir pour chaque espèce la relation liant la masse surfacique des rondelles à la

masse surfacique des feuilles entières. La mise à notre disposition au centre I.N.R.A. de Kourou d'un planimètre LICOR LI3000A nous a permis d'établir ces relations en effectuant un échantillonnage complémentaire pour des individus d'espèces et de tailles différentes suivant la méthode décrite ci-dessus. Toutefois, dans ce cas, avant de prélever les rondelles, la surface des feuilles ou folioles est mesurée au planimètre. Ensuite les rondelles et les feuilles perforées sont mises à l'étuve séparémment. Le poids sec total des feuilles s'obtient alors en ajoutant le poids sec des rondelles à celui des feuilles correspondantes.

La connaissance de la surface et du poids des feuilles nous permet alors de calculer la masse surfacique des feuilles entières. La comparaison des masses surfaciques rondelles et feuilles entières a montré qu'il existe un rapport constant entre les deux valeurs mais que ce rapport varie suivant les espèces considérées. Nous avons utilisé ces rapports pour corriger les valeurs de masse surfacique par espèce obtenues lors de la phase initiale d'échantillonnage.

Finalement, la connaissance de la biomasse foliaire et de la masse surfacique de chaque espèce dans chaque strate nous a permis de calculer la surface foliaire et par suite, l'indice de surface foliaire.

### IV.1.4.1 Variables d'entrée et modèle utilisé

Qu'il s'agisse d'estimations de biomasse ou de volume, l'utilisation du diamètre (ou de la circonférence à 1,30 m - Cl30 -) et de la hauteur d'un arbre comme variables d'entrée d'un tarif est d'usage courant en dendrométrie (PARDE & BOUCHON, 1988). Si la mesure de la première variable est généralement aisée, l'obtention de la seconde pose souvent des difficultés qui alourdissent les campagnes de mesure de terrain. Or de nombreuses études ont montré en particulier dans la zone tempérée, que des tarifs à une entrée en diamètre (ou Cl30) pouvaient donner d'excellents résultats (PAGES, 1985; BERGEZ et al., 1988). Par ailleurs, dans les jeunes formations secondaires, la densité du peuplement ne permet pas toujours une bonne observation de l'extrémité des tiges et rend très incertaine la précision des mesures de hauteur des arbres sur pied.

Nous avons donc choisi *a priori* de ne retenir que la C130 comme variable d'entrée des tarifs recherchés dans la mesure ou les inventaires en plein ne portaient que sur cette dimension.

De nombreux essais dans la recherche des tarifs nous ont conduit à adopter une démarche qui fait appel de façon complémentaire à la régression

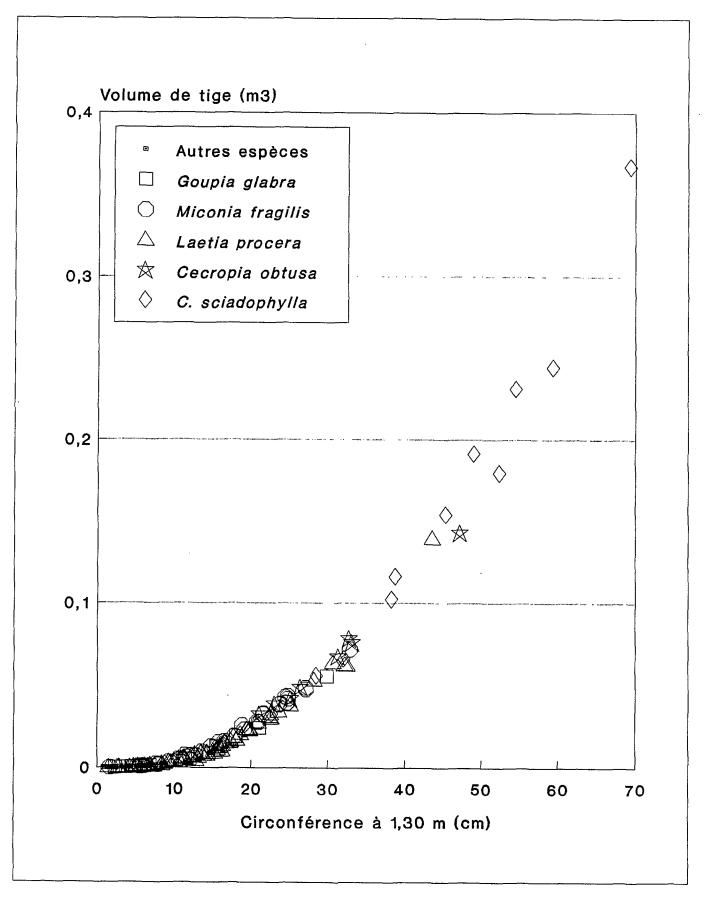


Figure 22: Variation du volume des tiges avec la circonférence à 1,30 m des tiges dans le recrû de 7 ans.

non linéaire et à la régression linéaire. Cette approche, anologue à celle de PAGES (1985) peut être présentée ainsi :

dans le modèle non linéaire suivant :

$$y = a + bx^{\alpha}$$

Le paramètre  $\alpha$  peut facilement être déterminé par itération en utilisant les méthodes de calculs avec microordinateur (e.g. BERGEZ et al., 1988).

La valeur  $\alpha_0$  de  $\alpha$  étant fixée, le modèle s'exprime sous forme linéaire

$$y = a_1 + b_1 X$$
 ou  $X = x^{\alpha 0}$ 

Cette méthode permet d'exploiter la souplesse de la régression non linéaire pour l'ajustement à des modèles complexes et les avantages des propriétés statistiques de la régression linéaire (PAGES, 1985). Par cette méthode, on évite les problèmes de linéarisation par transformation (e.g. logarithmique) qui entraînent un biais nécessitant des corrections dans l'estimation de la variable pure (BEAUCHAMP & OLSON, 1973; UNG & VEGIARD, 1988).

# IV.1.4.1 Les tarifs en volume de tige

La figure 22 montre l'évolution du volume sur écorce des tiges échantillonnées en fonction de leur C130. On constate que les différentes espèces décrivent toutes la même courbe. Cela traduit l'identité de la forme des tiges. Ce résultat a priori surprenant peut facilement s'interpréter. On comprend que dans un jeune peuplement dense d'espèces héliophiles, la croissance en hauteur soit privilégiée devant la croissance en diamètre. Si l'on considère que les différences de forme d'une tige s'expriment surtout par la croissance en diamètre, cela explique l'apparente unicité de la forme des tiges à ce stade.

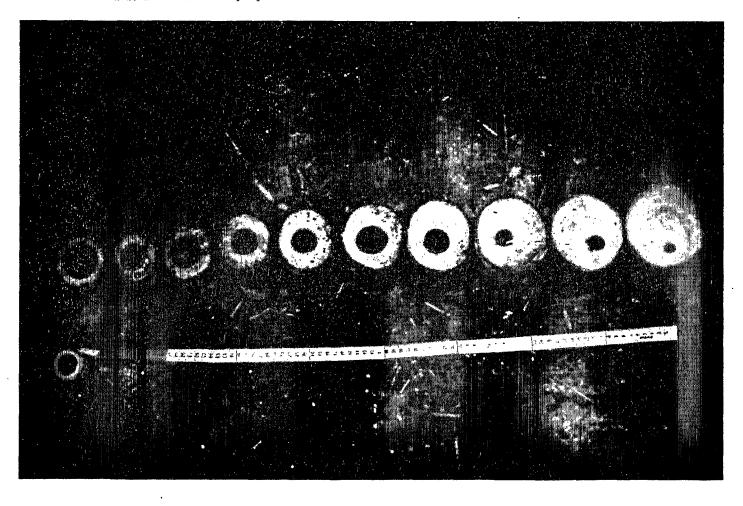
En première analyse, il semble donc possible de rechercher un unique tarif en volume valable pour toutes les espèces. En fait, les premiers résultats ont fait apparaître une hétérogénéité qui n'était pas visible sur la figure 22 et qui nous a conduit à scinder l'échantillon en deux catégories. La première regroupe toutes les tiges de C130 < 16 cm tandis que la seconde réunit toutes celles de C130 > 16 cm. On remarque que la limite de circonférence est ici très voisine des seuils de surcimage observés précédemment pour les principales espèces étudiées. Le seuil de surcimage apparaît donc également comme un indice architectural capable de

Tableau XIII: Paramètres des tarifs en volume de tiges (pondération en  $1/\text{Cl}30^{\alpha}$ ), modèle  $y(\text{dm}^3)$ =a\*Cl $30^{\alpha}$ (cm)+b.

N	α	a***	σ <sub>a</sub>	b***	σ <sub>b</sub>	r <sup>2</sup>	%VE
		9.817 10 <sup>-3</sup> 0.051					

<sup>&</sup>quot;: significatif à plus de 0.001

XVE: 7 de variance expliquée



Augmentation de la cavité médullaire avec la hauteur de la tige chez C. obtusa (sections médianes de billons de 1m prélevés sur une même tige de plus de 10m de haut.

N: effectif

r<sup>2</sup>: coefficient de corrélation

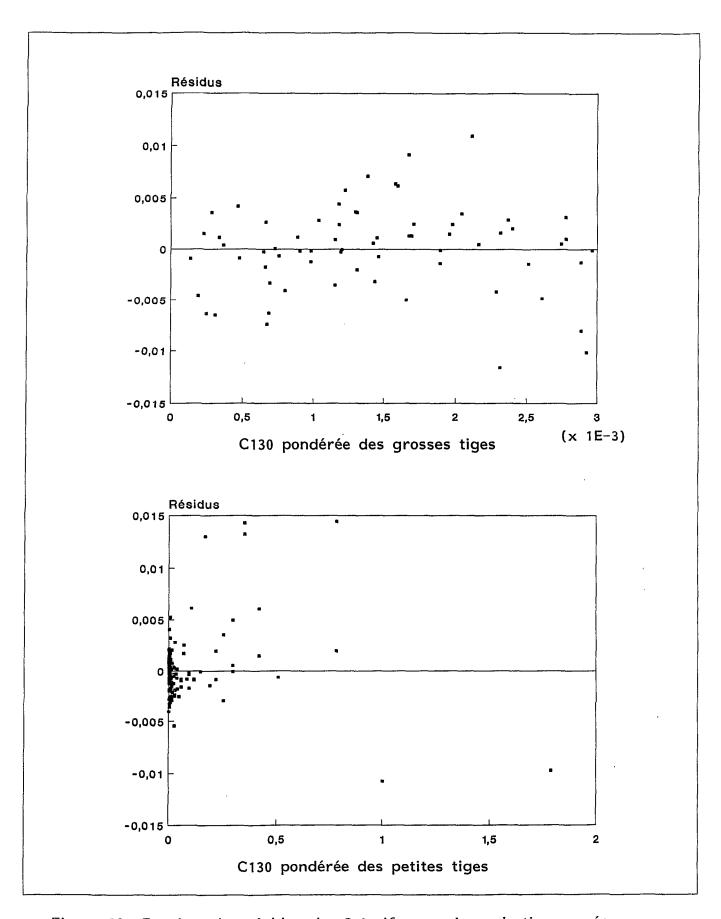


Figure 23: Graphes des résidus des 2 tarifs en volume de tige sur écorce:

(Pt) : Petites tiges (C130 < 16 cm)

(Gt) : Grosses tiges (C130 > 16 cm)

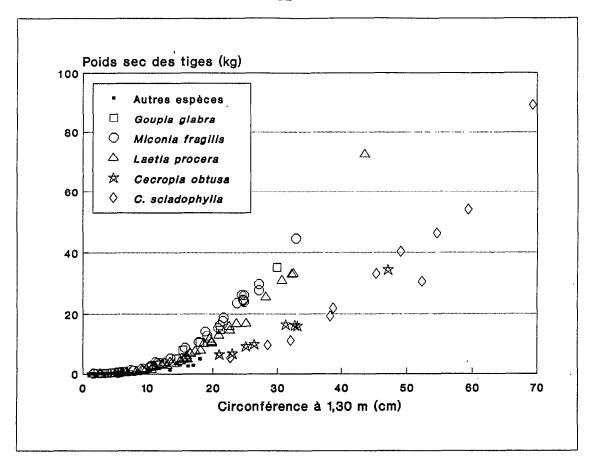


Figure 24: Variation du poids sec des tiges avec la circonférence à 1,30 m des tiges dans le recrû de 7 ans.

Tableau XIV: Paramètres des tarifs en biomasse de tiges (Bt) de modèle:  $Bt(g)=a*C130^{\alpha}(cm)+b$ .

Espèces	N	α	a***	$\sigma_{ m a}$	ъ	$\sigma_{ m b}$	r <sup>2</sup>	%VE
M.fragilis &		··············	······································	6		•		
G.glabra	51	2.3	15.06	0.184	-395.3*	180.84	0.996	99.3
L.procera	57	2.5	5.87	0.047	12.7 <sup>ns</sup>	144.44	0.998	99.6
Cecropia ssp	19	2.8	0.57	0.023	4169.5 <sup>ns</sup>	1190.65	0.986	97.2
Autres espèces	62	2.4	3.97	0.167	50.9 <sup>ns</sup>	1.22	0.951	90.7

<sup>:</sup> significatif à plus de 0.001; ":significatif à 0,05; ns: non significatif

XVE: X de variance expliquée

N: effectifs

r2: coefficient de corrélation

fixer dans le cas présent les limites du domaine d'application des tarifs en volume.

Les paramètres des deux tarifs obtenus figurent dans le tableau XIII. Dans les deux cas, les pentes sont très significativement différentes de zéro (test t) de même que les ordonnées à l'origine qui sont pourtant faibles. L'exposant  $\alpha$ , plus élevé pour les tiges qui ne participent pas à la formation de la voûte que pour les tiges dominantes traduit ici le degré d'étiolement des tiges.

Le graphe des résidus des 2 modèles (Fig. 23) montre qu'une pondération des données en  $1/\text{Cl}30^{\alpha}$  permet d'homogénéiser la variance de la variable dépendante (le volume). Les deux modèles, jugés très satisfaisants (avec plus de 98% de variance expliquée) ont donc été utilisés pour estimer la production en volume de tiges de l'expérience.

#### IV.1.4.2 Les tarifs en biomasse

## IV.1.4.2.1 Les tarifs biomasse tiges

La figure 24 montre l'évolution de la biomasse des tiges en fonction de leur C130. Contrairement au volume, il est possible dans ce cas de distinguer entre les espèces. Cela signifie, puisqu'il n'y a pas de spécificité dans les tarifs en volume, qu'il existe des différences d'infradensité entre espèces. Dans le cas des Cecropia spp. notamment, le fonctionnement du méristème caulinaire conduit à la formation dans chaque entrenoeud d'une cavité cylindrique d'origine médullaire qui contribue à diminuer fortement l'infradensité (photo). En réunissant ensemble les espèces qui graphiquement présentaient la même relation biomasse tige / C130, nous avons individualisé 4 groupes issus de l'échantillon initial. Le premier rassemble M. fragilis et G. glabra; le second correspond à L. procera; le troisième comprend les Cecropia spp., enfin le quatrième regroupe toutes les autres espèces échantillonnées.

Les paramètres des 4 tarifs obtenus sont présentés dans le tableau XIV. Les ajustements sont bons puisque même dans le cas du  $4^{\rm ème}$  groupe qui rassemble pourtant des espèces de caractéristiques variables, le pourcentage de variance expliquée dépasse 95. Les pentes sont dans tous les cas significativement différentes de 0 (test de t) tandis que les ordonnées à l'origine ne le sont pas ou peu. Le coefficient  $\alpha$  varie de 2,3 à 2,5 et

<sup>1</sup> Rapport du poids du bois après passage à l'étuve au volume du bois vert saturé

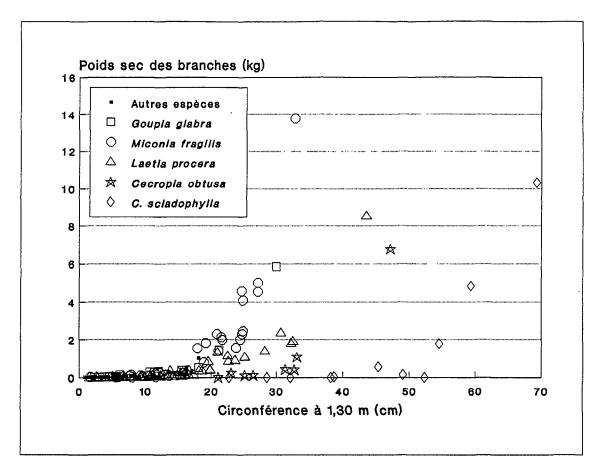


Figure 25: Variation du poids sec des branches avec la circonférence à 1,30 m des tiges dans le recrû de 7 ans.

Tableau XV: Paramètres des tarifs en biomasse de branche (Bb) de modèle:  $Bb(g)=a*C130^{\alpha}(cm)+b$ .

Espèces	N	α	a***	$\sigma_{ m a}$	ъ	$\sigma_{ m b}$	r <sup>2</sup>	%VE
M.fragilis	32	4,8	6,9 10 <sup>-4</sup>	2,7 10 <sup>-5</sup>	15,5 <sup>ns</sup>	123,58	0,976	95,3
G.glabra	19	4,2	36,7 10 <sup>-4</sup>	6,7 10 <sup>-5</sup>	29,8 <sup>ns</sup>	25,40	0,997	99,4
L.procera	57	4,0	22,9 10 <sup>-4</sup>	5,5 10 <sup>-5</sup>	55,1 <sup>ns</sup>	29,98	0,985	96,9
Autres espèces	62	4,7	9,1 10 <sup>-4</sup>	5,3 10 <sup>-5</sup>	21,3*	8,16	0,912	83,2
C.obtusa	8	6,0	62,1 10 <sup>-8</sup>	20,2 10 <sup>-9</sup>	-57,3 <sup>ns</sup>	79,41	0,997	99,4
C.sciadophylla	11	6,2	4,1 10 <sup>-8</sup>	2,9 10 <sup>-9</sup>	-384,2 <sup>ns</sup>	255,96	0,978	95,7

<sup>\*\*\* :</sup> significatif à plus de 0,001; \*: significatif à 0,05; ns: non significatif

N: effectifs

r<sup>2</sup>: coefficients de corrélation

XVE: % de variance expliquée

ne semble pas discriminant. Toutefois, HAY (1982) a montré pour des tiges de C. sciadophylla qu'avec le modèle allométrique : poids frais =  $aC130^{\alpha}$ , l'exposant  $\alpha$  était d'autant plus élevé que le milieu était ouvert. Dans notre cas et pour une espèce donnée, le coefficient  $\alpha$  pourrait ainsi caractériser le degré d'ouverture du milieu. En revanche, les pentes des courbes sont d'autant plus fortes que l'infradensité est élevée.

Les 4 tarifs jugés satisfaisants ont finalement été appliqués aux données d'inventaire pour estimer la biomasse des tiges de l'expérience.

### IV.1.4.2.2 Les tarifs biomasse branche

La figure 25 montre l'évolution de la biomasse des branches en fonction de la C130 des tiges. D'importantes différences apparaissent entre les espèces dont les effectifs permettent une analyse séparée.

Les Cecropia spp (modèle de RAUH) se caractérisent par une ramification tardive. Chez ces espèces, en effet, l'initiation de la ramification est un événement dont la probabilité croît avec le nombre total d'entre-noeuds de l'axe principal (EDELIN comm. pers.) et donc dans un milieu donné, avec la taille de l'arbre. Ici, une petite tige ne porte donc pas de branche. Le tarif retenu s'ajuste bien aux données des arbres ramifiés mais décrit mal le cas des arbres sans branches. En fonction de l'échantillon, nous avons donc déterminé des limites d'application au tarif. Ainsi la biomasse des branches est fixée à 0 pour les tiges de C. obtusa de C130 inférieure à 22 cm tandis que pour C. sciadophylla la C130 correspondante est de 38 cm.

Chez M. fragilis, L. procera et G. glabra, la ramification intervient dès le début de la croissance de l'arbre. Cependant, les spécificités des modèles architecturaux (HALLE & OLDEMAN, 1970) s'ajoutent aux différences d'infradensité et conduisent à des biomasses totales de branches variables. L. procera et G. glabra (modèle de ROUX) produisent des rameaux plagiotropes dont le degré de ramification est peu élevé. En peuplement dense, le rameau feuillé se comporte ainsi un peu comme une feuille composée et s'élague naturellement à mesure que l'arbre grandit. Le houppier est donc réduit à un petit nombre de rameaux assez grèles portés au sommet de l'axe principal. La meilleure tolérance à l'ombrage du Goupi permet toutefois à cette espèce de maintenir des branches vivantes à un niveau d'insertion plus bas que celui de L. procera, d'où un houppier plus développé.

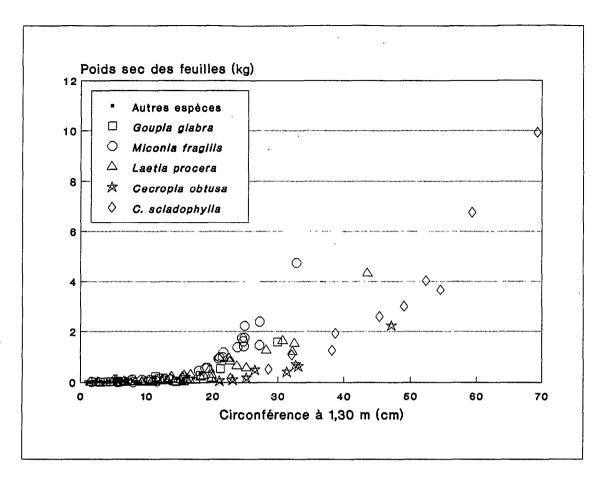


Figure 26: Variation du poids sec des feuilles avec la circonférence à 1,30 m des tiges dans le recrû de 7 ans.

Tableau XVI: Paramètres des tarifs en biomasse de feuille (Bf) de modèle:  $Bf(g)=a*C130^{\alpha}(cm)+b$ .

Espèces	N	α	a***	$\sigma_{ extsf{a}}$	ъ	$\sigma_{ m b}$	r <sup>2</sup>	%VE
M.fragilis	32	3,7	0,011	4,0 10-4	7,5 <sup>ns</sup>	45,44	0,981	96,26
L.procera & G.glabra	76	3,1	0,035	8,9 10 <sup>-4</sup>	4,7 <sup>ns</sup>	16,33	0,978	95,60
Cecropia ssp	19	3,4	0,0077	2,6 10 <sup>-4</sup>	-97,3 <sup>ns</sup>	156,25	0,990	98,00
Autre espèces	62	2,9	0,047	59,4 10 <sup>-4</sup>	29,3***	5,86	0,716	51,20
Cecropia ssp (limbe seul)	19	3,3	0,0085	2,8 10 <sup>-4</sup>	-97,8 <sup>ns</sup>	110,93	0,991	98,13

<sup>\*\*\*:</sup> significatif à plus de 0,001; ns: non significatif

N: effectifs

r<sup>2</sup>: coefficients de corrélation

ZVE: Z de variance expliquée

M. fragilis (modèle de SCARONNE) porte des rameaux orthotropes au degré de ramification très élevé. Ici, l'orientation des branches permet à l'espèce de maintenir vivants des rameaux insérés relativement bas pourvu que la partie feuillée de la branche se maintienne dans la nappe foliaire. Il en résulte un houppier bien développé, avec chez les individus dominants des rameaux inférieurs de forte section à leur point d'insertion, d'où une forte biomasse totale de branches.

Toutes les autres espèces échantillonnées ont été regroupées ensemble afin de rechercher un tarif multispécifique. Les paramètres des différents tarifs obtenus sont présentés dans le tableau XV. Les ajustements sont globalement très satisfaisants sauf pour le tarif multispécifique. Un tel modèle peut difficilement intégrer les différences interspécifiques, d'autant plus que la biomasse des branches présente toujours, même au niveau spécifique une variabilité élevée. Dans tous les cas, les pentes sont significativement différentes de 0 (test t) tandis que les ordonnées à l'origine ne le sont pas (sauf pour le tarif multispécifique). Le coefficient  $\alpha$  qui varie de 4 à 6,2 pourrait être lié au modèle architectural, mais le petit nombre de données ne nous permet pas de l'affirmer.

Les tarifs obtenus ont été appliqués aux données d'inventaire, permettant ainsi l'estimation de la biomasse des branches de l'ensemble de l'expérience.

### IV.1.4.2.3 Les tarifs biomasse feuilles

La figure 26 représente l'évolution de la biomasse foliaire en fonction de la C130 des tiges. En regroupant les espèces qui présentaient graphiquement le même type de relation biomasse foliaire - C130, nous avons pu rechercher un nombre limité de tarifs. Comme précédemment, un tarif unique a été recherché pour les espèces peu représentées. Les autres tarifs concernent L. procera et G. glabra réunies, M. fragilis et enfin les 2 espèces de Cecropia. Dans ce dernier cas, pour atteindre la biomasse foliaire photosynthétique, nous avons recherché un autre tarif en biomasse de limbe seul. Chez les espèces de Cecropia étudiées ici, le pétiole représente en effet 30% de la biomasse foliaire et son activité photosynthétique doit être très réduite en regard de celle du limbe. Pour les autres espèces, le poids du pétiole est négligeable.

Les paramètres des tarifs obtenus sont présentés dans le tableau XVI. C'est de nouveau le tarif "Autres espèces" qui donne l'ajustement le moins

Tableau XVII: Contribution des diverses espèces à la production de volume de tige dans le recrû de 7ans.

			T		T DEGAGE (m3/ha)				
Parc	elles	Total	Goupi	Laetia	Miconia	Bellu	Inga	Xylo	Jaca
	A	198.72	36.18	82.99	27.82	0.03	6.37	1.00	0.00
	В	203.12	14.05	43.81	94.92	36.68	0.00	1.56	0.00
	С	160.40	10.72	25.19	36.61	0.04	74.38	0.75	0.00
décembre	D	176.15	11.62	91.27	44.11	0.55	22.53	0.79	2.49
1987	E	184.68	10.80	80.02	34.37	0.09	9.21	0.95	21.39
	F	166.21	21.10	94.38	46.31	0.02	0.00	2.44	0.00
	Moy.	181.55	17.41	69.61	47.36	6.24	18.75	1.25	3.98
	E-Type	15.71	9.12	25.85	22.14	13.62	26.00	0.60	7.84
juin	Moy.	117.21	12.80	49.22	28.25	2.90	9.77	0.55	1.88
1985	E-Type	11.50	7.84	16.69	14.67	6.33	13.10	0.16	3.39

TRAITEMENT TEMOIN
Volume (m3/ha)

Parc	elles	Total	Goupi	Laetia	Miconia	C. spp	Rem.
	G	220.99	2,20	6.68	41.09	165.40	0.00
	H	240.06	2.38	3.72	27.05	203.75	0.00
	I	274.18	1.66	5.66	33.57	83.43	130.91
décembre	J	141.32	1.88	4.85	87.00	17.64	0.00
1987	K	86.21	1.85	2.95	44.67	0.00	0.00
	L	358.13	1.27	21.44	28.58	16.75	233.98
	Moy.	220.15	1.88	7.55	43.66	81.16	60.82
	E-Type	88.04	0.36	6.33	20.37	78.42	91.01
juin	Moy.	174.89	2,31	6.45	35.66	_58.50	52.55
1985	E-Type	75.96	0.80	4.53	10.99	56.87	80.80

bon (51% seulement de variance expliquée) pour des raisons analogues à celles évoquées plus haut. Pour les autres tarifs, le pourcentage de variance expliquée dépasse toujours 95 ce qui est très satisfaisant. Les pentes des tarifs sont toujours très significativement différentes de zéro (test t) tandis que les ordonnées à l'origine ne le sont pas, sauf pour le tarif "Autres espèces".

La très faible pente du tarif pour les *Cecropia spp* doit être rapprochée du caractère tardif de la ramification chez ces espèces. Le coefficient  $\alpha$  qui varie pour l'ensemble des tarifs de 2,9 à 3,7 permet de discriminer le différents groupes d'espèces sans que l'on puisse aller plus loin dans l'interprétation.

Ces tarifs, appliqués aux données d'inventaire ont permis d'estimer la biomasse foliaire de l'expérience.

## IV.2 - Estimations de production

#### IV.2.1 Production en volume

L'application des tarifs aux données d'inventaire de décembre 1987 a permis d'estimer la production du peuplement en volume de tige sur écorce et sa variabilité spatiale à l'échelle de parcelles de 100 m² (Tabl. XVII). Comme les différences de G entre traitement permettaient de le supposer, le volume de tige est en moyenne de 18% plus élevé en traitement témoin qu'en traitement dégagé (220 m³/ha contre 181 m³/ha). La présence de rémanents en traitement témoin entraîne toutefois une variabilité élevée. Tandis que les très fortes valeurs observées dans les parcelles I et L révèlent l'existence de un ou plusieurs rémanents, celles des parcelles J et K, beaucoup plus faibles traduisent les effets négatifs pour la croissance du recrû du voisinage des rémanents. Ce phénomène est accentué dans la parcelle K par les dégâts causés en mai 1987 par la chute d'un rémanent proche des limites de la parcelle.

La contribution au volume total des principales espèces étudiées est comparable à celle observée lors de l'étude de G, ce qui vérifie la bonne liaison entre ces deux grandeurs. Sur le plan de la production en volume, l'importance relative des différentes espèces est ainsi conservée dans les deux traitements (cf. Chap. III). Si la production du Goupi reste faible, elle est 9 fois plus élevée en traitement dégagé qu'en traitement témoin

Tableau XVIII: Contribution des diverses espèces à la biomasse des divers compartiments

	TRAITEMENT DEGAGE											
	Biomasse des tiges (t/ha) Biomasse des branches (t/ha) Biomasse des feuilles (t/ha)										(t/ha)	
	décembre 1987		juin 1985		décembre 1987		juin 1985		décembre 1987		juin 1985	
	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	Е-Туре
Total	84.57	11.29	53.47	7.89	31.00	17.53	8.66	3.87	5.48	0.83	2.55	0.41
Goupi	10.30	5.66	7.34	4.91	0.90	0.44	0.52	0.30	0.30	0.15	0.20	0.12
Laetia	32.99	12.35	22.28	7.36	2.41	1.27	1.16	0.38	1.54	0.66	0.88	0.29
Miconia	29.12	13.31	17.15	8.85	7.52	3.29	1.72	0.97	2.61	1.10	0.93	0.51
B. grossu.	1.58	3.42	0,69	1.46	2.50	5.58	0.44	0.97	0.13	0.28	0.05	0.10
Inga spp	4.88	6.95	2.37	3.23	11.72	19.81	2.73	4.55	0.43	0.64	0.18	0.26
X.nitida	0.40	0.18	0.22	0.06	0.04	0.01	0.03	0.01	0.05	0.02	0.04	0.01
J. copaia	1.02	2.04	0.45	0.81	1.96	4.32	0.33	0.71	0.09	0.18	0.03	0.06

	Biomasse des tiges (t/ha)				TRAITEMENT TEMOIN Biomasse des branches (t/ha)			Biomasse des feuilles (t/ha)				
	décembre 1987		juin 1985		décemi	décembre 1987	juin 1985		décembre 1987		juin 1985	
	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type	Moy.	E-Type
Total	79.54	56.87	73.20	47.48	18.49	16.35	11.82	13,47	5.33	1.49	3.28	1.32
Goupi	0.67	0.15	0.82	0.45	0.07	0.02	0.10	0.03	0.03	0.01	0.03	0.01
Laetia	2.28	1.76	2.94	2.02	0.18	0.14	0.17	0.09	0.12	0.11	0.09	0.07
Miconia	12.31	5.53	22.01	6.57	3.37	2.85	1.30	0.70	1.63	1.09	0.90	0.38
Cecropia	16.82	16.42	8.66	8.80	0.94	0.98	0.17	0.21	2.01	2.02	0.93	1.05
Remanants	41.22	59.85	33.91	50.67	10.77	15.49	8.67	12.83	1.08	1.61	0.93	1.42

 $(17,4 \text{ m}^3/\text{ha} \text{ contre } 1,9 \text{ m}^3/\text{ha})$ . Ce résultat atteste de nouveau de l'efficacité du dégagement sur la croissance de cette espèce.

Au niveau du peuplement cependant, l'accroissement moyen annuel en volume calculé à 7 ans reste plus faible en traitement dégagé qu'en traitement témoin avec respectivement 25,9 m³/ha/an et 31,5 m³/ha/an. Ces valeurs élevées confirment les fortes capacités de production des jeunes formations secondaires et en particulier des *Cecropia spp* lorsqu'il sont bien représentés.

Considérant que les tarifs établis en 1987 étaient applicables aux données d'inventaire du peuplement en 1985, nous avons estimé le volume du peuplement en juin 1985. Pour le traitement dégagé et le traitement témoin, on obtient un volume moyen de respectivement 117,2 m³/ha et 174,9 m³/ha. De juin 1985 à décembre 1987, l'accroissement courant annuel s'élève ainsi à 25,7 m³/ha/an en traitement dégagé contre 18,1 m³/ha/an en traitement témoin. La mortalité importante de C. obtusa entre ces deux dates explique en grande partie la valeur relativement faible observée en traitement témoin.

On remarque de plus que l'accroissement en volume des rémanents (16 %) a été beaucoup plus faible que celui des *Cecropia spp* (39 %) ou des autres espèces pionnières (~ 23 %). Comme les rémanents représentent près de 30 % du volume total de tige, cela conduit à diminuer l'accroissement moyen en volume.

Finalement, les rémanents contribuent à la forte production en volume du traitement témoin, mais conduisent à une plus faible productivité. En revanche, le dégagement a éliminé une partie de la production mais a fortement stimulé la productivité, de sorte qu'elle y est plus élevée dans le traitement dégagé que dans le traitement témoin. Cela résulte de la forte croissance réalisée par certaines espèces (G. glabra, L. procera, M. fragilis) lorsqu'elles sont libérées de la compétition avec les Cecropia spp notamment. Nous montrons dans le paragraphe suivant que ces résultats s'expriment de façon encore plus contrastée en terme de biomasse.

## IV.2.2 Production en biomasse

Les résultats de l'application des tarifs<sup>2</sup> en biomasse aux données d'inventaire de décembre 1987 figurent dans le tableau XVIII. Contrairement à ce que l'on observait pour le volume c'est en traitement dégagé que la

<sup>2</sup> Pour les rémanents, nous avons utilisé les tarifs établis par LESCURE et al., 1983

TABLEAU XIX: Production et productivité comparée de divers plantations et recrûs tropicaux.

•	Age ans)	Biomasse (t/ha)	Accroissement (t/ha/an)	Auteurs
Recrû sur terrasse (Colombie)	5.0	68.1	13.6	FOLSTER et al., 1976
Recrû sur friche (Côte d'Ivoire) 6	6.5	38.4	5.9	JAFFRE & NAMUR, 1983
Recrû après coupe (G. française)				
Témoin avec des rémanents 7	7.0	103.7	14.8	Cette étude
Recrû après coupe (G. française)				
Témoin sans rémanents 7	7.0	89.7	12.8	Cette étude
Recrû après coupe (G. française)				
Dégagé à 1.5 ans	7.0	121.4	17.3	Cette étude
Recrû sur brûlis (Brésil) 8	8.0	87.5	10.9	UHL et al.,1988
Recrû sur friche (Zaïre) 8	8.0	121.7	15:2	BARTHOLOMEW et al., 1953
Recrû sur friche (G. française)1	0.0	88.4	8.8	LESCURE, 1986
Plantation Eucalyptus deglupta				
(Costa Rica) 8	8.0	105.0	13.1	NAVARRO, 1985*
Plantation E. globulus (Inde) 7	7.0	123.0	17.6	NEGI et al., 1984*
Plantation Gmelina arborea		,		
(Costa Rica)	5.0	70.0	12.9	ROSE & SALAZAR, 1983 <sup>*</sup>

<sup>\*</sup> Cités par LUGO et al., 1988

biomasse moyenne est la plus élevée. Exprimée en % de la biomasse de chaque compartiment en traitement dégagé, l'écart entre les 2 traitements est de +40,6 % pour les branches et de +6 % pour les tiges. Pour l'ensemble de la biomasse aérienne, la différence entre les 2 traitements atteint 14,6%.

Ces écarts sont attribuables aux différences de fréquence des diverses espèces dans les deux traitements conjuguées spécifiques d'infradensité. En traitement dégagé, l'abondance de G. glabra et surtout de M. fragilis, d'infradensités élevées, conduit à de fortes biomasses. Les autres espèces favorisées par 1e dégagement grossularioides, I. thibaudiana, X. nitida, J. copaia) (cf. Chap III) contribuent aussi de façon sensible aux valeurs élevées de biomasses. En traitement témoin, les Cecropia spp qui dominent structuralement peuplement sont peu ramifiés et présentent une faible infradensité. Il en résulte une faible biomasse en regard du volume, sauf en ce qui concerne les feuilles. Toutefois, la présence locale des rémanents conduit à augmenter très nettement les estimations de biomasse. Les valeurs moyennes biomasse en traitement témoin sont donc finalement positivement. résultats montrent l'importance de la composition Ces floristique dans l'accumulation de la biomasse (cf. JAFFRE & NAMUR, 1983; JORDAN & FARNWORTH, 1980) et expliquent la forte variabilité spatiale.

En terme de biomasse, l'importance relative des diverses espèces au sein de chaque traitement change. En traitement dégagé, L. procera qui occupait nettement la première place au niveau du volume de tige conserve un léger avantage au niveau de la biomasse de tige mais est relégué au second rang derrière M. fragilis pour la biomasse aérienne totale. Globalement, la place du Goupi ne change pas, mais son infradensité élevée lui permet de renforcer sa position au niveau de la biomasse des tiges. En témoin. les rémanents occupent désormais traitement prépondérante. Ils totalisent plus de 50 % de la biomasse aérienne totale alors que leur contribution au volume de tige n'atteint pas 30 %. Les Cecropia spp n'occupent plus que le second rang, même si leur participation à la biomasse foliaire reste plus importante. M. fragilis dont l'abondance a déjà été signalée conserve une place importante qui le rapproche des Cecropia spp. Enfin, l'importance de G. glabra et de L. procera, déjà très faible en terme de volume de tige devient négligeable au niveau de la biomasse.

Au bilan, la biomasse aérienne totale apparait très élevée dans les deux traitements mais comparable aux valeurs maximales citées dans la littérature pour les recrûs naturels et certaines plantations d'espèces à

croissance rapide (cf. Tableau XIX). L'écart entre les valeurs des deux traitements (121,4 t/ha en traitement dégagé et 103,7 t/ha en traitement témoin) confirme tout l'intérêt du dégagement précoce pour la production en biomasse du jeune recrû. Cela est d'autant plus significatif que la présence des rémanents conduit, comme nous l'avons vu, à une surestimation la biomasse moyenne totale en traitement témoin. Pour l'importance de ce biais, nous avons calculé une seconde estimation de biomasse moyenne en traitement témoin. Celle-ci n'intéresse que les parcelles non affectées par les rémanents (i.e., G et H) et les 3 placettes d'échantillonnage de biomasse. Le résultat obtenu, 89,7 t/ha, est très proche des 87,5 t/ha obtenu par UHL et al. (1988) dans un recrû sur friche de 8 ans au Brésil. Il en résulte que l'écart avec le traitement dégagé augmente en conséquence considérablement, concrétisant d'autant plus l'avantage du dégagement précoce pour la production de biomasse.

Ainsi, à 7 ans, la biomasse aérienne totale en traitement dégagé représente 33% de la biomasse de la forêt primaire initiale estimée par LESCURE et al. (1983). En traitement témoin, cette valeur est de 28% seulement ou même 24% si l'on ne tient pas compte des rémanents. Ces valeurs sont voisines des 25% cités par UHL et al. (loc. cit.) pour un recrû de 8 ans et attestent d'une rapide reconstitution de la biomasse initiale. On remarquera que malgré l'avantage lié au dégagement, la reconstitution de la biomasse initiale est beaucoup moins rapide que celle de la surface terrière (cf. Chap. III.4.3).

L'accroissement moyen annuel en biomasse totale  $(I_m)$  calculé à 7 ans est de 17,3 t/ha/an en traitement dégagé et de 14,8 t/ha/an (12,8 t/ha/an si l'on ne tient pas compte des rémanents) en traitement témoin. En adoptant la même démarche que celle utilisée pour le volume, nous avons calculé l'accroissement courant annuel en biomasse de tige  $(I_c)$  entre juin 1985 et décembre 1987. Les résultats, tout à fait remarquables, indiquent que  $I_c$  atteint 12,4 t/ha/an en traitement dégagé et seulement 2,5 t/ha/an en traitement témoin avec les rémanents. En réalisant les calculs pour les parcelles témoins non affectées par les rémanents, on obtient une valeur de  ${\rm I_c}$  de 3,0 t/ha/an. L'écart observé entre les deux valeurs calculées pour le traitement témoin est très faible. Il résulte en fait des différences de densité de bois et de croissance entre espèces. PREVOST & PUIG (1981) en Guyane ont montré que les espèces de forêt primaire présentaient une croissance beaucoup plus faible que celle des espèces pionnières. Or les premières ont un bois beaucoup plus dense que les secondes. En terme de biomasse, les différences tendent donc à se compenser. De plus la forte

mortalité dans la population de C. obtusa contribue à diminuer sensiblement la productivité du recrû

La valeur de I<sub>C</sub> est néanmoins largement plus élevée dans le traitement dégagé que dans le traitement témoin. Cela signifie que la dynamique de production de biomasse est plus forte en traitement dégagé qu'en traitement témoin, ce qui s'accorde bien avec les résultats de l'étude de l'évolution de la surface terrière (cf. Chap. III) et du volume. Par rapport à ce dernier cas, on remarquera que la productivité en biomasse de tige, qui fait intervenir les différences d'infradensité de bois, conduit à des écarts entre les deux traitements beaucoup plus élevés que dans le cas de la productivité en volume.

La comparaison des estimations de biomasse entre 1985 et 1987 montre la place grandissante que prennent les espèces diverses dans la biomasse totale en traitement dégagé. Entre ces deux dates, la biomasse des branches a d'autre part fortement augmenté, essentiellement du fait des espèces diverses et en particulier des *Inga* spp.

#### IV.2.3 Conclusion

Nos résultats confirment les fortes capacités de production généralement avancées concernant les jeunes recrûs forestiers tropicaux. Ces résultats soulignent toutefois le décalage, déjà signalé par d'autres auteurs (JORDAN & FARNWORTH, 1980), qui peut exister entre la production en volume et la production en biomasse. Les Cecropia spp sont capables de fortes productivités en volume, mais leur productivité en biomasse reste faible. Une comparaison avec les données de BARTHOLOMEW et al. (1956) qui concernent des recrûs à parasoliers (Musanga cecropioides) indique que ces derniers et les recrûs à Cecropia spp ont des productions en biomasse du même ordre de grandeur. Ce résultat renforce l'équivalence écologique de ces espèces.

Le dégagement, en favorisant des espèces à bois dense, a permis l'accumulation d'une biomasse très importante et bien supérieure à celle du traitement témoin, bien que celui-ci ait une production en volume plus élevée.

La valeur élevée de la biomasse du recrû dans les deux traitements doit être rapprochée de celle également élevée de la forêt primaire initiale (LESCURE et al., 1983). Celle-ci comportait en outre un excès d'arbres de gros diamètres (cf Chap. II) qui en Guyane signalent bien les stations fortement productives.

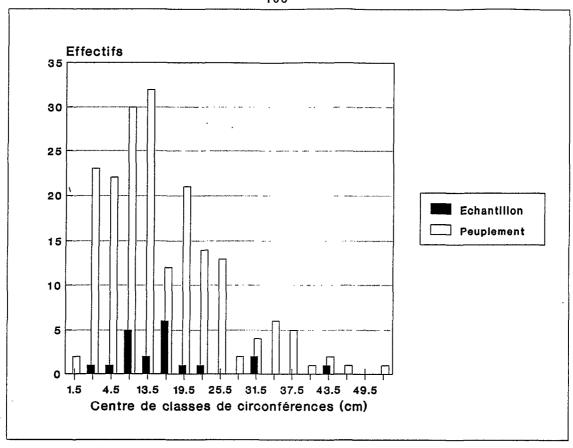


Figure 27: Structure comparée de L. procera dans l'échantillon et le peuplement, en traitement dégagé.

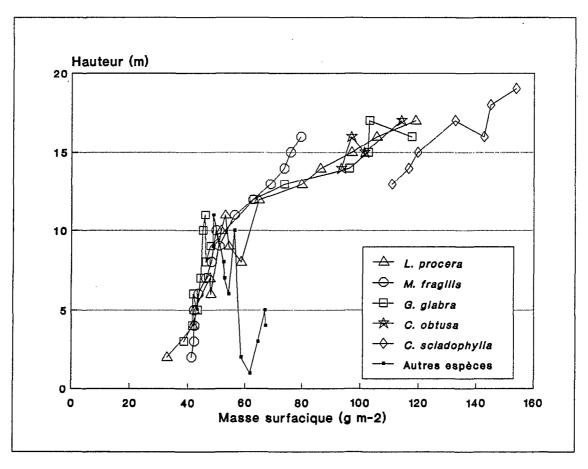


Figure 28: Variation de la masse surfacique des feuilles avec la hauteur de la strate foliaire.

Enfin, nous avons montré le rôle limitant des rémanents sur la productivité du jeune recrû.

## IV.3 - Profils de biomasse foliaire et d'indice foliaire

#### IV.3.1 Méthode

L'échantillonnage stratifié de la biomasse (cf. IV.1.1.1) a permis de connaître pour chaque espèce le profil de répartition verticale de la biomasse foliaire. Nous avons vérifié pour chaque espèce que la structure de l'échantillon était bien représentative de la structure de la population des deux traitements. La figure 27 en donne une illustration pour L. procera dans le cas du traitement dégagé.

Pour une espèce donnée, la connaissance de la biomasse foliaire de l'échantillon et sa distribution verticale nous permet de calculer la contribution de chaque strate à la biomasse foliaire totale. Pour obtenir le profil de répartition verticale de la biomasse foliaire de l'espèce dans le peuplement, il suffit d'appliquer ces proportions au total de la biomasse foliaire de l'espèce dans les parcelles d'inventaire. Le passage à l'indice de surface foliaire s'obtient au moyen du produit de la biomasse foliaire d'une strate 1a avec surfacique masse des feuilles correspondantes. Pour chaque espèce, la masse surfacique de chaque strate correspond à la moyenne des valeurs obtenues lors de l'échantillonnage (cf. IV.1.1.2)

## IV.3.2 Masse surfacique

La figure 28 montre pour les différentes espèces échantillonnées l'évolution de la masse surfacique des feuilles (M<sub>surf</sub>) avec la hauteur du niveau de prélèvement. Pour les *Cecropia spp*, le terme feuille se réfère ici au limbe seul. Le pétiole qui représente près de 30% de la biomasse foliaire n'a pas été pris en compte dans les calculs. Pour les autres espèces, le pétiole a été négligé car il représente en moyenne moins de 5% de la biomasse foliaire. Le terme feuille désigne dans ce cas l'ensemble limbe + pétiole.

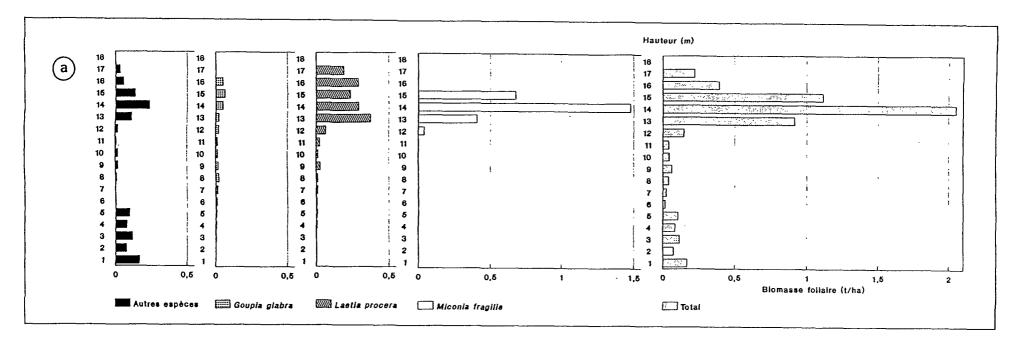
Sur la figure 28, on constate que le groupe des "Autres espèces" présente des valeurs assez irrégulières. Les valeurs des strates basses correspondent aux feuilles des jeunes tiges d'espèces forestières qui

colonisent le recrû. Les valeurs des strate moyennes correspondent aux feuilles des individus des espèces pionnières dominées. Les premières espèces, tolérantes à l'ombre, produisent des feuilles de M<sub>surf</sub> plus élevées que celles des secondes très héliophiles qui s'étiolent et dépérissent à l'ombre. Les valeurs pour les strates hautes, non disponibles avec notre échantillon ont été obtenues par calcul en prenant la moyenne des valeurs correspondantes des autres espèces étudiées à l'exception des Cecropia spp.

Dans le recrû de 7 ans, les Cecropia spp se distinguent en effet des autres espèces étudiées par l'abscence d'individus de petite taille. L'abscission rapide des feuilles ombragées et la ramification tardive explique de plus que l'on observe les feuillles que dans les plus hautes strates du couvert. Les valeurs de M<sub>surf</sub> sont très élevées en raison notamment des grosses nervures secondaires qui caractérisent les mégaphylles (MEDINA, 1984). Les 2 espèces réagissent à la mise en lumière par une augmentation nette de M<sub>surf</sub>. De plus, C. sciadophylla présente des feuilles à des niveaux d'insertion plus bas que C. obtusa et l'amplitude de variation de M<sub>surf</sub> est également plus forte. Cela traduit peut-être une meilleure tolérance à l'ombrage pour C. sciadophylla que pour C. obtusa.

Les données disponibles pour *L. procera, M. fragilis* et *G.glabra* sont représentées sur la figure 28. Elles montrent que les trois espèces présentent une large amplitude de variation de la M<sub>surf</sub>. Comme d'autres auteurs l'ont montré en zone tempérée (e.g. AUSSENAC & DUCREY,1977), celleci augmente à mesure que la hauteur s'élève, *i.e.* que l'énergie incidente augmente. D'abord lente dans les premiers mètres, l'augmentation de M<sub>surf</sub> devient très rapide à partir de 12 m. Cette hauteur caractérise, nous l'avons vu (cf. Chap. III), le seuil de surcimage du jeune recrû de 7 ans. L'importance de ce paramètre dans la caractérisation structurale du peuplement apparaît ainsi de nouveau.

Alors que dans les strates basses, les valeurs de M<sub>surf</sub> sont tout à fait comparables entre les 3 espèces, dans les strates hautes, celles-ci sont beaucoup plus faible chez M. fragilis et semblent atteindre un palier. Entre la hauteur au seuil de surcimage et le sommet du couvert, la M<sub>surf</sub> augmente ainsi dans un rapport de 3,0 pour L.procera et G. glabra et de 1,8 seulement pour M. fragilis. Cette espèce à une durée de vie brève et commence généralement à fructifier vers 7 ou 8 ans. La réalisation d'une valeur asymptotique pour la M<sub>surf</sub> pourrait traduire une certaine maturité de développement. Cependant, les caractéristiques morphologiques de la feuille pourrait aussi expliquer ces différences. La feuille de M. fragilis



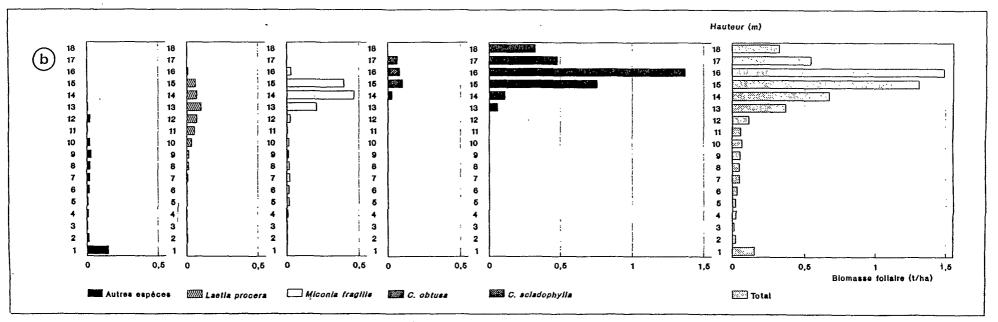


Figure 29: Contribution des diverses espèces au profil de répartition verticale de la biomasse foliaire dans le traitement dégagé (a) et le traitement témoin (b).

ne présente pas comme celle des 2 autres espèces des nervures qui tendent à se lignifier chez les feuilles de lumière. C'est toujours la turgescence des tissus foliaires qui assure la rigidité de la feuille de M. fragilis.

Chez L. procera et G.glabra, la M<sub>surf</sub> ne semble pas atteindre de pallier au sommet du couvert. La diminution que l'on observe pour G.glabra dans la strate 17 m révèle l'état de feuilles immatures. On sait en effet que la M<sub>surf</sub> augmente avec l'âge de la feuille (e.g MEDINA, 1984). Les feuilles de pleine lumière changent de morphologie. Elles deviennent coriaces et cassantes et leur surface diminue. Chez G.glabra, la pubescence foliaire qui caractérise encore les feuilles des strates basses disparaît au profit d'une cuticule cireuse. Morphologiquement, les feuilles se rapprochent de celles des individus plus âgés présents en forêt primaire. Ces modifications foliaires traduisent la bonne adaptation des 2 espèces aux conditions contraignantes du plein découvert.

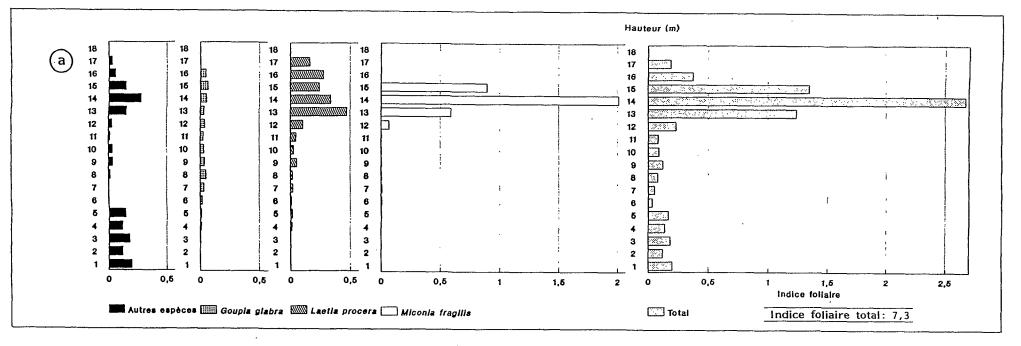
Pour l'ensemble des espèces étudiées, les valeurs de M<sub>surf</sub> sont comparables à celles observées pour d'autres espèces pionnières (UHL, 1987). Par rapport aux espèces de forêts primaires (MEDINA, 1984; KLINGE, 1985) ces valeurs sont beaucoup plus faibles.

# IV.3.3 Distribution verticale de la biomasse foliaire et de l'indice foliaire.

La figure 29 représente la répartition verticale de la biomasse foliaire dans le traitement dégagé (a) et dans le traitement témoin (b). Pour ce dernier, nous nous sommes placés dans le cas où les rémanents n'interviennent pas. (cf. IV.2)

Dans les 2 traitements, l'essentiel de la biomasse foliaire se situe dans la partie supérieure du couvert et révèle un peuplement quasiment monostratifié.

Dans le traitement témoin, au dessous de 13 m, la biomasse foliaire diminue régulièrement jusqu'au niveau du sol où elle augmente de nouveau sous l'effet notamment de la présence de plantules de palmiers et de quelques MUSACEES du genre Heliconia. Plus de 85% de la biomasse foliaire, répartie principalement entre C. sciadophylla (64%) et M. fragilis (23%), se distribue entre 13 et 18 m. Le maximum de biomasse foliaire par strate se situe à 16 m. Le goupi qui ne représente pas 1% de la biomasse foliaire a été regroupé avec les espèces diverses. Ces dernières, peu développées ne participent pas à la formation des strates les plus hautes tandis que C. obtusa qui dépéri et L. procera n'y contribuent que faiblement.



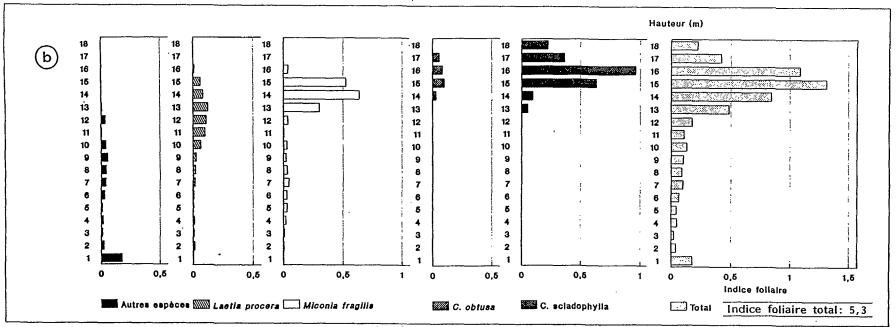


Figure 30: Contribution des diverses espèces au profil de répartition verticale de l'indice foliaire dans le traitement dégagé (a) et le traitement témoin (b).

Dans le traitement dégagé, la décroissance de la biomasse foliaire en dessous de 13 m est plus irrégulière. Un meilleur développement des espèces diverses contribue à une accumulation de biomasse foliaire plus importante dans les strates basses. Au niveau du sol, on note de nouveau une légère augmentation de la biomasse foliaire dont l'origine est identique à celle du traitement témoin. La monostratification est cependant accentuée par une concentration de près de 85% de la biomasse foliaire entre 13 et 17 m. A ce niveau, la biomasse foliaire est mieux répartie entre plusieurs espèces: M. fragilis (55%), L. procera (30%) et les espèces diverses (12%). Le goupi qui comme L. procera et M. fragilis développe l'essentiel de sa biomasse foliaire dans la voûte contribue cependant faiblement à sa formation. Pour l'ensemble du peuplement, le pic de biomasse foliaire est beaucoup plus net et également plus bas (à 14m) que dans le traitement témoin. Il est essentiellement dû à M. fragilis.

Les profils d'indice de surface foliaire (I.F.) dans les 2 traitements (Figure 30) sont peu différents des profils de biomasse foliaire, avec une monostratification toujours très nette.

Dans le traitement témoin pourtant, en conséquence des différentes valeurs de masse surfacique, le pic de surface foliaire est situé plus bas (15 m) que le pic de biomasse foliaire. Pour les mêmes raisons, l'étage dominé du peuplement contribue plus à I.F. (20%) qu'à la biomasse foliaire (15%). Dans la voûte, l'importance de M.fragilis (33%) augmente tandis que celle de C. sciadophylla (52%) diminue.

L'indice foliaire total du peuplement s'élève à 5,3 à 7 ans. Au Costa Rica, EWEL et al. (1982) observent un I.F. de 5,1 dans un recrû de 1 ans.

Dans le traitement dégagé, l'étage dominé du peuplement atteint également près de 20% de I.F. total. Dans la voûte, l'importance de M.fragilis (60%) augmente tandis que celle de L. procera (26%) diminue. La contribution des espèces diverses de même que celle du goupi ne changent pas. L'indice foliaire total du peuplement atteint la valeur élevée de 7,3 qui est bien supérieure à celle observée en traitement témoin.

Les différences importantes entre les 2 traitements sont en étroites corrélation avec les valeurs de productivité du recrû. Le peuplement de I.F. le plus élevé est le plus productif et réciproquement. On remarque de plus que le I.F. du peuplement dégagé dépend principalement d'une espèce, M. fragilis, dont nous avons déja souligné l'exceptionnelle abondance dans le recrû. L'importance de cette espèce au niveau de I.F. repose sur la faible masse surfacique des feuilles conjuqué à une forte biomasse

foliaire. En favorisant le développement de cette espèce, le dégagement a donc conduit indirectement à une forte augmentation de I.F..

Le goupi, dont la place dans le peuplement reste modeste figure cependant dans la strate dominante du couvert. Ses capacités de croissance dans ces conditions favorables devraient lui permettre de se maintenir en bonne place au cours de l'évolution future du recrû. C'est une conséquence importante et très positive du dégagement précoce.

#### IV.3.4 Conclusion

Dans le recrû de 7 ans, on observe que le dégagement précoce a entraîné de fortes différences d'indice de surface foliaire entre les deux traitements. L'I.F. atteint 7,3 dans le traitement dégagé et seulement 5,3 dans le traitement témoin. La différence entre les deux peuplements repose essentiellement sur M. fragilis qui contribue pour 47,6 % à la biomasse foliaire totale dans le traitement dégagé et pour 30,6 % dans le traitement témoin et dont la M<sub>surf</sub> est globalement plus faible que celle des autres espèces.

Cependant, ces valeurs restent inférieures à celles généralement admises pour les forêts tropicales et qu'ALEXANDRE (1981) estime au maximum à 8,2.

La voûte foliaire apparaît monostratifiée ce qui permet de maximiser l'interception de la lumière (BAZZAZ & PICKETT, 1980). Dans la voûte, la disposition des feuilles des différentes espèces est assez contrastée.

Dans le peuplement témoin, les feuilles de Cecropia spp exploitent tout 1e sommet couvert sur du plusieurs mètres d'épaisseur. développement foliaire des autres espèces est beaucoup plus réduit, sauf pour M. fragilis qui exploite cependant des strates plus basses. Il en résulte que la voûte foliaire est légèrement plus épaisse que dans le peuplement dégagé. Dans ce dernier, plusieurs espèces prennent une part importante à l'édification de la voûte foliaire. Les espèces de seconde vague en particulier y sont quantitativement plus importantes, de même que dans le sous-bois où elles attestent d'un meilleur développement que dans le traitement témoin.

Finalement, les valeurs de l'indice foliaire sont bien corrélées aux données de production.

#### IV.4 - Résumé et conclusion

Les résultats présentés dans ce chapitre confirment largement les conclusions dégagées de l'étude de la structure et de la croissance du peuplement.

Le dégagement précoce, en favorisant des espèces longévives et à bois dense permet l'accumulation rapide d'une forte biomasse. A 7 ans, la biomasse dans le traitement dégagé représente déjà 24% de la biomasse de la forêt initiale contre 20 % seulement dans le traitement témoin ou même 18 % si l'on ne tient pas compte des rémanents. Ces derniers contribuent en effet à la forte production du peuplement témoin mais tendent à limiter sa productivité en volume et biomasse. L'effondrement de la population de C. obtusa a pour conséquence une forte diminution de la production du traitement témoin. En revanche, dans le traitement dégagé, les résultats observés montrent que les espèces libérées de la compétition avec les Cecropia spp sont capables de réaliser de très fortes productions. D'autre part le bon développement des espèces de seconde vague se confirme.

Globalement, la production aérienne du traitement dégagé à 7 ans (121,4 t/ha) place ce dernier au niveau des meilleurs plantations d'essences tropicales à croissance rapide. Les résultats pour le traitement témoin indiquent que les recrû à *Cecropia* peuvent être aussi productifs que les recrûs à Parasoliers africains.

La biomasse foliaire qui à 7 ans atteint en moyenne 5,4 t/ha est tout à fait comparable à celle de la forêt primaire voisine (LESCURE et al. 1983). Nous n'avons cependant pas de données sur son évolution saisonnière. Il est vraisemblable que malgré le caractère sempervirent des espèces, la biomasse foliaire diminue pendant les périodes sèches.

Les différentes valeurs de masse surfacique foliaire des espèces (notamment M. fragilis, pondéralement la plus importante) conduisent à d'importantes différences d'indice foliaire entre les deux traitements. L'I.F. est de 7,3 en traitement dégagé et seulement de 5,3 en traitement témoin. Ces valeurs sont bien corrélées avec les valeurs de production et soulignent encore l'avantage du dégagement précoce.

#### CONCLUSION GENERALE

L'objectif initial de cette étude était double. Tout d'abord, il s'agissait de déterminer si la dynamique de la végétation secondaire pouvait être influencée par la couverture pédologique (sols à D.V.B.; sols à D.V.L.). Ensuite, l'étude de l'effet de la suppression précoce des pionnières indésirables, devait permettre de renseigner les gestionnaires de la forêt sur les possibilités de valorisation sylvicole des jeunes formations secondaires.

Pour l'essentiel, ces objectifs sont atteints bien que toute généralisation reste délicate en raison des spécificités du dispositif expérimental.

Dans les conditions de l'étude, il n'y a pas d'effet décelable du type de drainage du sol sur la dynamique de la végétation. La topographie du bassin versant (forte pente) contribue vraisemblablement à gommer les différences de drainage entre versants. Il est d'autre part probable que la végétation pionnière, bien adaptées aux conditions locales, soit indifférente aux conditions pédologiques contrastées rencontrées.

Les effets de la suppression précoce des espèces pionnières compétitives sont très favorables à la dynamique des essences sylvicoles présentes dans le recrû. Il en résulte une augmentation sensible du taux de survie et une forte croissance. L'acquisition précoce d'un statut social dominant est durable et permet d'enrichir le peuplement en tiges d'avenir d'espèces sylvicoles.

Malgré une production en volume plus faible que dans le traitement témoin, le traitement dégagé réalise une très forte production en biomasse qui le situe au niveau des meilleurs jeunes peuplements tropicaux en recrû naturel ou en plantation.

L'indice foliaire, bien corrélé aux valeurs de production, atteint à 7 ans la valeur élevée de 7,3 dans le traitement dégagé et de seulement 5,3 dans le traitement témoin.

Sur le plan de la dynamique de la végétation, le dégagement a favorisé une seconde phase dynamique qui intéresse des espèces plus tolérantes en plein développement dans le traitement dégagé. A l'inverse, le traitement témoin reste encore dans une phase dynamique dominée par les Cecropia spp.

L'importance des rémanents dans la dynamique du recrû a été largement souligné, de même que leur rôle limitant dans la productivité du traitement témoin.

L'étude fine de la croissance de quelques espèces nous a permis de mettre en évidence un nouveau critère, évolutif et statistique, nommé "seuil de surcimage", très utile pour l'étude du comportement relatif des différentes espèces.

Finalement, bien que les conditions initiales n'aient pas été optimales en regard des objectifs poursuivis, la valorisation des recrûs à des fins sylvicoles apparaît tout à fait envisageable et les résultats obtenus justifient l'intérêt porté à ce type de recherche.

#### PERSPECTIVES

Plusieurs points évoqués dans ce travail justifieraient la poursuite des recherches. Tout d'abord, il est utile de rappeler l'importance des études de longue durée dans tous travaux de dynamique de végétation. Dans ce contexte, nous avons à plusieurs reprises évoqué la possible de la disparition de la population de Miconia fragilis (des observations 1989 semblent conforter hypothèse). décembre cette Compte-tenu de l'importance de cette espèce dans le peuplement et des relations de compétition interspécifiques, il serait intéressant d'étudier quelle serait la réponse du peuplement et notamment celle du goupi qui pourrait alors renforcer sa position au sein du peuplement.

D'autre part dans le souci de rendre possible une généralisation de nos conclusions. 11 serait utile đe procéder nouvelles des conditions mieux contrôlées expérimentations dans (intensité dégagement, précocité de l'intervention sylvicole). Cela permettrait de définir des limites d'application compte-tenu notamment des d'envahissement par les lianes.

Enfin, l'estimation des coûts de l'aménagement sylvicole, qui dépasse le cadre de cette étude, n'a pas été abordée. Cet aspect particulièrement important dans le contexte socio-économique guyanais justifierait qu'on s'y intéresse.

## **BIBLIOGRAPHIE**

- ALENCAR J.C. & ARAUJO V.C., 1980 Comportamento de espécies florestais amozonicas quanto à luminosidade. Acta Amazonica, 10(3): 435-444.
- ALENCAR J.D.C., ALMEIDA R.A. & FERNADES N.P., 1979 Fenologia de espécies florestais em floresta tropical umida de terra firme na Amazônia Central. Acta Amazonica 9(1): 163-198.
- ALEXANDRE D.Y., 1977 Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte-d'Ivoire *Turraeanthus africana* Pellegr. Oecol. Plant., 12(3): 241-262.
- ALEXANDRE D.Y., 1978 Observations sur l'écologie de *Trema guineensis* en Basse Côte-d'Ivoire. Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 13(2): 261-266.
- ALEXANDRE D.Y., 1979 De la régénération naturelle à la sylviculture en forêt tropicale. Multigr. ORSTOM, Adiopodoumé, 12 p.
- ALEXANDRE D.Y., 1981 L'indice foliaire des forêts tropicales. Analyse bibliographique. Oecol. Gener., 2(4): 299-312.
- ALEXANDRE D.Y., 1988 Aperçu sur la morphologie radiculaire de deux espèces pionnières de Guyane française: Goupia glabra et Vismia guianensis., 5 p., non publié.
- ALEXANDRE D.Y., 1989 a Dynamique de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. Collection Etudes et Thèses, ORSTOM Paris, 102 p.
- ALEXANDRE D.Y., 1989 b L'arbre et le maintien des potentialités agricoles en zone intertropicale humide. *In*: Eldin et Milleville (eds.), Le risque en agriculture, ORSTOM, Paris, p. 115-129.
- ALEXANDRE D.Y., 1989 c Pluie et alimentation en eau des plantes dans la région de Sinnamary (Guyane française). Nature guyanaise (Bull. de la SEPANGUY), 3: 28-36.
- ALVIM P.T., 1964 Tree growth periodicity in tropical climates. *In*: Zimmermann (Ed.) The formation of wood in forest. Academic Press, New York, p. 479-495.
- AMOBI C.C., 1973 Periodicity of wood formation in some trees of lowland rain forest in Nigeria. Annals of Botany, 37(149): 211-218.
- ARAUJO V.C., 1970 The factor light as a basic element in tree growth in the amazonian forest. Proc. Symp. environment in Amazonia, Manaus, 1: 67-77.
- ASHTON P.S., HOPKINS M.J., WEBB L.J., WILLIAMS W.T. et PALMER M.J., 1979. La forêt naturelle : biologie, régénération et croissance des arbres. In: Ecosystèmes forestiers tropicaux, UNESCO, 14: 194-232.

- AUBLET F. (1775) Histoire des plantes de la Guyane française. Réédition 1977, CRAMER, VADUZ, 2 volumes + annexes + 392 planches.
- AUBREVILLE A., 1947 Les brousses secondaires en Afrique équatoriale. Bois et Forêts des Tropiques, 2: 24-35.
- AUSSENAC G. & DUCREY M., 1977 Etude bioclimatique d'une futaie feuillue (Fagus sylvatica L. et Quercus sessiliflora Salisb.) de l'Est de la France. I Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire. Ann. Sci. Fores., 34(4): 265-284.
- AYPHASSORHO H., 1984 Etude de la croissance en circonférence et des rythmes phénologiques de quelques essences guyanaises, Rapport C.T.F.T., Kourou, 99 p.
- BARITEAU M. & GEOFFROY J., 1989 Sylviculture et régénération naturelle en forêt guyanaise. Rev. For. Fr., XLI(4): 309-323.
- BARNARD R.C., 1950 Linear regeneration sampling. Malayan Forester, 13: 129-142.
- BARTOLOMEW W.V., MEYER J. & LAUDELOUT H., 1953 Mineral nutrient immobilisation under forest and grass follow in the Yangambi (Belgian Congo) Region. Brussels I.N.E.A.C., série Sci., n° 57, 27 p.
- BAUR G.N., 1964 L'aménagement de la forêt dense humide. Unasylva, 1(72): 18-28.
- BAZZAZ F.A. & PICKETT S.T.A., 1980 Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. Ann. Rev. Ecol. Syst., 11: 283-310.
- BEAUCHAMP J.J. & OLSON J.S., 1973 Corrections for bias in regression estimates after logarithmic transformation. Ecology, 54(6): 1403-1407.
- BENA P. (1960) Essences forestières de Guyane. Bureau Agricole et Forestier Guyanais, Paris, 469 p.
- BERGEZ J.E., AUCLAIR D. & ROMAN-AMAT B., 1988 Biomass production of sitka spruce early thinning. Biomass, 16: 107-117.
- BERNARD-REVERSAT F., HUTTEL C. & LEMEE G., 1972 Quelques aspects de la périodicité écologique et de l'activité végétale saisonnière en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire. *In*: Golley P.M, Golley F.B. (eds.) Tropical ecology with an emphasis on organic production. Athens, Univ. of Georgia, 418 p.
- BETHEL J.S., 1984 On les qualifie parfois d'indésirables : point de vue critique sur les essences peu connues. Unasylva, 36(145): 17-22.
- BIRAUD J., 1959 Reconstitution naturelle et amélioration des peuplements d'Okoumé au Gabon. Bois et Forêts des Tropiques, 66: 3-28.
- BLANCANEAUX P., 1978 Pédologie. In: Atlas des D.O.M., la Guyane. Eds C.N.R.S.-ORSTOM, 3 p.

- BOALER S.B., 1963 The annual cycle of stem girth increment in trees of *Pterocarpus angolensis* D.C. at Kabungu TANGANYIKA. Commonwealth Forestry Review, vol. 42(3), n° 113, 232-236.
- BOERBOOM J.H.A., 1974 Succession studies in the humid tropical lowlands of Suriname. Proc. Int. Congress Ecology, The Hague, p. 343-347.
- BONETTI R., OLIVEIRA L.A. & MAGALHAES F.M.M., 1983 População de rhizobium ssp. e ocorrencia de micorriza V.A. em cultivos de essencias florestais. Pesq. agropec. bras., Brasilia, 10 s/n: 137-142.
- BOUCHON J., 1979 Structure des peuplements forestiers. Ann. Sci. For., 36(3), 175-209.
- BOULET R., 1978 Existence de systèmes à forte différenciation latérale en milieu ferralitique guyanais: un nouvel exemple de couverture pédologique en déséquilibre. Science du sol, Bulletin de l'A.F.E.S., 2: p75-82.
- BOULET R., BRUGIERE J.M. & HUMBEL F.X., 1979 Relation entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale: Conséquence agronomique d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. Science du sol, Bulletin de l'A.F.E.S., 1: 3-18.
- BOXMAN O., GRAAF N.R. (de), HENDRISON J., JONKERS W.B.J., POELS R.L.H., SCHMIDT P. & TJON LIM SANG R., 1985 Towards sustained timber production from tropical rain forests in Suriname. Neth. J. agric. Sci., 33: 125-132.
- BOYER M., CABUSSEL G. & PERROT Y., 1978 Climatologie. In: Atlas des D.O.M., la Guyane. Eds C.N.R.S.-ORSTOM, 5 p.
- BUDOWSKY G., 1965 Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional process. TURRIALBA, 15(1): 40-42.
- CATINOT R., 1965 Sylviculture tropicale en forêt dense africaine. Extrait de Bois et Forêt des Tropiques n°100, 101, 103, 104, 69 p.
- CATINOT R., 1970 Premières réflexions sur une possibilité d'explication physiologique des rythmes annuels d'accroissement chez les arbres de la forêt tropicale africaine. Bois et Forêts des Tropiques, 131: 3-36.
- CATINOT R., 1974 Le présent et l'avenir des forêts tropicales humides. Bois et Forêts des Tropiques, 154: 3-26.
- COLIN F., 1989 Ecophysiologie en forêt équatoriale. Contribution à la connaissance de *Goupia glabra*. Rapport thème l<sup>ère</sup> année I.C.F., ENGREF, Kourou, 37p. + annexes.
- CROW T.R., 1980 A rain forest chronicle: a 30 years record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. Biotropica, 12: 42-55.
- DAWKINS H.C., 1956 Rapid detection of aberrant girth increment of rain forest trees. Empire Forestry Review, 35(4): 448-454.

- DENSLOW J.S., 1980 a Gap partitioning among tropical rainforest trees. Biotropica, suppl. 12(2): 47-55.
- DENSLOW J.S., 1980 b Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. Oecologia, 46: 18-21.
- DETIENNE P., FOUQUET D. & PARANT B. (1990) Les bois guyanais, propiétés et utilisation. Bois et Forêts des Tropiques, 219: 125-143.
- DEVEZ G., 1932 Les plantes utiles et les bois industriels de la Guyane. Société d'Editions Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris, 91 p.
- DEVINEAU J.L., 1984 Structure et dynamique de quelques forêts tropophiles de l'Ouest africain (Côte d'Ivoire). Thèse d'état, Université de Paris VI, 294 p.
- DUBOIS J., 1978 Curso multinacional de capacitacao em sylvicultura e manejo de florestas amazônicas, Belterra. Curua Una. Memeogr., 128 p.
- DUCREY M., GUEHL J.M. & FINKELSTEIN D., 1983 Evolution comparée des microclimats en coupe rase, sous recrû naturel et sous forêt primaire. Le projet ECEREX (Guyane). Journées de Cayenne, 4-8 mars, GERDAT, INRA, MNHN, ORSTOM, p. 327-340
- DUCREY M. & LABBE P., 1985 Etude de la régénération naturelle contrôlée en forêt tropicale humide de Guadeloupe. I. Revue bibliographique, milieu naturel et élaboration d'un protocole expérimental. Ann. Sci. for., 42(3): 297-322.
- DUCREY M. & LABBE P., 1986 Etude de la régénération naturelle contrôlée en forêt tropicale humide de Guadeloupe. II. Installation et croissance des semis après les coupes d'ensemencement. Ann. Sci. For., 43(3): 299-326.
- DUFRENE E., 1989 Photosynthèse, consommation en eau et modélisation de la production chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thèse de l'Université de Paris XI, Orsay, 156 p. + annexes.
- EWEL J., 1971 Biomass changes in early tropical succession. Turrialba, 21(1): 110-112.
- EWEL J., 1980 Tropical succession : manifold routes to maturity. Biotropica, suppl. 12(2): 2-7.
- EWEL J., BENEDICT F., BERISH C. & BROWN B., 1982 Leaf area, light transmission, roots and leaf damage in nine tropical plant communities. Agro-Ecosystems, 7: 305-326.
- FOGGIE A., 1960 Natural regeneration in the humid tropical forest. Caribbean Forester, 21: 73-81.
- FOLSTER H., DE LAS SALAS G. & KHANNA P., 1976 A tropical evergreen forest site with perched water table, Magdalena Valley, Columbia. Biomass and bioelement inventory of primary and secondary vegetation. Oecol. Plant., 11(4): 297-320.

- FONTAINE M.R.G., GOMEZ-POMPA A. & LUDLOW B., 1979 Successions secondaires. In: Ecosystèmes forestiers tropicaux, UNESCO, 14: 233-251.
- FONTAINE R.G., 1986 L'aménagement des forêts tropicales humides. Unasylva, 154(38): 16-21.
- FORESTA H. (de), 1981 Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide. ARBOCEL. Guyane française. Th. 3ème cycle, U.S.T.L. Montpellier, 114 p.
- FORESTA H. (de), 1983 Hétérogénéité de la végétation pionnière en forêt tropicale humide : exemple d'une coupe papetière en forêt guyanaise. Oecol. Applic., 4(3): 221-235.
- FORESTA H. (de), CHARLES-DOMINIQUE P., ERARD C. & PREVOST M.F., 1984 Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 39: 369-400.
- FORESTA H. (de) & LESCURE J.P., 1990 Les formations secondaires. Bois et Forêts des Tropiques, 219: 61-68.
- FOX J.E.D., 1968 Defect, damage and wastage. Malayan Forester, 31(3): 157-164.
- FOX J.E.D., 1976 Constraints on the natural regeneration of tropical moist forest. Forest Ecol. Manage., 1: 37-65.
- GAZEL M., 1983 Croissance des arbres et productivité des peuplements en forêt dense équatoriale guyanaise. Multigraphie O.N.F., Cayenne, 302 p.
- GRAAF N.R. (de), 1986 A silvicultural system for natural regeneration of tropical rain forest in Suriname. Agricultural University, Wageningen, The Netherlands, 250 p.
- GRANVILLE J.J. (de), 1986 Distribucion de las palmas en Guyana francesa. IV. Congrese latino americano de botanica. Medellin, 28 p.
- GUIRAUD A. & SARRAILH J.M., 1980 Inventaire forestier réalisé sur les bassins de l'opération ECEREX. Rap. multigr. C.T.F.T. Kourou, 33 p.
- HALLE F. & OLDEMAN R.A.A., 1970 Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris, 178 p.
- HAY J.D., 1982 Estimativas da biomassa de individuos jovens de *Cecropia sciadophylla* (Moraceae). Acta amazonica, 12(1): 33-39.
- HLADIK A., 1982 Dynamique d'une forêt équatoriale africaine : mesure en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. Acta Oecologica, Oecol. Gener., 3(3): 373-392.
- HOLTHUIJZEN A.M.A. & BOERBOOM J.H.A., 1982 The *Cecropia* seedbank in the Suriname lowland rain forest. Biotropica, 14(1): 62-68.
- HOOK J., 1971 Les savanes guyanaises : Kourou. Mémoire ORSTOM n° 44, Paris, 251 p.

- HUMBEL F.X., 1978 Caractérisation par des mesures physiques, hydriques et d'enracinement, de sols de Guyane française à dynamique de l'eau superficielle. Science du sol, Bull. de l'A.F.E.S., 2: 83-94.
- JAFFRE T. & NAMUR C. (de), 1983 Evolution de la biomasse végétale épigée au cours de la succession secondaire dans le sud-ouest de la Côte d'Ivoire. Oecol. Plant., 4(18), 3: 259-272.
- JOHNS A.D., 1988 Effects of "selective" timber extraction on rain forest structure and composition and some consequences for frugivores and folivores. Biotropica, 20(1): 31-37.
- JONKERS W.B.J. & SCHMIDT P., 1984 Ecology and timber production in tropical rain forest in Suriname. Interciencia, 9(5): 290-297.
- JORDAN C.F. & FARNWORTH E.G., 1980 A rain forest Chronicle: Perpetuation of a myth. Biotropica, 12(3): 233-234.
- KAHN F. & CASTRO A. de, 1985 The palm community in a forest of central Amazonia, Brasil. Biotropica, 17: 210-216.
- KAHN F., 1980 Considérations pour un aménagement des stades de reconstitution de la forêt tropicale humide (Côte-d'Ivoire). Coll. IUFRO Salonique. p 461-475.
- KAHN F., 1982 La reconstitution de la forêt tropicale humide sud-ouest de la Côte d'Ivoire. Mémoire ORSTOM n° 97, Paris, 150 p.
- KLINGE H., 1985 Foliar nutrient levels of native tree species from central Amazonia. Campina. Amazoniana, 9(3): 281-295.
- KOZLOWSKI T.T., 1962 Photosynthesis, climate and tree growth. *In*: Kozlowski (Ed.), Tree growth, Ronald Press Compagny, New York, p. 149-164.
- KRAMER P.J., 1962 The role of water in tree growth. *In*: Kozlowski (Ed.), Tree growth, Ronald Press Compagny, New York, p. 171-182.
- KVET J. & MARSHALL J.K., 1971 Assessment of leaf area and other assimilating plant surfaces. *In*: Plant photosynthetic production. Manual of method. SESTAK Z., CATSKY J. & JARVIS P.G. (Eds), Junk, The Hague, p. 517-555.
- KWAN W.Y. & WHITMORE T.C., 1970 On the influence of soil properties on species distribution in a malayan lowland Dipterocarp rain forest. Malayan Forester, 33(1): 42-54.
- LACOSTE J.F., 1985 Effet d'un dégagement sélectif précoce sur la dynamique de croissance d'un recrû après coupe papetière : le bassin "D" ECEREX. Rapport ORSTOM Cayenne, 25 p.
- LACOSTE J.F. & ALEXANDRE D.Y., 1989 Secondary forest dynamics and management following paper pulp cutting in french Guiana. Interciencia, 14(6): 323-328.
- LANG G.E. & KNIGHT D.H., 1983 Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10 year period in a tropical moist forest. Ecology, 64(5): 1075-1080.

- LARPIN D., 1989 Evolution floristique et structurale d'un recrû forestier en Guyane française. Rev. Ecol. (Terre Vie), 44: 209-224.
- LEMEE G., 1960 Effets des caractères du sol sur la localisation de la végétation en zones équatoriale et tropicale humide. *In*: Sols et végétation des régions tropicales, UNESCO, p. 25-39.
- LEROUX M., 1983 Aménagement du recrû du bassin versant "D" à ECEREX. Rapport d'activités. Manuscrit ORSTOM, 27 p + fig., tab. et annexes.
- LESCURE J.P. & BOULET R., 1985 Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. Biotropica, 17(2): 155-164.
- LESCURE J.P., 1981 La végétation et la flore dans la région de la piste de S<sup>t</sup> Elie. Bull. de liaison ECEREX, n° 3 p. 4-24.
- LESCURE J.P., 1986 La reconstitution du couvert végétal après agriculture sur brulis chez les Wayampi du haut Oyapock (Guyane française). Thèse Université Paris VI, 142 p.
- LESCURE J.P., PUIG H., RIERA B., LECLERC D., BEEKMAN A. & BENETEAU A., 1983 La phytomasse épigée d'une forêt dense en Guyane française. Oecol. Gener., 4(3): 237-251.
- LESLIE A.J., 1987 Aspects économiques de l'aménagement des forêts tropicales. Unasylva, 155(39): 46-58.
- LIEBERMAN D. & LIEBERMAN M., 1987 Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). J. Trop. Ecol., 3: 347-358.
- LINDEMAN J.C. & MENNEGA A.M.W., 1963 -Bomenboek voor Suriname. Uitagve Dienst's Lands Bosbeheer Suriname, Parimaribo, Surimane, 312 p.
- LONGMAN K.A. & JENIK J., 1974 Tropical forest and its environment. Longman (Ed.), New-York, 196 p.
- LOWE R.G., 1971 Some effects of stand density on the growth of individual trees of several plantation species in Nigeria. Ph.D Thesis, University of Ibadan (Nigeria), 239 p.
- LUGO A.E., BROWN S. & CHAPMAN J., 1988 An analytical review of production rates and stemwood biomass of tropical forest plantations. For. Ecol. Manage., 23: 179-200.
- MANGENOT G., 1956 Recherche sur la végétation dans les régions tropicales humides de l'Afrique occidentale. *In*: Etude de la végétation tropicale. Actes du colloque de Kandy. UNESCO, p. 115-126.
- MEDINA E., 1984 Nutrient balance and physiological processes at the leaf level. In: Physiological ecology of plants of the wet tropics. MEDINA E., MOONEY H.A. & VAZQUEZ-YANES C. (Eds), The Hague, T:VS 12, p. 139-154.
- MITJA D. & HLADIK A., 1989 Aspects de la reconstitution de la végétation dans deux jachères en zone forestière africaine humide (Makokou, Gabon). Oecol. Gener., 10(1): 75-94.

- MUHAMMAD J.D., 1986 Problems and prospects in tropical rainforest management for sustained yield. Malaysian Forester, 46(4): 398-408.
- NAMUR C. (de), 1978 Quelques caractéristiques du développement d'un peuplement ligneux au cours d'une succession secondaire. Cah. ORSTOM, Sér. Biol., 13(3): 211-222.
- NAVARRO C., 1985 Produccion de biomassa de *Eucalyptus deglupta* en una plantacion de ocho anos en Turrialba, Costa Rica. Silvoenergia (Proyecto lena y fuentes alternas de energia, Turrialba, Costa Rica), n° 8, 4 p.
- NEGI J.D.S., BORA N.K.S., TANDON V.N. & THAPLIYAL H.D., 1984 Organic matter production in an age series of *Eucalyptus globulus* plantations in Tamil Nadu. Indian For., 110(8): 802-813.
- OLDEMAN R.A.A., 1974 L'architecture de la forêt guyanaise. Mémoire ORSTOM, n° 73, Paris, 204 p.
- PAGES L., 1985 Les taillis de robinier du Val de Loire, croissance, biomasse, régénération. Thèse Docteur ès Sciences, Université de Paris XI, Orsay, 74 p. + annexes.
- PARDE J. & BOUCHON J., 1988 Dendrométrie. ENGREF, Nancy, 328 p.
- POELS R.L.H., 1987 Soils, water and nutrients in a forest ecosystem in Suriname. Agricultural University. Wageningen, The Netherlands, 253 p.
- PONCY O., 1981 Le genre Inga (légumineuse, Mimosoideae) en Guyane française. Floristique, morphologie, principalement des formes juvéniles, écologie. Thèse 3e cycle, Université de Paris VI, 244 p.
- PREVOST M.F. & PUIG H., 1981 Accroissement diamétral des arbres en Guyane : observations sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. Adansonia, Sér. B, 2: 147-171.
- PREVOST M.F., 1981 Recrû de 3 ans après coupe de type papetier. Bulletin de liaison ECEREX, n°3, p 68-80.
- PREVOST M.F., 1982 Comportement de *Cecropia obtusa* et *Cecropia sciadophylla* dans les premiers stades de la régénération, piste de St Elie en Guyane. Bull. de liaison ECEREX n° 6, p. 231-250.
- PREVOST M.F., 1983 Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane française. Rev. Ecol. (Terre et Vie), 38(2): 121-145.
- PUIG H. & LESCURE J.P., 1981 Etude de la variabilité floristique dans la région de la piste de St Elie. Bull. de liaison ECEREX n° 3, p. 25-29.
- PUIG H. & PREVOST M.F., 1986 Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane. Mémoire du M.N.H.N., Série A, 132: 159-171.

- REICHT P.B. & BORCHERT R., 1984 Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol., 72: 61-74.
- RICHARDS P.W., 1952 The tropical rain forest. Camb. Univ. Press, 450p.
- RIERA B., 1983 Chablis et cicatrisation en forêt guyanaise. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Université Paul Sabatier, Toulouse, 165 p.
- ROCHE M.A., 1982 Evapotranspiration réelle de la forêt amazonienne en Guyane. Cah. ORSTOM, sér. Hydro., 19(1).
- ROLLET B., 1983 La régénération naturelle dans les trouées. Bois et Forêts des Tropiques, 201: 3-34.
- ROSE D. & SALAZAR R., 1983 Cuantificación de la producción de lena en un rodal de Gmelina arborea Roxb. en Hojancha-Guanacaste, Costa Rica, CATIE, Turrialba, 17 p.
- SABATIER D., 1983 Fructification et dissémination en forêt guyanaise : l'exemple de quelques espèces ligneuses. Dessins en annexe. Thèse de 3ème cycle, U.S.T.L., Montpellier, 338 p.
- SARRAILH J.M., 1984 Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais. Opération ECEREX : résumé des premiers résultats. Bois et Forêts des Tropiques, 206: 13-32.
- SCHMIDT R., 1987 Où en est l'aménagement des forêts tropicales humides. Unasylva, 156(39): 2-17.
- SCHULZ J.-P., 1960 Ecological studies on rain forest in northern Suriname. Verh. K. Ned. Akad. Wet, Amsterdam, 367 p.
- SIST P., 1988 Stratégies de régénération de quelques palmiers en forêt guyanaise (phénologie, dissémination, démographie) Thèse de l'Université de Paris VI, 297 p.
- SNEDECOR G.W. & COCHRAN W.G., 1957 Méthodes statistiques. A.C.T.A., Paris, 649 p.
- SWAINE M.D. & HALL J.B., 1983 Early succession on cleared forest land in Ghana. J. Ecol., 71: 601-627.
- SWAINE M.D., LIEBERMAN D. & PUTZ F.E., 1987 The dynamic of tree population in tropical forest: a review. J. Trop. Ecol., 3: 359-366.
- SYNNOTT T.J. & KEMP R.H., 1976 Choisir la meilleure méthode de régénération. Unasylva, 122-113 (28): 73-78 + p. 142.
- TAYLOR C.S., 1960 Synecology and sylviculture in Ghana. Th. Nelson & sons Eds. 418 p.
- THANG H.C., 1987 Forest management systems for tropical high forest, with special reference to Peninsular Malaysia. For. Ecol. Manage., 21: 3-20.
- THIEL J., 1983 Fiche de reconnaissance du Goupi. Bois et Forêt des Tropiques, 201: 48-49.

- UHL C. & JORDAN C.F., 1984 Succession and nutrient dynamics following forest cutting and burning in Amazonia. Ecology, 65(5): 1476-1490.
- UHL C., 1987 Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. J. Ecol., 75: 377-407.
- UHL C., & VIEIRA I.C.G., 1989 Ecological impacts of selective logging in the Brazilian Amazon: A case study from the Paragominas region of the state of Para. Biotropica, 21(2): 98-106.
- UHL C., BUSCHBACHER R. & SERRAO E.A.S., 1988 Abandoned pastures in eastern amazonia. I. Pattern of plant succession. J. Ecol., 76: 663-681.
- UNG C.C. & VEGIARD S., 1988 Problèmes d'inférence statistique reliés à la transformation logarithmique en régression. Can. J. For. Res., 18: 733-738.
- VAN STEENIS C.G.G.J.,1958 Rejunevation as a factor for judjing the status of vegetation types. The biological nomad theory. *In:* Study of tropical vegetation. Proc. Kandy symposium (CEYLON), p 212-215.
- VINK A.T., 1977 Suriname timbers. SURTIM, Paramaribo, 170 p.
- WHITMORE J.L., 1987 Les reboisements dans la zone tropicale d'Amérique latine : un programme de recherche. Unasylva, 156(39): 36-41.
- WHITMORE T.C., 1975 Tropical rain forest of the far east. Clarendon Press. Oxford, 282 p.
- WHITMORE T.C., 1983 Secondary succession from seed in tropical rain forests. Forestry Abstracts, 44(12): 767-779.
- WILLIS J.C., 1973 A dictionary of flowering plants and ferns. Cambridge University Press,  $8^e$  édition, 1245 p.
- WYATT-SMITH J., 1987 Problems and prospects for natural management of tropical moist forests. *In*: Natural management of tropical moist forests. MERGEN F. & VINCENT J.R. (Eds), Yale Sch. For. Env. Studies, New Haven (USA), p. 5-22.
- YEOM F.B.C., 1984 Les essences tropicales peu connues : quel est leur avenir ? Unasylva, 36(145): 2-16.
- ZWETSLOOT H., 1981 Forest succession on a deforested area in Suriname. Turrialba, 31(4): 369-379.

**ANNEXES** 

# ANNEXE 1

Composition floristique du Bassin "D" ECEREX avant l'exploitation forestière pour les arbres de  $\phi>20{\rm cm}$  (d'après GUIRAUD & SARRAIHL, 1980).

· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·			
Effectif	Nom scientifique	Famille	Nom commercial
1	Anacardium spruceanum	ANACARDIACEES	
5	Xylopia nitida	ANNONACEES	
1	Couma sp.	APOCYNACEES	
4		APOCYNACEES	
1	Jacaranda copaia	BIGNONIACEES	
1	Tabebuia serratifolia	BIGNONIACEES	Ebène verte
1	Eriotheca crassa	BOMBACACEES	
	Eriotheca globosa	BOMBACACEES	
4	(Protium sp.	BURSERACEES	
	(Trattinnickia sp.	BURSERACEES	
3	Tetragastris altissima	BURSERACEES	Sali
2	Dicorynia guianensis	CAESALPINIACEES	Angélique
29	Eperua falcata	CAESALPINIACEES	Wapa
2	(Swartzia polyphylla	CAESALPINIACEES	Bois corbeau
	(Swartzia remigifer	CAESALPINIACEES	Bois corbeau
4	Swartzia prouacensis	CAESALPINIACEES	Восо
1	Tachigalia paniculata	CAESALPINIACEES	
1	Vouacapoua americana	CAESALPINIACEES	Wacapou
1	(Cecropia obtusa	CECROPIACEES	Bois canon
	(Cecropia peltata	CECROPIACEES	Bois canon
1	Goupia glabra	CELASTRACEES	Goupi
2	Caraipa densifolia	CLUSIACEES	
1	Symphonia globulifera	CLUSIACEES	Manil
2	Tovomita choisyana	CLUSIACEES	
2	Licania minutiflora	CHRYSOBALANACEES	_ •
5	Licania sp.	CHRYSOBALANACEES	Gaulette
1	Diospyros guianensis	EBENACEES	
_	(Pera bicolor	EUPHORBIACEES	
9	Drypetes variabilis	EUPHORBIACEES	
3	Vantanea parviflora	HUMIRIACEES	
3	Dendrobangia boliviana	ICACINACEES	(1) dans dans
2	Nectandra grandis	LAURACEES	Cèdre jaune
1	Ocotea guianensis	LAURACEES	Cèdre gris
2 1	Countries	LAURACEES	Maha ataura
	Couratari sp.	LECYTHIDACEES	Maho cigare
13	Eschweilera amara	LECYTHIDACEES	Maho rouge
20	(Eschweilera corrugata	LECYTHIDACEES	Maho rouge
32	Eschweleira odora	LECYTHIDACEES LECYTHIDACEES	Maho noir
1	Gustavia hexapetala		
1	Antonia ovata	LOGANIACEES	
2	Mouriri acutifolia	MELASTOMATACEES	Corona
4	Carapa guianensis	MELIACEES	Carapa
1	Guarea spp.	MELIACEES	Accede from-
1	Enterolobium schomburgkii	MIMOSACEES	Acacia franc

	[Inga alba	MIMOSACEES	
1	Inga bourgoni	MIMOSACEES	
	(Inga coriacea	MIMOSACEES	
1	Inga rubiginosa	MIMOSACEES	Pois sucré
6	Inga spp.	MIMOSACEES	
1	Marmaroxylon racemosum	MIMOSACEES	Bois serpent
1	(Parkia nitida	MIMOSACEES	Dodomisinga
	(Parkia ulei	MIMOSACEES	
3	<i>Brosimum paraense</i>	MORACEES	Satiné rubané
4	Iryanthera sagotiana	MYRISTICACEES	
1	Iryanthera sp.	MYRISTICACEES	
3	Virola melinonii	MYRISTICACEES	Yayamadou
2	Calycolpus glaber	MYRTACEES	
	(Psidium guianense	MYRTACEES	
1	Myrcia spp.	MYRTACEES	
	(Andira coriacea	PAPILIONACEES	Saint Martin rouge
1	Andira inermis	PAPILIONACEES	Saint Martin rouge
	Ormosia sp.	PAPILIONACEES	Saint Martin rouge
3	Chimarrhis turbinata	RUBIACEES	Bois chapelle
2	Talisia squarrosa	SAPINDACEES	
1	Talisia sylvatica	SAPINDACEES	
7	Micropholis guianensis	SAPOTACEES	Balata blanc
2	Neopometia ptychandra	SAPOTACEES	Kimboto
5	Neopometia ptychandra	SAPOTACEES	Kouta bobi
5	(Podoluma benai	SAPOTACEES	
	Prieurella prieurii	SAPOTACEES	•
2	Pouteria melanopoda	SAPOTACEES	
3	Pouteria guianensis	SAPOTACEES	
2	(Sterculia excelsa	STERCULIACEES	
	Sterculia pruriens	STERCULIACEES	Kobé
2	Lueheopsis sp.	TILIACEES	
5	Qualea sp.	VOCHYSIACEES	Gonfolo
1	Vochysia spp.	VOCHYSIACEES	Kouali
1	Indéterminé		
3	Indéterminés		
5	Indéterminés		
2	Indéterminés		
ī	Indéterminé		
1	Indéterminé		
-			

## ANNEXE 2

Liste floristique des espèces observées dans le recrû du Bassin "D" à à 4,5 ans pour l'ensemble des deux traitements sylvicoles. La nomenclature est celle utilisée dans "AUBLET", la banque de données botaniques de l'ORSTOM à Cayenne.

L'existence de rémanents se traduit par la présence d'espèces de forêt primaire comportant néanmoins peu d'individus.

```
ANNONACEAE
     Annona sp
     sp1
     sp2
     Xylopia nitida Dunal
     Xylopia spl
     Xylopia sp2
     Xylopia sp3
ARALIACEAE
     Didymopanax morototoni (Aublet) Decaisne & Planchon
BIGNONIACEAE
   Jacaranda copaia (Aublet) D. Don
BORAGINACEAE
     Cordia sp
BURSERACEAE
   Protium aracouchini (Aublet) Marchand
   Protium araguense Cuatrecasas
   Protium subserratum (Engler) Engler
CAESALPINIACEAE
   Dicorynia guianensis Amshoff
   Eperua falcata Aublet
   Eperua grandiflora (Aublet) Bentham
     Inga spl
     Inga sp2
     Inga sp3
     Inga sp4
     Inga sp5
     Inga sp6
     Inga sp7
     Poecilanthe hostmanii.
   Sclerolobium guianense Bentham
   Sclerolobium melinonii Harms
     Vouacapoua americana Aublet
CECROPIACEAE
     Cecropia obtusa Trecul
     Cecropia sciadophylla Martius
     Pourouma sp
CELASTRACEAE
     Goupia glabra Aublet
CLUSIACEAE
     Moronobea coccinea Aublet
   Symphonia globulifera Linnaeus f.
   Vismia guianensis (Aublet) Choisy
     Vismia spl
CHRYSOBALANACEAE
```

Hirtella sp.

Parinari excelsa Sabine

```
Parinari sp
ELAEOCARPACEAE
   Sloanea eichleri K. Schumann
EUPHORBIACEAE
   Alchorneopsis floribunda (Bentham) Mueller-Argoviensis
     Alchorneopsis sp
     Hevea guianensis Aublet
FLACOURTIACEAE
     Casearia sp
   Laetia procera (Poeppig) Eichler
ICACINACEAE
   Emmotum fagifolium Desvaux ex Hamilton
LECYTHIDACEAE
   Eschweilera coriacea (A.P. De Candolle) Martius ex O.C. Berg
   Eschweilera grandiflora (Aublet) Sandwith
   Eschweilera micrantha (O.C. Berg) Miers
   Eschweilera sagotiana Miers
     Eschweilera sp.
   Lecythis poiteaui O.C. Berg
MELASTOMATACEAE
     Bellutia grossularioides (Linnaeus) Triana
     Loreya mespiloides Miquel
     Miconia fragilis Naudin
     Miconia sp
     Miconia tschudyoides Cogniaux
MELIACEAE
     Carapa guianensis Aublet
     Carapa sp.
MIMOSACEAE
     sp1
     sp2
MONIMIACEAE
   Siparuna decipiens (Tulasne) A. De Candolle
MORACEAE
     Bagassa tiliaefolia (Desvaux) R. Benoist
   Ficus nymphaeifolia P. Miller
     Ficus sp
MYRISTICACEAE
   Iryanthera sagotiana (Bentham) Warburg
     Virola michelii Heckel
RHIZOPHORACEAE
   Cassipourea guianensis Aublet
RUBIACEAE
     Isertia spiciformis de Candolle
   Palicourea guianensis Aublet
     sp1
SAPINDACEAE
     Talisia sp
SAPOTACEAE
   Pouteria brachyandra (Aubreville & Pellegrin) Pennington
   Pouteria guianensis Aublet
     Pouteria sp.
SOLANACEAE
     Solanum sp
STERCULIACEAE
     Sterculia sp
TILIACEAE
```

Apeiba sp

## VERBENACEAE

Aegiphila villosa (Aublet) J.F. Gmelin

Indéterminées: 145 individus ou espèces

ANNEXE 3

Coefficients du modèle de décroissance exponentielle des effectifs avec le temps pour les principales espèces étudiées dans les deux traitements sylvicoles (cf III.2.2.2).

	No	Ъ	r <sup>2</sup>
C. obtusa	67,39 <sup>***</sup>	0,734**	0,972
Traitement dégagé	1141,97 <b>****</b>	0,113****	0,999
Traitement témoin	1271,26****	0,201***	0,987
M. fragilis T. dégagé	260,06 <sup>****</sup>	0,252**	0,934
M. fragilis T. témoin	490,79****	0,327**	0,979
G. glabra T. dégagé	254,44 <b>****</b>	0,070**	0,980
G. glabra T. témoin	181,47 <b>****</b>	0,240**	0,994
L. procera	458,80****	0,154**	0,978

\*\*\*\* : $p<10^{-4}$  ; \*\*\* :  $p<10^{-3}$  ; \*\* :  $p<10^{-2}$ 

Annexe 4

Valeurs de la masse surfacique des feuilles des différentes espèces en fonction du gradient vertical, dans le recrû âgé de 7 ans.

Hauteur (m)	Goupî g/m²	Laetia g/m <sup>2</sup>	Miconia g/m <sup>2</sup>	C. obtusa g/m <sup>2</sup>	C. sciado g/m <sup>2</sup>	Autres sp g/m <sup>2</sup>
18					144.83	
17		118.72		113.88	132.57	110.83
16	117.35	105.42	79.38	96.75	142.49	100.71
15	102.45	96.81	75.75	101.27	119.54	91.67
14	95.92	86.02	73.49	93.28	116.39	85.14
13	73.58	79.81	68.83		110.82	74.07
12	62.74	64.79	62.46			63.33
11	45.89	52.98	56.12			59.72
10	45.07	51.53	49.68			56.12
9	47.79	54,23	50.80			54.15
8	46.20	58.44	48.14		•	52.25
7	44.42	47.72	46.31			52.75
6	41.88	48.05	43.61			54.15
5	43.32	42.25	42.12			66.99
4	41.38	41.79	42.2			67.08
3	38.47	37.26	42.06			64.37
2		3,,20	41.13			63
1						85