

17200 C1 (2e ca.)

ISBN 2-85653-133-4

MÉMOIRES
du
**MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE**

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME 132

Entretiens du Muséum

**VERTÉBRÉS ET FORÊTS TROPICALES HUMIDES
D'AFRIQUE ET D'AMÉRIQUE**

Paris, Décembre 1982



PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V*)

1986

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

C.C.P. : Paris 9062-62 Y

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895. Depuis 1979, divisé en 3 sections : A (Zoologie, Biologie et Écologie animales), B (Botanique, Biologie et Écologie végétales, Phytochimie), C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie). 4 livraisons par an.

Les grands Naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1935. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A (Zoologie); B (Botanique); C (Sciences de la Terre); D (Sciences physico-chimiques).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00135245-6 010 481, Paris

B26001

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A, Zoologie, Tome 132

ENTRETIENS DU MUSÉUM

VERTÉBRÉS ET FORÊTS TROPICALES HUMIDES



Paris, Décembre 1982

SOMMAIRE

I. CARACTÈRES GÉNÉRAUX ET RICHESSE SPÉCIFIQUE DE LA FLORE ET DE LA FAUNE	
HLADIK, A.—Données comparatives sur la richesse spécifique et les structures des peuplements des forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique	9
KAHN, F.—L'organisation comparée de deux forêts d'Amazonie brésilienne	19
JAEGER, P.—Sur la présence, dans la zone des savanes guinéennes, d'un lambeau relictuel de forêt dense humide. Contribution à la connaissance de la paléohistoire de la forêt dense ouest-africaine	25
AMIET, J. L.—La batrachofaune sylvicole d'un secteur forestier du Cameroun: la région de Yaoundé	29
LESCURE, J.—Les Amphibiens Anoures de la forêt guyanaise (région de Trois Sauts, Guyane française)	43
ÉRARD, Ch.—Richesse spécifique de deux peuplements d'oiseaux forestiers équatoriaux: une comparaison Gabon-Guyane	53
THIOLLAY, J. M.—Diversité spécifique et écologie comparée des Falconiformes de forêts tropicales sur trois continents	67
BROSSET, A.—Chiroptères Rhinolophoides de l'Ancien monde et Phyllostomatoides d'Amérique du Sud. Un exemple d'évolution divergente	79
GUILLOTIN, M. et DUPLANTIER, J. M.—Richesses comparées des peuplements de petits rongeurs forestiers en Guyane et au Gabon	85
 II. MÉCANISMES ADAPTATIVES	
<i>A) Structuration de l'espace</i>	
CABALLE, G.—Les peuplements de lianes ligneuses dans une forêt du Nord-Est du Gabon	91
GASC, J. P.—Le peuplement herpétologique d' <i>Astrocaryum paramaca</i> (Aracacées), un palmier important dans la structure de la forêt en Guyane française	97
RIERA, B.—A propos des chablis en forêt guyanaise. Piste de Saint Elie	109
<i>B) Sources et utilisation de l'énergie, relations trophiques et coadaptation</i>	
LE MAHO, Y.—Ecophysiologie des Homéothermes de la forêt tropicale humide: leur stratégie énergétique	115
ATRAMENTOWICZ, M.—Disponibilités trophiques et rythmes de reproduction chez trois Marsupiaux Didelphidés de Guyane	123
COOPER, H. M., CHARLES-DOMINIQUE, P. et VIENOT, F.—Signification de la coloration des fruits en fonction de la vision des vertébrés consommateurs	131
CHARLES-DOMINIQUE, P. et COOPER, H.—Frugivorie et transport des graines de <i>Cecropia</i> par les Chauves-souris en Guyane	145
<i>C) Rythmes de reproduction et de croissance, dynamique des populations chez les végétaux et les animaux</i>	
PUIG, H. et PRÉVOST, M. F.—Périodicité de l'accroissement chez quelques arbres de Guyane	159
SABATIER, D. et PUIG, H.—Phénologie et saisonnalité de la floraison et de la fructification en forêt dense guyanaise	173



ROUSTEAU, A. — Les plantules d'arbres forestiers de Guadeloupe: adaptations structurales et dimensionnelles	185
ALEXANDRE, D. Y. — Croissance et démographie des semis naturels en forêt de Taï (Côte d'Ivoire)	193
ROLLET, B. — Contribution à l'étude de la régénération naturelle d'une forêt des Andes vénézuéliennes. Dynamique des trouées et des sous-bois	201
MAURY-LECHON, G. et PONLY, O. — Dynamique forestière sur 6 hectares de forêt dense humide de Guyane française, à partir de quelques espèces de forêt primaire et de cicatrization	211
MAURY-LECHON, G., BETSCH, J. M. et BETSCH-PINOT, M. C. — Dynamiques comparées de la végétation et de la pédofaune dans un recré en zone forestière tropicale (Guyane française)	243
MELLENDEZ-HOWEL, L. M. — Les champignons dans la dégradation de la forêt primaire de l'Arataye (Guyane française). Introduction à la Biologie des genres <i>Cookema</i> Kunt. et <i>Phillipsia</i> Berk.	257
BLANC, P. — Alternance de cataphylles et de feuilles assimilatrices chez les <i>Araceae</i>	263
BROSSET, A. — Cycles de reproduction de Vertébrés des forêts équatoriales ouest-africaine et sud-américaine	273
CASTANET, J. et GASC, J. P. — Age individuel, longévité et cycle d'activité chez <i>Leposoma guianense</i> , microteilié de litière de l'écosystème forestier guyanais	281
III. LES FORÊTS TROPICALES ET L'HOMME	
BARRAU, J. — Les Hommes et les forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique	289
BAHUCHET, S. — Linéaments d'une histoire humaine de la forêt du bassin congolais	297
GRENAND, P. — Histoire et milieu: quelques remarques sur les différents types d'insertion de l'homme dans le milieu en Guyane	317
FONTAINE, R. G. — Politique, développement et aménagement forestiers dans les forêts tropicales humides	323

AVANT-PROPOS

Depuis plus d'une vingtaine d'années, des chercheurs français appartenant à diverses institutions, CNRS, ORSTOM, universités et Muséum avant tout, s'intéressent à l'écologie des forêts tropicales humides d'Afrique, d'Amérique du Sud et du sud-est asiatique. Ces travaux coordonnés eurent d'abord pour théâtre le Gabon vers lequel le Professeur Pierre-P. Grassé dépêcha des missions dès 1962. Le CNRS y implanta ensuite une station biologique à Makokou, reprise depuis par les autorités gabonaises. Les recherches entreprises dans cette forêt ont mené à des résultats fort originaux dans le domaine de l'écologie forestière tropicale.

Plus tard, en 1977, le Muséum décida de consacrer dans le cadre de ses actions spécifiques une partie de ses activités à la Guyane, en étroite collaboration avec le centre ORSTOM de Cayenne. Après quelques campagnes de prospection, ses chercheurs choisirent de concentrer leurs efforts sur une zone demeurée en pratique à l'abri de toute influence humaine, située au sud-ouest de Régina et traversée par l'Arataye, un affluent de l'Approuague. Le terrain d'étude où aucun prélèvement n'est autorisé a été soigneusement reconnu et doté d'un discret réseau de layons. Il a donné lieu à des inventaires de plus en plus précis du couvert végétal et des principaux peuplements animaux, ainsi qu'à des études de la dynamique forestière. Les premiers résultats ont fait l'objet de plusieurs dizaines de publications, monographies biologiques et écologiques, et travaux de synécologie portant sur les rapports animaux-végétaux.

Ce programme de recherches coordonnées a été complété par de nombreux autres travaux, menés notamment dans un autre district de la Guyane où à l'instigation de la DGRST est étudiée la régénération forestière après déboisement. Il s'appuie, il va sans dire, sur l'acquis des études entreprises depuis longtemps au sein des forêts ombrophiles par les chercheurs français et étrangers.

La comparaison des mécanismes écologiques au sein de milieux à première vue identiques en Afrique et en Amérique a montré à la fois d'évidentes similitudes et des différences manifestes. Il est très stimulant de les mesurer et d'en déterminer les causes.

Ces recherches revêtent une grande importance en biologie fondamentale, car elles conduisent à une meilleure compréhension du fonctionnement de l'écosystème le plus complexe au monde. Elles devront aussi servir de base à tout programme de développement et d'exploitation raisonnable des forêts tropicales humides, un capital biologique inestimable et gravement menacé au moment où ces forêts régressent chaque année d'une surface égale à celle de la Grande-Bretagne.

Le Muséum a estimé que le temps était venu de réunir ceux qui ont participé aux études entreprises sur le terrain au cours des dernières décennies, de manière à faire le point des travaux réalisés, de confronter les vues de chercheurs relevant de multiples disciplines et de dégager quelques orientations quant aux programmes futurs.

Ce colloque, qui prend place parmi les *Entretiens du Muséum*, a pour objet les relations réciproques des vertébrés et des forêts humides des tropiques de l'Ancien et du Nouveau Monde. Les invertébrés n'ont toutefois pas été absents des discussions, car ils fournissent d'utiles points de comparaison.

Ce volume des *Mémoires du Muséum* rassemble les contributions présentées au cours de la réunion. Bien que ne couvrant pas tous les aspects des travaux des chercheurs français, ces articles n'en sont pas moins représentatifs de leurs efforts concertés. Ils témoignent de l'ampleur des résultats acquis grâce à eux.

En terminant, je veux remercier la Direction des relations universitaires internationales pour l'aide qu'elle a bien voulu accorder en vue de l'organisation de ce colloque.

Je tiens aussi à féliciter tous les chercheurs qui ont œuvré au milieu des forêts denses des tropiques dans les conditions difficiles inhérentes à la nature même du milieu, et plus particulièrement ceux qui ont participé à cette réunion et rédigé des contributions originales, précisant les conclusions de leurs travaux antérieurs et tenant compte de résultats inédits.

Jean-Pierre Gasc a bien voulu se charger de l'organisation du colloque et en assurer le bon déroulement avant de collationner les manuscrits et de préparer leur publication. Le Muséum et les tropicalistes lui doivent une juste reconnaissance.

Je souhaite que d'ici à peu d'années un colloque similaire réunisse une fois de plus ceux qui travaillent dans ce milieu si attachant pour le biologiste, de manière à porter plus loin leur réflexion et susciter de nouvelles vocations.

Jean DORST



DONNÉES COMPARATIVES SUR LA RICHESSE SPÉCIFIQUE ET LES STRUCTURES DES PEUPELEMENTS DES FORÊTS TROPICALES D'AFRIQUE ET D'AMÉRIQUE

Annette HLADIK

Laboratoire d'Ecologie Tropicale, C.N.R.S., Muséum National d'Histoire Naturelle, 4 avenue du Petit Château,
91800 BRUNOY.

SUMMARY

Comparisons of species diversity and total basal area were made between African and American rain forests based on the method of different sized sample plots. Similarities were observed for species diversity and for the high proportion of Caesalpinaceae in both continents. Although many differences exist at both family and species levels, further detailed taxonomic studies would be necessary to determine the degree of ecological divergence that has occurred since the separation of both continental plates.

L'idée généralement admise chez beaucoup de tropicalistes que la flore tropicale forestière africaine est plus pauvre que la flore américaine semble être basée sur des comparaisons trop arbitraires. Les flores régionales sont loin d'être toutes connues, et, en particulier pour l'Afrique, RICHARDS (1973) dans son article: Africa the «odd man out», se réfère uniquement à «The Flora of West Tropical Africa» en insistant sur le fait que beaucoup d'espèces de l'Afrique de l'Ouest se retrouvent au Cameroun et même au Congo. Il n'en existe pas moins beaucoup d'endémiques d'Afrique Centrale.

Il nous a donc semblé nécessaire d'affiner les méthodes de comparaisons. Dans la présente mise au point, nous nous appuyerons en particulier sur les connaissances des différentes stations de terrain où les tentatives d'analyse du fonctionnement de l'écosystème ont amené les chercheurs à établir des inventaires très complets des populations animales et végétales. Trois approches comparatives sont proposées afin d'analyser les données disponibles selon les critères de fréquence individuelle, de biomasse et de fréquence spécifique.

I. — NOMBRE D'ESPÈCES PAR UNITÉ DE SURFACE

1. — L'ensemble des espèces sur un échantillon de petite surface: 1000 m²

L'inventaire des espèces sur une surface-échantillon de forêt dense nécessite un travail considérable si l'on veut inclure dans l'analyse les plantes de petit diamètre, difficiles à identifier. Les échantillons analysés en détail restent donc toujours de taille modeste et peu d'études ont été réalisées dans ce domaine où il n'est pas possible d'obtenir des résultats à caractère statistique.

Cependant, le choix d'un diamètre minimum de 2,5 cm (1 pouce) qui permet d'inclure les lianes à côté des populations d'arbres en régénération, est nécessaire pour ne pas omettre un grand nombre d'espèces qui



n'atteignent jamais les diamètres inférieurs choisis dans les relevés des forestiers (en général 20 cm minimum).

Les travaux de GENTRY (sous presse et comm. pers.; Tabl. I) ont permis de mettre en évidence, par cette technique d'étude détaillée de petites parcelles (1000 m²), une similitude assez remarquable entre certaines forêts denses d'Amérique et la forêt du Nord-Est du Gabon. Les résultats de détail sur les proportions d'arbres et de lianes de ces échantillons seront discutés plus loin.

TABLEAU I. — Nombre d'espèces en forêt dense, arbres, arbustes et lianes de diamètre supérieur ou égal à 2,5 cm (d'après GENTRY, 1982 et comm. pers.)

AFRIQUE	GABON, MAKOKOU	135 / 1000 m ²
		117 / 1000 m ²
AMERIQUE	BRÉSIL, MANAUS	110 / 1000 m ²
		ÉQUATEUR, RIO PALENQUE
	PANAMA, PIPELINE ROAD	167 / 1000 m ²

TABLEAU II — Nombre d'espèces d'arbres de diamètre supérieur ou égal à 5 cm, en forêt dense.

AFRIQUE	GABON, MAKOKOU	92 / 0,4 HA
	(HLADIK)	
AMERIQUE	GUYANE, PISTE DE ST ELIE	101 / 0,5 HA
	(PUIG)	145 / 1 HA
		192 / 2 HA

2. — *Espèces arborescentes inventoriées sur des échantillons de plus grande surface*

Plus la surface des parcelles que l'on veut inventorier sera grande, plus l'on sera obligé de choisir un diamètre minimum élevé: c'est une question de faisabilité en fonction du temps nécessaire à l'identification de tous les individus. Ainsi sur 1000 m², GENTRY rencontre entre 300 et 400 individus de diamètre supérieur à 2,5 cm et l'on trouve approximativement le même nombre de plantes sur une surface de 0,5 hectare (5000 m²) avec 5 cm de diamètre minimum.

2.1. — Le diamètre minimum choisi est de 5 cm

Dans ce cas, une étude comparative incluant les lianes, caractérisées par la faible dimension de la tige ne peut plus être retenue. Nous comparerons donc nos résultats concernant uniquement les formes arborescentes de la station de recherches en Ecologie (I.R.E.T.) de M'passa, près de Makokou avec ceux de PUIG (comm. pers.) obtenus en Guyane sur les parcelles des bassins versants de la Piste de St. Elie (Tableau II). L'interprétation des différences observées doit se faire avec prudence car ces résultats peuvent dépendre de la forme des relevés en fonction de la disposition spatiale des différentes espèces. Cependant, pour des surfaces de taille comparable, le nombre d'espèces arborescentes reste du même ordre de grandeur dans les deux cas: respectivement 92 sur 4000 m² au Gabon et 101 sur 5000 m² en Guyane.

Sur des relevés de plus grande dimension (1 et 2 hectares) en Guyane, le nombre d'espèces est évidemment plus élevé; les données de la station de M'Passa étant en cours d'exploitation (CABALLÉ, comm. pers.), la comparaison ne peut se faire à cette échelle.

2.2. — Le diamètre minimum choisi est de 30 cm

Si un diamètre encore plus grand est choisi (30 cm), toutes les espèces d'arbustes et de petits arbres sont éliminées des relevés. A surface égale, le nombre d'individus est plus petit et un plus grand nombre de parcelles peuvent donc être étudiées (Tableau III).

Le nombre d'espèces d'arbres grands et moyens par hectare dépasse 40 à la station de M'passa et atteint même 50 à Bélinga (station d'altitude à environ 800 m, à 100 km au Nord-Est de Makokou; LE THOMAS, 1967). En Côte d'Ivoire, AUBRÉVILLE (1938) cite un nombre d'espèces de 35 dans la forêt de Massa Mé bien que l'étude porte sur une superficie plus grande (1,4 ha); dans la forêt de Taï, VOOREN donne le chiffre de 30 espèces par hectare, pour un diamètre minimum légèrement supérieur (32 cm).

A la station de recherches du Smithsonian Tropical Research Institute de Barro Colorado (Panama), où les relevés ont été faits sur des hectares-blocs (100 × 100 m), le nombre d'espèces arborescentes varie de 26 à 38 selon les 5 hectares inventoriés (THORINGTON, 1975 et THORINGTON *et al.*, 1983). Ces chiffres sont assez bas et proches de ceux obtenus en Afrique de l'Ouest, à des latitudes très voisines. Insistons encore sur le fait que ces comparaisons reposent sur des données obtenues sur des parcelles de formes différentes selon les auteurs.

3. — Espèces arborescentes inventoriées sur des grandes surfaces avec des informateurs locaux

Nous utilisons à titre de données complémentaires, les relevés effectués sur des unités de grande surface, de l'ordre de 50 hectares, par des forestiers qui travaillent avec des informateurs locaux pour obtenir des inventaires à l'échelle régionale. Ces relevés sont généralement réalisés avec un diamètre inférieur minimum de 20 cm.

TABLEAU III. — Nombre d'espèces d'arbres de diamètre supérieur ou égal à 30 cm en forêt dense.

AFRIQUE	GABON, BÉLINGA (LE THOMAS)	50 / 1 HA
	MAKOKOU (HLADIK)	41 / 0.9 HA
	" "	43 / 1 HA
AMÉRIQUE	PANAMA, BARRO COLORADO	26 / 1 HA
	" (THORINGTON)	29 / 1 HA
	"	33 / 1 HA
	"	34 / 1 HA
	"	38 / 1 HA

Le Nord-Est du Gabon a fait l'objet d'un tel sondage à raison de 20 unités de relevés. Les fiches de base avec les noms vernaculaires n'ont pas pu être retrouvées et nous reproduisons les données telles qu'elles sont présentées (Anon., C.T.F.T., 1974).

Pour la Guyane, les relevés C.T.F.T. effectués selon les mêmes normes ont pu être étudiés en détail par LESCLURE (1981). Les identifications botaniques ont été affinées en fonction d'une connaissance plus précise du terrain. Il est bien entendu que les chiffres du tableau IV sont donnés à titre indicatif, et vraisemblablement par défaut.

Lorsque la surface des relevés est plus grande, il semblerait que le nombre d'espèces arborescentes de taille supérieure à 20 cm de diamètre soit un peu plus grand en Guyane qu'au Gabon; mais cette différence pourrait être attribuée à la méthode d'identification sur le terrain. Par contre, si l'on ne considère que les très gros arbres de diamètre supérieur à 60 cm, le nombre d'espèces semble plus important en Afrique.

TABLEAU IV. — Nombre d'espèces d'arbres sur de grandes surfaces en forêt dense.
(+) nombre vraisemblablement par défaut.

		SURFACE	diamètre > 20 cm	diamètre > 60 cm
AFRIQUE	GABON, (CTFT)			
	50 Km Nord Makouou	39,8 HA	95 ⁺	74
	25 Km Sud M.	40,9 HA	101 ⁺	81
	100 Km Nord M.	41,9 HA	113 ⁺	91
	25 Km Est M.	40,6 HA	120 ⁺	90
AMERIQUE	GUYANE, (CTFT & LESCURE)			
	Piste St Elie	40,8 HA	144 ⁺	75
	PANAMA (THORINGTON)			
	Barro Colorado	5 HA	105	35

Dans le tableau IV, nous avons ajouté, à titre indicatif, les résultats du relevé effectué à Barro Colorado sur une surface de 5 hectares où tous les individus supérieurs à 20 cm de diamètre ont été identifiés en toute certitude. Sur cet échantillon de petite taille, il apparaît beaucoup plus d'espèces que sur les relevés des forestiers. Par contre, le nombre d'arbres de grande taille est très faible, ce qui pourrait être dû au caractère particulier de cette forêt mise en réserve depuis 70 ans seulement.

II. — BIOMASSE RELATIVE DES FAMILLES ET DES FORMES BIOLOGIQUES

Nous pouvons nous interroger plus précisément sur les ressemblances ou les différences entre les flores d'Afrique et d'Amérique en tenant compte non seulement du nombre d'espèces en présence mais aussi de leurs affinités par genre et par famille. Diverses mises au point récentes ont été faites à ce sujet, partant des points de vue phytogéographique et de l'évolution géologique à l'échelle des continents (voir notamment l'ouvrage collectif de l'U.N.E.S.C.O., 1979 «Ecosystèmes forestiers tropicaux» avec les articles de LIVINGSTONE, de LETOUZEY...). Les données palynologiques récentes tendent à montrer qu'il y a eu de grandes fluctuations dans la superficie des terres recouvertes par les forêts denses humides, aussi bien dans le Nouveau Monde que sur l'Ancien Continent. Ces contraintes périodiques ont certainement entraîné de part et d'autre de l'Océan Atlantique une dérive évolutive que traduisent les différences actuellement observables.

On ne compte que 108 espèces tropicales natives à la fois d'Afrique et d'Amérique, ainsi que 111 genres communs (THORNE, 1973); mais des révisions monographiques plus nombreuses qui s'appuieraient sur les données paléogéographiques, seraient fort utiles pour regrouper certaines espèces ou certains genres. Inversement, des espèces arborescentes communes comme *Carapa procera* D. C. (Meliaceae), *Symphonia globulifera* L. (Guttiferae) ou *Parinari excelsa* Sabine (Chrysobalanaceae) demanderaient à être mieux connues. L'étude des phénomènes de spéciation en forêts tropicales comme ailleurs, nécessite parfois une connaissance approfondie de la biologie des plantes, de leurs cycles et de leur mode de reproduction (HLADIK, 1966 et 1970; HLADIK et HALLÉ, 1979) ainsi que de leur mode de dissémination (HLADIK et HLADIK, 1967 et 1969).

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'analyse de la structure totale d'un peuplement végétal peut se faire essentiellement au niveau des familles. Nous avons retenu comme critère de comparaison, la surface terrière totale par famille, c'est-à-dire la somme de toutes les surfaces de base des troncs (calculées à partir de la mesure de la circonférence, à hauteur de poitrine). Ce paramètre est relativement proche de la biomasse totale des individus, même s'il ne tient pas compte ni de la hauteur des arbres ni de leur densité très variable selon les espèces (JORDAN et FARNWORTH, 1980). Il est de loin préférable au seul critère « nombre d'individus par unité de surface ».

Pour notre comparaison (Tableau V), nous utilisons deux relevés C.T.F.T. dans lesquels on remarque la grande similitude des surfaces terrières totales, respectivement 23,3 m²/ha au Gabon (25 km à l'Est de Makokou) et 21,7 m²/ha en Guyane (Piste de St. Elie).

Il apparaît également une grande similitude à propos d'une famille dominante: les Légumineuses-Caesalpinieaceae représentent environ 1/3 de la surface terrière totale aussi bien en Guyane qu'au Gabon. Les forêts africaines ont souvent été décrites comme « forêts à Légumineuses » (AUBRÉVILLE, 1967) par opposition aux forêts asiatiques « à Dipterocarpaceae ».

TABLEAU V. — Importance relative des familles en surface terrière, d'après des relevés C.T.F.T. (arbres de diamètre supérieur ou égal à 20 cm).

AFRIQUE			AMÉRIQUE		
GABON, 25 Km Est de Makokou			GUYANE, Piste St Elie		
Surface terrière totale: 23,3 m ² /ha			Surface terrière totale: 21,7 m ² /ha		
	Surface terrière (m ² /ha)	Pourcentage cumulé		Surface terrière (m ² /ha)	Pourcentage cumulé
CAESALPINIACEAE	8,2	35 %	CAESALPINIACEAE	7,0	32 %
MYRISTICACEAE	3,5	50 %	LECYTHIDACEAE	4,5	53 %
BURSERACEAE	2,3	60 %	CHRYSOBALANACEAE	2,4	64 %
MIMOSACEAE	1,5	66 %	SAPOTACEAE	2,4	75 %
EUPHORBIACEAE	1,5	69 %	CLUSIACEAE	0,8	79 %
LECYTHIDACEAE	1,0	73 %	MIMOSACEAE	0,6	81 %
ANNONACEAE	1,0	77 %	BURSERACEAE	0,5	84 %
ULMACEAE	0,8	80 %	CELASTRACEAE	0,5	86 %
PANDACEAE	0,5	83 %	LAURACEAE	0,5	88 %
IRVINGIACEAE	0,5	85 %	PAPILIONACEAE	0,4	90 %
MELIACEAE	0,3	86 %			
SAPOTACEAE	0,3	88 %			

Le pourcentage total des Légumineuses (Caesalpinieaceae + Mimosaceae + Papilionaceae) est en Afrique un peu plus élevé qu'en Amérique (42 % contre 38 %). Par contre, en Amérique, une fraction importante de la biomasse est représentée par des familles particulières comme les Lecythidaceae et les Chrysobalanaceae (dont

le pourcentage cumulé avec les *Caesalpiniaceae* atteint 64 %). Ces familles ne sont pas exclusivement américaines mais seules quelques espèces se retrouvent en Afrique, par exemple une seule espèce de *Lecythidaceae*: *Petersianthus macrocarpus* (P. Beauv.) Liben, alors que les *Clusiaceae*, plantes parasites, sont typiquement américaines et les *Irvingiaceae* typiquement africaines, etc..

Les palmiers caractéristiques des forêts américaines ne sont pas inclus dans ces relevés, leur tige n'étant pas «un tronc» au sens forestier du terme. Leur abondance dans les forêts du Nouveau Monde contribue pourtant à l'aspect particulier, plus ouvert, de la voûte.

D'autres plantes, enfin, lianes et épiphytes ne sont pas inventoriées dans ces parcelles et seules des mesures de la biomasse totale permettent d'appréhender l'importance relative des diverses formes biologiques. Ce type d'analyse a été réalisé en Guyane (LESCURE *et al.*, 1982) mais n'a pas son équivalent en Afrique.

Au Gabon, une estimation de la production forestière a été obtenue par mesure de la chute de litière, en pesant séparément les feuilles de chaque espèce. Nous avons ainsi mis en évidence une production importante de lianes: 36 % au minimum par rapport à 59 % de feuilles d'arbres identifiées (HLADIK, 1974 et 1978).

Des données comparatives sur les fréquences des différentes formes biologiques sont fournies par les relevés détaillés de GENTRY que nous avons cités plus haut. Le pourcentage d'individus de lianes par rapport au nombre total de tiges (supérieures à 2,5 cm de diamètre) pour la seule station africaine de Makokou est en général plus élevé que dans les autres stations d'Amérique (Tableau VI). Cette richesse relative des lianes a été proposée comme une explication à la fréquence respective des Vertébrés arboricoles planeurs et à queque préhensile adaptés aux forêts d'Amérique et d'Afrique (EMMONS et GENTRY, 1983).

Dans ce domaine des comparaisons entre les formes végétales disponibles et les fréquences relatives des divers groupes zoologiques, nous manquons encore de données de base. La mise au point de BAKER (1973) à propos des animaux pollinisateurs des fleurs de la canopée montre bien que des observations précises sont nécessaires pour vérifier les dogmes établis à la hâte: par exemple, la théorie des fleurs nocturnes à odeur douce pour les papillons opposées aux fleurs nocturnes à odeur forte pour les chauves-souris pour laquelle il existe de nombreuses exceptions. Depuis quelques années, les séjours prolongés des botanistes et des zoologistes dans les stations de terrain permanentes tendent à combler les lacunes dans ce domaine de recherches interdisciplinaires.

TABLEAU VI. — Proportions relatives en nombre d'individus des arbres et des lianes en forêt dense sur des relevés de 1000 m² (d'après GENTRY sous presse et comm. pers.).

		TOTAL (ARBRES + LIANES)	LIANES
AFRIQUE	GABON, MAKOKOU	337	97 (29 %)
	" "	322	78 (24 %)
AMERIQUE	ÉQUATEUR, JANNECHE	435	123 (28 %)
	BRÉSIL, MANAUS	331	30 (9 %)
	ÉQUATEUR, RIO PALENGUE	306	63 (20 %)
	PANAMA, PIPELINE ROAD	393	67 (17 %)

III. — UTILISATION DES FLORES DÉTAILLÉES DES STATIONS DE RECHERCHES EN ÉCOLOGIE

Les inventaires floristiques sont nécessaires pour connaître l'ensemble de l'écosystème dans toute sa complexité. L'exemple type est la flore de Barro Colorado, île de 14,8 km², isolée depuis 1917 dans le Canal de Panama. Grâce aux missions successives de botanistes sur ce terrain, une flore plus complète que celle de STANDLEY (1933) a pu être éditée (CROAT, 1978) incluant 1316 espèces natives.

Nous présentons dans le tableau VII, les résultats tirés de cette flore locale sur la composition relative en espèces des formes biologiques de biomasse importante: 211 espèces d'arbres grands et moyens (plus hauts que 10 m); 247 espèces d'arbres petits et d'arbustes; et 171 espèces de lianes.

Dans les autres stations de recherches en Ecologie, le travail d'inventaire floristique est en cours depuis une

TABLEAU VII. — Comparaison de la richesse spécifique dans les flores locales.

	AFRIQUE	AMÉRIQUE
	STATION DE MAKOKOU	ILE DE BARRO COLORADO
TOTAL DES ESPÈCES	(1)	1.316 ⁽²⁾
ARBRES GRANDS ET MOYENS	210	211
ARBRES PETITS ET ARBUSTES	262	247
LIANES	228	171

(1) Le travail est en cours pour l'ensemble du Nord-Est du Gabon; 1.233 espèces sont publiées à ce jour.

(2) Flore complète sur 14,8 Km² (CROAT).

date beaucoup plus récente. Au Gabon, la publication des listes successives (HALLÉ, 1964 et 1965; HALLÉ et LE THOMAS, 1967 et 1970; HLADIK et HALLÉ, 1973; FLORENCE et HLADIK, 1980 et 7^e liste à paraître) porte le nombre d'espèces de la région Nord-Est à 1233. Certains groupes difficiles sont encore en attente d'identification, mais à l'échelle de cette région du Gabon, après de nouvelles récoltes, il est probable que l'on puisse trouver environ 4000 espèces. Pour nous limiter à la station de M'passa, sur un territoire de l'ordre de quelques kilomètres carrés, nous pouvons dénombrer, sans que toutes les espèces soient nécessairement nommées: 210 espèces d'arbres grands et moyens; 262 espèces d'arbres petits et d'arbustes; et 228 espèces de lianes (Tableau VII). Ces chiffres n'ont qu'une valeur comparative très approximative par rapport à ceux de Barro Colorado établis sur un territoire de superficie connue. Ils confirment néanmoins sur une échelle plus vaste la plus grande richesse de la forêt gabonaise en forme lianescentes observée par GENTRY sur ses parcelles-échantillons.

IV. — CONCLUSION

En première approximation (HLADIK, 1978), nous avons entrevu une certaine similitude de la richesse spécifique des forêts américaines et africaines, d'après le seul échantillon de ROLLET (1969) dénombant 68 espèces de grands arbres (diamètre supérieur à 60 cm) sur 16 hectares en Guyane vénézuélienne, comparé à une estimation de 60 espèces sur 20 hectares à Makokou.

Les comparaisons effectuées à différentes échelles confirment bien cette similitude du nombre d'espèces arborescentes sur les deux continents, avec des valeurs relatives pouvant varier selon les diamètres minimum considérés. De même sur le plan floristique, les données rassemblées ci-dessus indiquent qu'une forte proportion des espèces (environ 1/3) sont des Légumineuses-Caesalpinieaceae aussi bien en Afrique qu'en Amérique. Néanmoins des différences essentielles apparaissent tant au niveau des familles qu'à l'échelle des espèces; mais seules des révisions systématiques permettraient de les préciser.

Un autre niveau de comparaison sur l'étude des formes biologiques, et plus précisément sur la place de chaque espèce dans l'écosystème, permettrait par des analogies de formes ou de fonction de quantifier les divergences qui ont pu se produire depuis la séparation des deux plaques continentales.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE (A. M. A.), 1938. — La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sc. Paris*, 9, 1-245.
- 1967. — La forêt primaire des montagnes de Bélinga. *Biol. Gabon*, 3, 95-108.
- ALON, 1974. — Développement forestier Gabon. Pré-inventaire. Rapport technique n° 18, F.A.O.-C.T.F.T., Nogent s/Seine et Libreville.
- BAKER (H. G.), 1973. — Evolutionary relationships between flowering plants and animals in American and African tropical forests. In *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America — A comparative Review*. MEGGERS, B. J., AYENSU, E. S. and DUCKWORTH, W. D. eds. Smithsonian Instit. Press, Washington, 145-159.
- CROAT (T. B.), 1978. — Flora of Barro Colorado Island. Stanford Univ. Press, California, 943 pp.
- EMMONS (L. H.) and GENTRY (A. H.), 1983. — Topical forest structure and the distribution of gliding and prehensile tailed vertebrates. *Amer. Nat.*, 121, 513-524.
- FLORENCE (J.) et HLADIK (A.), 1980. — Catalogue des phanérogames du Nord-Est du Gabon (sixième liste). *Adansonia*, sér. 2, 20, 235-253.
- GENTRY (A. H.), 1982. — Patterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.*, 15, 1-84.
- sous presse. — Lianas and the paradox of contrasting latitudinal gradients in wood and litter production.
- HALLE (N.), 1964. — Première liste des Phanérogames et de Ptéridophytes des environs de Makokou, Kemboma et Bélinga. *Biol. Gabon*, 1, 41-46.
- 1965. — Seconde liste de Phanérogames et Ptéridophytes du N.E. du Gabon (Makokou, Bélinga et Mékambo). *Biol. Gabon*, 1, 337-344.
- HALLÉ (N.) et LE THOMAS (A.), 1967. — Troisième liste de Phanérogames du N.E. du Gabon. *Biol. Gabon*, 3, 113-120.
- 1970. — Quatrième liste de Phanérogames et Ptéridophytes du N.E. du Gabon (Bassin de l'Ivindo). *Biol. Gabon*, 6, 131-138.
- HLADIK (A.), 1966. — Observations sur le gynodioécie de quelques espèces du genre *Thymus* dans le Bassin parisien. D.E.S. Ecologie Végétale, Orsay.
- 1970. — Contribution à l'étude biologique d'une Araliaceae d'Amérique tropicale: *Didymopanax morototoni*. *Adansonia*, sér. 2 (10), 383-407.

1974. — Importance des lianes dans la production foliaire de la forêt équatoriale du Nord-Est du Gabon. *C.R. de l'Acad. Sc. Paris*, 278, 2527-2530.
- 1978. — Phenology of leaf production in a rain forest of Gabon: distribution and composition of food for folivores. In «The Ecology of Arboreal Folivores». G. G. MONTGOMERY ed., Smithsonian Instit. Press, Washington, 51-71.
- HLADIK (A.) et HALLÉ (N.), 1973. — Catalogue des Phanérogames du Nord-Est du Gabon (cinquième liste). *Adansonia*, sér. 2 (13), 527-544
- 1979. — Note sur les endocarpes de quatre espèces de Spondias d'Amérique (Anacardiaceae). *Adansonia*, sér. 2 (18), 487-492.
- HLADIK (A.) et HLADIK (C. M.), 1969. — Rapports trophiques entre végétation et Primates dans la forêt de Barro Colorado, Panama. *La Terre et la Vie*, 1, 25-117.
- HLADIK (C. M.) et HLADIK (A.), 1967. — Observations sur le rôle des Primates dans la dissémination des végétaux de la forêt gabonaise. *Biol. Gabon.*, 3, 43-58.
- JORDAN (C. F.) et FARNWORTH (E. G.), 1980. — A rain forest chronicle: perpetuation of a myth. *Biotropica*, 12, 233-234.
- LESCURE (J. P.), 1981. — La végétation et la flore dans la région de la piste de St. Elie. In «L'écosystème forestier guyanais». *Bull. de liaison du groupe de travail ORSTOM-Cayenne*, n° 3, 4-24.
- LESCURE (J. P.), PUIG (H.), RIÉRA (B.), BEEKMAN (F.), BENETEAU (A.) et LECLERC (D.), 1982. — La Phytomasse épigée de la forêt dense en Guyane française. In «L'écosystème Forestier Guyanais», *Bull. de liaison du groupe de travail ORSTOM-Cayenne*, n° 6, 77-118.
- LE THOMAS (A.), 1967. — Relevé d'une parcelle d'un hectare (200 × 50 m) en forêt de Bélinga. *Biol. Gabon.*, 3, 109-112.
- LETOUZEY (R.), 1979. — Floristique et typologie. In «Ecosystèmes Forestiers Tropicaux», UNESCO, Paris, 94-117.
- LIVINGSTONE (D. A.), 1979. — Paléogéographie et paléoclimatologie. In «Ecosystèmes Forestiers Tropicaux», UNESCO, Paris, 62-93.
- PUIG (H.) et LESCURE (J. P.), 1981. — Etude de la variabilité floristique dans la région de la piste de St. Elie. In «L'écosystème Forestier Guyanais». *Bull. de liaison du groupe de travail ORSTOM-Cayenne*, n° 3, 25-29.
- RICHARDS (P. W.), 1973. — Africa, the «Odd Man Out». In «Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a comparative Review». MEGGERS B. J., AYENSU E. S. and DUCKWORTH W. D. eds., Smithsonian Instit. Press, Washington, 21-26.
- ROLLET (B.), 1969. — La régénération naturelle en forêt dense humide, sempervirente de plaine de la Guyane Vénézuéliennes. Bois et Forêts des Tropiques, 124, 19-38.
- STANDLEY (P. C.), 1933. — The flora of Barro Colorado Island, Panama. *Contribu. Arnold Arboretum*, 5, 1-178.
- THORINGTON (R. W.), 1975. — Tree mapping program. In «Environmental monitoring and baseline data». 1974. Mimeo-graph. STRI, WINDSOR D. H. ed., Smithsonian Instit., Washington, D.C.
- THORINGTON (R. W.), TANNENBAUM (B.), TAKAK (A.) and RUORAN (R.), 1983. — Distribution of trees on Barro Colorado Island: A five-hectare sample. In «The Ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long term changes». LEIGH E. G., RAND A. S. and WINDSOR D. M. eds., Smithsonian Instit. Press, Washington, 83-94.
- THORNE (R. F.), 1973. — Floristic relationships between tropical Africa and Tropical America. In «Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: a comparative Review». MEGGERS B. J., AYENSU E. S. and DUCKWORTH W. D. eds. Smithsonian Instit. Press, 27-47.
- VOOREN (A. P.), 1979. — La voûte forestière et sa régénération. Analyse structurelle et numérique d'une toposéquence en forêt de Taï, Côte d'Ivoire. Thèse Université Agronomique de Wageningen, 89 p.

L'ORGANISATION COMPARÉE DE DEUX FORÊTS D'AMAZONIE BRÉSILIENNE

Francis KAHN

INPA-Ecologia, CP 478, 69000 Manaus, Brésil.

SUMMARY

A comparison of two «terra firme» amazonian forests shows different patterns of spatial organization. In one case multistorey canopy appears to be correlated with a coarse grained mosaic of clearings and with an important lateral heterogeneity in the forest. On the other hand, a fine grained mosaic of clearings and relative homogeneity of the forest seems associated to a closely-packed uniform canopy. These different patterns of spatial organization affect settling and growth conditions of the different species according to their specific light demands. This leads to the question whether the structural organization of the forest does or does not play a role in the distribution of the species as suggested by the case of acaulescent palm-trees in Central amazonian forests.

I. — INTRODUCTION

Il n'est pas de visiteur qui ne s'étonne de la faible hauteur de la forêt d'Amazonie centrale, aux environs de Manaus, ou qui n'admire certaines forêts du Pará dont la physionomie, par bien des aspects, rappelle la grande forêt africaine.

Dans la station expérimentale de sylviculture de l'INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), à 45 km de Manaus sur l'axe routier menant au Venezuela, a été construite une tour qui culmine à 45 m et émerge de la végétation. De son sommet, la forêt présente une voûte continue et dense, vers 25-30 m, que percent et dominent quelques feuillages, distants les uns des autres, pouvant atteindre 35 à 40 m de haut.

Un survol des marges du Tocantins, dans l'état du Pará, révèle une sylvie bien différente: une voûte discontinue est dominée par de très grands arbres qui s'en détachent comme d'énormes carpophores. La présence d'espèces pouvant atteindre de fortes dimensions conditionne le dynamisme de ces forêts. Il en résulte une organisation verticale et horizontale bien différente de celle d'Amazonie centrale.

II. — LES FORÊTS DES MARGES DU TOCANTINS (figure 1A)

Ces forêts sont caractérisées par la présence de très grands arbres, principalement du noyer du Brésil, *Bertholletia excelsa* Humb. et Bonpl. (Lecythidaceae), dont le port marque la physionomie de la végétation. Ces forêts sont d'ailleurs dénommées «castanha», terme dérivé du nom vernaculaire brésilien de l'espèce: castanhaeira do Pará.

1.— L'architecture

L'analyse architecturale permet de dégager trois ensembles structuraux¹ au-dessus de 14-15 m : le premier dispose ses feuillages entre 14-15 m et 20-22 m selon les relevés, le deuxième entre 22 et 28-30 m, l'ensemble supérieur culmine vers 40-45 m.

Une telle architecture se rencontre fréquemment dans les positions topographiques de plateau et bordure de plateau, quand la végétation est totalement développée, parfois dans les bas de pente, lorsqu'ils constituent des replats, plus rarement dans la pente où la végétation ne présente généralement que deux ensembles structuraux au-dessus de 15 m.

Lorsqu'ils sont bien réalisés, ces trois ensembles d'arbres du présent sont verticalement très distincts. Leurs feuillages se superposent sans imbrication : aux feuillages du premier correspondent les branches principales du deuxième, aux feuillages du deuxième, les branches principales ou le tronc des arbres dominants.

2.— La surface terrière

La répartition en classes de diamètres (Tableau I A) cumulée pour les 3 zones considérées A, B, C, témoigne de la fréquence en forts diamètres (supérieurs à 1,2 m). La surface terrière calculée pour tous les troncs de circonférence égale ou supérieure à 0,05 m est respectivement de 31 m²/ha pour les zones A et C et de 40 m²/ha pour la zone B où la concentration en forts diamètres est importante (4 arbres au-dessus de 1,8 m pour 0,96 ha).

La surface terrière calculée pour les diamètres égaux ou supérieurs à 0,4 m, mesurés sur 0,96 ha par zone, représente 53 % de la valeur à 0,05 m de circonférence pour la zone A avec 40 arbres de 12 familles, 56 % pour la zone C avec 28 arbres de 8 familles et 71,5 % pour la zone B avec 43 arbres de 8 familles.

	A - Forêts du Tocantins (2,40 ha)	B - Forêts d'Amazonie centrale (2,44 ha)
0,15 m < ϕ < 0,6 m	453 (189/ha)	936 (384/ha)
0,6 m < ϕ < 1,2 m	31 (13/ha)	26 (11/ha)
1,2 m < ϕ	14 (5 à 6/ha)	1

3.— Le dynamisme forestier

L'abondance de ces grands arbres va conditionner le dynamisme forestier. En effet, de tels arbres atteignent des tailles considérables et, le plus souvent, dépérissent sur pied : les branches principales se cassent et perturbent la végétation sous-jacente, quelques-unes régénèrent partiellement la couronne, avant que l'arbre meure, se brise et crée une trouée de grande dimension, souvent plus de 1000 m².

Les traumatismes subis par les végétaux des niveaux inférieurs sont importants. Les arbres cassés servent de support aux lianes qui se développent, à la pleine lumière, et envahissent la trouée provoquée par la chute de l'arbre. Dans ces forêts, les lianes sont, par secteurs, très abondantes et parfois sur de vastes surfaces ; les paysans d'Amazonie nomment alors ces végétations « cipoal » (de cipó = liane).

Ce mode de dépérissement et disparition progressive de l'arbre bouleverse l'organisation des ensembles végétaux sous-jacents, et on peut voir là une des causes de la faible fréquence dans les classes diamétriques de 0,15 à 0,6 m.

¹ Au sens de OLDEMAN (1974) : « groupe d'arbres de l'ensemble du présent d'un même niveau de hauteurs ».

Par ailleurs, la mosaïque forestière, par ces vastes chablis, présente une «maille large» qui accentue la discontinuité latérale des ensembles structuraux et confère à ces forêts leur physionomie propre.

Les forêts à *Bertholletia excelsa* Humb. et Bonpl. des marges du Tocantins sont ainsi caractérisées (figure 2A):

- par l'abondance de grands arbres,
- par des ensembles arborescents bien individualisés verticalement, l'ensemble le plus élevé se détachant nettement des sous-jacents,
- par une haute fréquence en forts diamètres et une fréquence relativement faible pour les valeurs comprises entre 0,15 et 0,6 m,
- par une valeur de la surface terrière variable selon les zones étudiées et qui dépend de la concentration des grands arbres,
- par de vastes trouées dues à la chute des arbres, et un sous-bois très perturbé par celle des grosses branches,
- par des secteurs envahis de lianes.

III. — LES FORÊTS D'AMAZONIE CENTRALE

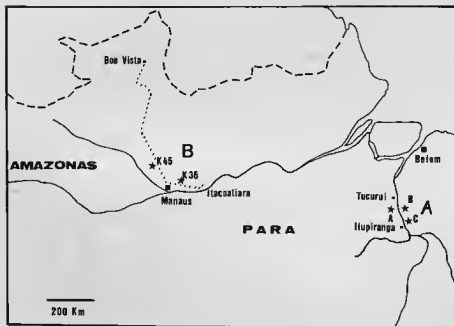
Les résultats présentés se rapportent à deux zones forestières de la région de Manaus (figure 1B):

- Station expérimentale de sylviculture tropicale, au kilomètre 45 de la route Manaus-Boa Vista (relevé de 0,96 ha);
- Kilomètre 36 de la route Manaus-Itacoatiara (relevé de 0,48 ha) et des données tirées de PRANCE *et al* (1976), établies sur 1 hectare au kilomètre 30 de la même route.

FIGURE 1:

A — Situations des forêts étudiées sur le Tocantins, au Sud de l'état du Pará, entre les villes de Tucuruí et de Itupiranga.

B — Situations des parcelles étudiées aux environs de Manaus.



1. — L'architecture

Sur les plateaux, l'analyse architecturale dégage 3 ensembles structuraux au-dessus de 15 m, quand la forêt a atteint son plein développement. Mais le plus souvent, le niveau supérieur n'est pas complètement réalisé et on n'observe alors que 2 ensembles structuraux. Les pentes sont très accentuées, courtes et dépourvues de grands arbres (GUILLAUMET et KAHN, 1982).

Les feuillages de ces ensembles structuraux, respectivement disposés entre 15 et 20-22 m, 20-22 et 28-30 m, et 35 m pour les émergents, ne sont pas aussi distincts verticalement que ceux des forêts du Tocantins. Peu d'arbres présentent des branches bien individualisées dans l'espace, les feuillages des différents ensembles s'imbriquent verticalement et forment une voûte dense et épaisse.

FIGURE 2:



A — Forêts des marges du Tocantins

- Arbres de forte taille fréquents.
- Grands houppiers aux branches maîtresses bien individualisées dans l'espace.
- Feuillage des ensembles arborescents bien distincts verticalement. Ensemble supérieur nettement dominant.
- Ensembles arborescents moyens peu représentés.
- Sous-bois perturbé par les nombreuses branches cassées; vastes chablis de 1000-1200 m².
- Abondance des fianes par secteurs.

Forêt hétérogène, mosaïque structurale bien marquée: zones de forêt structurée, zones perturbée (voûte incomplète, sous-bois traumatisé), zones effondrées.

B — Forêts d'Amazonie centrale

- Arbres de forte taille rares.
- Houppiers de dimensions réduites, aux branches maîtresses rarement individualisées.
- Imbrication verticale des feuillages des ensembles arborescents réalisant une voûte dense et épaisse.
- Ensembles arborescents moyens bien représentés.
- Chute des branches n'ayant qu'un faible impact sur les végétaux sous-jacents.
- Chablis n'excédant pas 600 m².
- Absence de zone à lianes.

Forêt homogène, mosaïque structurale limitée aux chablis récents et aux jeunes stades de cicatrisation.

2. — La surface terrière

La répartition en classes de diamètres (Tableau IB) montre l'absence de grand diamètre et la forte fréquence dans les classes comprises entre 0,15 et 0,6 m, comparées aux forêts du Tocantins étudiées.

La surface terrière est de 36 m²/ha pour le kilomètre 45 (calculée pour tous les troncs de diamètre égal ou supérieur à 0,05 m), de 45 m²/ha pour le kilomètre 36 (calculée à partir de 0,05 m de circonférence). Les mesures de PRANCE *et al* (1976) donnent 25 m²/ha pour les troncs à partir de 0,15 m de diamètre; pour cette même limite, nous obtenons 28 m²/ha au kilomètre 45 et 36 m²/ha au kilomètre 36.

La valeur de la surface terrière calculée à partir de 0,4 m de diamètre montre que le peuplement arborescent de la forêt du kilomètre 36 est particulièrement bien développé avec 23 m²/ha. Il peut être considéré, pour ces forêts d'Amazonie centrale, comme présentant un développement optimal: en effet, 34 arbres de plus de 0,4 m de diamètre ont été rencontrés sur 0,48 ha, qui appartiennent à 15 familles; PRANCE *et al* dénombrent 51 arbres sur 1 ha représentant 12 m² et appartenant à 19 familles; au kilomètre 45, ont été mesurés 48 arbres de plus de 0,4 m de diamètre sur 0,96 m, correspondant à 10 m²/ha de surface terrière.

3. — Le dynamisme forestier

Les arbres de dimensions modestes² provoquent, par leur chute, des chablis qui n'excèdent que rarement 600 m². Ces trouées de taille réduite altèrent peu la continuité de la voûte forestière. L'impact des branches cassées sur le sous-bois est faible. Les lianes sont présentes, mais n'envahissent pas la végétation par secteur comme dans les forêts du Tocantins.

Ces forêts d'Amazonie centrale présentent une occupation complète de l'espace: imbrication verticale des feuillages des ensembles arborescents supérieurs, abondance des ensembles arborescents moyens et arbustifs, faible taille des chablis souvent limitée à la chute d'un seul arbre.

Cette organisation se traduit, malgré la rareté des forts diamètres, par une valeur élevée de la surface terrière qui marque bien ainsi, comme l'écrit ROLLET (1979), «le degré de remplissage de la forêt».

Une telle voûte constituée de 2 ensembles structuraux, parfois 3, compactés verticalement, réalise un écran végétal bien plus dense que celui formé par les ensembles arborescents disjoints verticalement, discontinus latéralement de la forêt à *Bertholletia excelsa* Humb. et Bonpl. Cet écran favorise le développement des espèces d'ombre et soustrait la lumière nécessaire à la croissance des jeunes arbres qui stagnent en attente d'une trouée. C'est ainsi que les classes de diamètres entre 0,15 m et 0,6 m sont bien représentées, contrairement aux forêts du Tocantins étudiées.

Les forêts d'Amazonie centrale sont caractérisées (figure 2B):

- par la rareté des grands arbres,
- par des ensembles arborescents qui imbriquent verticalement leurs feuillages et constituent une voûte dense. Il n'y a, pour ainsi dire, pas d'espace dépourvu de feuillage où dominent les seules branches maîtresses,
- par une faible fréquence en grands diamètres, mais une forte fréquence pour les classes comprises entre 0,15 m et 0,6 m,
- par la taille limitée des chablis, et l'impact réduit de la chute des branches sur le sous-bois,
- enfin, comparées aux forêts des marges du Tocantins, par une valeur élevée de la surface terrière, compte tenu de la faible fréquence des grands diamètres.

IV. — CONCLUSION

Cette comparaison entre deux forêts d'Amazonie brésilienne montre une occupation très différente de l'espace dans les deux cas et souligne le rôle des grands arbres qui, conditionnant le dynamisme forestier, déterminent l'organisation de la forêt.

² Les grands arbres sont très rares, nous avons rencontré un *Dinizia excelsa* Ducke atteignant 40 m de hauteur et 1,9 m de diamètre.

Les forêts des marges du Tocantins sont dominées par des arbres géants, principalement *Bertholletia excelsa* Humb. et Bonpl., qui se détachent nettement au-dessus de la végétation. Les nombreuses chutes de branches perturbent l'organisation du sous-bois, tandis que celles des arbres créent de vastes trouées. Ces forêts sont des mosaïques de zones comprenant des grands arbres aux branches cassées où le sous-bois est, par place, envahi de lianes, de zones effondrées où dominent les lianes et de zones de belle forêt avec de puissants arbres.

De tels géants sont absents des forêts d'Amazonie centrale. On y rencontre néanmoins des arbres de fortes dimensions, mais ils sont rares et n'interfèrent pas sur le dynamisme forestier de façon sensible.

La physionomie modeste de ces forêts marque un « remplissage » complet de l'espace ; une voûte dense et épaisse, des chablis de taille réduite, le faible impact des branches cassées limitent la discontinuité latérale et la mosaïque forestière est, ici, composée de zones de forêt à différents stades de maturité et de trouées correspondant aux chablis récents. Il n'y a pas de secteur envahi par les lianes.

Ces observations nous conduisent aux remarques suivantes :

Une espèce conditionne, par sa fréquence³ et ses dimensions, la structure et le dynamisme de la végétation. D'autres espèces peuvent atteindre des dimensions aussi fortes, mais elles restent peu fréquentes, comme *Anacardium giganteum* Hancock ex Engl., *Astronium lecointei* Ducke (Anacardiaceae), *Alexa grandiflora* Ducke (Leguminosae), etc.

Selon la présence ou l'absence de telles espèces, la forêt offre une organisation spatiale différente par la constitution de la voûte forestière étagée dans un cas, densément condensée dans l'autre, par la taille des chablis conférant une mosaïque à « maille large » et une grande hétérogénéité latérale des ensembles arborescents ou, au contraire, à « maille plus fine » et une relative homogénéité latérale. Les espèces végétales, selon leur tempérament d'héliophile strict à sciaphile strict, y rencontreront des conditions d'installation et de développement variables en fonction des phases du cycle sylvénétique. Ces conditions diffèrent-elles suffisamment d'un type forestier à l'autre pour imposer des variations floristiques ? En d'autres termes, l'organisation structurale de la forêt joue-t-elle un rôle dans la répartition géographique des espèces ?

L'étude des populations de palmiers dans les deux régions considérées montre que les espèces du sous-bois sont plus nombreuses avec des effectifs plus importants en Amazonie centrale où dominent les formes acaules (*Astrocaryum aff. javarense* Trail ex Drude, *A. acaule* Mart., *Attalea attaleoides* [Barbosa Rodrigues] W. Boer, *A. spectabilis* Mart.) jamais rencontrées dans les forêts du Tocantins.

Une analyse plus fine de ces forêts aux structures aussi contrastées devra permettre d'appréhender les relations entre l'organisation structurale et la diversité en espèces et en types biologiques. Encore faudra-t-il vérifier que de telles relations se répètent lors de confrontations entre des types forestiers analogues, choisis en d'autres régions d'Amazonie, pour bien dégager l'effet de la structure de ceux des sols et du climat.

BIBLIOGRAPHIE

- GUILLAUMET (J. L.) et KAHN (F.), 1982. — Structure et dynamisme de la forêt. *Suppl. Acta Amazonica*, 12(3), 61-77.
- OLDEMAN (R. A. A.), 1974. — L'architecture de la forêt guyanaise. ORSTOM, Paris.
- PRANCE (G. T.), RODRIGUES (W. A.) et SILVA (M. F.), 1976. — Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme Km 30 da estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazonica*, 6(1), 9-35.
- ROLLET (B.), 1979. — 5. Organisation. In «Ecosystèmes forestiers tropicaux», UNESCO, 118-152.

³ Dans les zones étudiées — A, B, C —, 16 *Bertholletia excelsa* Humb. et Bonpl., de plus de 30 m de hauteur, ont été rencontrés sur 2,88 ha ; 3 individus entre 0,6 et 1 m de diamètre, 11 entre 1 et 2 m, et 2 au-dessus.

SUR LA PRÉSENCE, DANS LA ZONE DES SAVANES GUINÉENNES, D'UN LAMBEAU RELICTUEL DE FORÊT DENSE HUMIDE. CONTRIBUTION À LA CONNAISSANCE DE LA PALÉOHISTOIRE DE LA FORÊT DENSE OUEST-AFRICAINE

Paul JAEGER

25 Quai Rouget de l'Isle, 67 000 STRASBOURG.

SUMMARY

The presence, in the zone of guinean savannahs (at the western foot of the Loma mountains, in Sierra Leone), beyond the present limit of the high forest, of remnants of evergreen rain forests of *Heritiera utilis* and *Mapania*, allows to infer a formerly vast extension of the whole mass of the western guinean forest. The paleo-history of this forest might be explained by a succession, in the course of past eras, of a series of advances and retreats of the forest front, situations that were imposed by climatic variations such as they must have existed in the Quaternary, perhaps even as soon as the end of the Tertiary.

En raison de son orientation SSW-NNE, le massif des monts Loma, situé dans la partie NE du Sierra Leone, à environ 45 km à l'WNW de la source du Niger, intercepte, nécessairement, et la mousson et l'harmattan, l'un et l'autre des deux courants aériens les plus caractéristiques qui, à tour de rôle, d'une saison à l'autre, balayent, en sens opposé, tout le Sud-Ouest de l'Afrique occidentale.

Cet état de choses se traduit par une opposition non moins spectaculaire au niveau du tapis végétal. Alors que la forêt dense, en grande partie une forêt semi-décidue, couvre d'un seul tenant la presque totalité des versants ouest et sud-ouest exposés au souffle tiède et humide de la mousson, le versant est, soumis à l'harmattan, présente un couvert forestier disloqué en lambeaux d'étendue variable, séparés les uns des autres par des couloirs herbeux tantôt étroits, tantôt larges, occupés, suivant l'altitude, par la savane à *Mana* (*Lophira lanceolata*), la savane submontagnarde à *Kotschyia lutea* ou la prairie d'altitude; autant de voies de pénétration empruntées par les feux de brousse qui, ainsi, parviennent jusqu'au sommet même du Pic Bintumane.

Une des originalités du Loma réside dans la présence au pied du versant ouest, dans le secteur le plus humide et le mieux abrité du vent d'Est, d'un lambeau de forêt dense humide sempervirente. Ce fait est d'autant plus étonnant que le Loma se situe en savane guinéenne au Nord de la limite actuelle de la forêt dense.

En piedmont ouest, à 2-3 km du village de Kania, sur sol arénacé perméable, au sommet d'une légère proéminence, vers 320 m d'altitude, nous avons repéré un lambeau de forêt dense sempervirente dont la strate arborescente, haute de 30 à 35 m, comporte en abondance *Heritiera utilis*, une Sterculiacée caractéristique de la forêt dense humide non marécageuse; cette forêt recèle en plus: *Guarea cedrata*, *Piptadeniastrum africanum*, *Lovoa trichilioides*, *Antrocaryon micraster*, *Chrysophyllum* sp., *Terminalia ivorensis*, *Dialium dinklagei*, *Uapaca guineensis*, *Cola lateritia* var. *maclaudi*, *Alstonia boonei*, *Chidlowia sanguinea*, *Parkia bicolor*, *Pterocarpus* sp.,

Guibourtia ehie, etc.

Dans le sous-bois feuillé, buissonnant et arbustif, facilement pénétrable, on note: *Uvariadendron mirabile*, *Cephaelis biaruta*, *Dorsinia smythei*, *Diospyros vignei*, *Ouratea schoenleiniana*, *Garcinia afzelii*, *Psychotria sciadephora*, *Dichapetalum* sp., *Salacia staudtiana*, *Garcinia polyantha*, *Cephaelis* sp., *Microdesmis keayana*, *Napoleona leonensis*, *Caloncoba echinata*, *Newtonia aubrevillei*, *Olax gambecola*, *Memecylon* sp., *Heritiera utilis*, etc.

Particulièrement remarquable est la luxuriance de la végétation épiphyllé qu'on observe sur les feuilles du sous-bois. En fait de lianes ou d'espèces sarmenteuses, citons: *Friesodielsia grandiflora*, *Strychnos* sp., *Dracaena surculosa*, *Asystasia scandens*, *Ancistrophyllum secundiflorum*, *Manniophyton africanum*, *Agelaea* sp., *Cnestis* sp., *Dioscoreophyllum cumminsii*, *Polycephalum capitatum*, etc. En tant qu'épiphytes installés sur le tronc des arbres: *Asplenium africanum*, *Asplenium* sp., *Platyserium angolense*, *Polypodium phymatodes*, etc.; les Aracées épiphytes comme *Culcasia angolensis*, *C. scandens*, *Raphidophora africana*, *Cercestis afzelii* se remarquent par-ci, par-là sur quelques troncs.

Le sol est uniformément couvert d'une litière de feuilles mortes peu ou pas décomposée (saison sèche, fin janvier) et la strate herbacée très ouverte (couverture: 1 à 5 %), s'avère pauvre en espèces: *Asystasia vogeliana*, *Bufforesta imperforata*, *Endosiphon primuloides*, *Elytraria marginata*, *Polysphata paniculata*, *Maniella gustavii*, *Pollia condensata*, *Rhinacanthus virens*, *Geophila* sp., *Chlorophytum* sp., *Crimum* sp., *Costus* sp., *Ctenitis protensa*, *Selaginella vogelii*, etc., des plantules d'*Heritiera utilis*, de *Piptadeniastrum africanum*, etc.

La présence dans la forêt dense entre Kania et Kondembaïa, en dehors du lambeau que nous venons d'inventorier, d'espèces comme: *Mapania rhyncocarpa*, *M. linderi*, *Guaduella oblonga*, *Hypolytrum africanum*, *Maesobotrya sparsiflora*, *Neostenanthera hamata*, *Emeistemom heudelotii*, *Platyserium stenmaria*, etc., vient encore compléter utilement le relevé floristique du lambeau précédent.

Par sa physionomie, sa structure, sa composition floristique, son microclimat, etc., ce fragment de forêt dense hygrophile placé en piedmont W du Loma, s'apparente aux forêts denses ombrophiles de basse Côte d'Ivoire situées de 500 à 600 km au S-E de notre dition.

Une situation comparable à celle du Loma a été découverte par R. SCHNELL (1952) dans le Nimba SW au fond de la vallée humide du Ya et de ses affluents. Cette forêt, elle aussi, est riche en *Heritiera utilis* et, au même titre que celle du Loma, elle recèle: *Cola macleudi*, *Uapaca guineensis*, *Piptadeniastrum africanum*, *Parkia bicolor*, *Chidlowia sanguinea*, *Mapania linderi*, *M. coriandrum*, *Hypolytrum africanum*, etc.; par contre, ni le *Lophira alata*, ni le *Combretodendron africanum*, connus du Nimba, n'ont été observés au Loma. De même, près de Benty, en basse Guinée, un peuplement à *Heritiera utilis* a été signalé par ce même auteur.

Le fait même de la présence, au-delà de la limite actuelle de la forêt dense, des lambeaux à *Heritiera* et *Mapania*, fournit un argument décisif en faveur de l'hypothèse explicative d'une histoire possible de la forêt dense ombrophile ouest-africaine, telle qu'elle fut formulée par A. AUBREVILLE (1962), par J. L. GUILLAUMET (1967), et par R. SCHNELL (1970).

La région forestière guinéo-congolaise se subdivise actuellement en deux massifs de superficie et de richesse floristique très inégales: le massif camerouno-congolais et le massif guinéo-occidental. Ils sont séparés l'un de l'autre, au niveau du Togo et du Dahomey, par une avancée de savane qui y atteint la côte du golfe de Guinée.

La présence dans le bloc forestier guinéo-occidental et dans les lambeaux qui le prolongent vers l'ouest et le nord, d'un important fond floristique d'origine camerouno-congolais, pourrait s'expliquer par une jonction des deux massifs boisés et par une avancée du front forestier bien au-delà de ses limites actuelles. Cette extension se serait produite jadis lors d'un épisode climatique humide au cours duquel la forêt se serait avancée jusqu'en Basse-Casamance (MIÈGE, HAINARD et TCHÉREMISSNOFF, 1976), voire jusqu'aux portes de Dakar où, dans les bas-fonds humides des Niayes, à proximité du 15° de latitude Nord, l'*Elaeis guineensis* confère, encore aujourd'hui, au paysage une indiscutable allure guinéenne. Ce vaste bloc guinéo-congolais se serait morcelé lors d'un assèchement général du climat. Le front forestier battant en retraite, la savane du Togo-Dahomey avançait jusqu'à la côte et le massif forestier, jusque-là d'un seul tenant, se fragmentait en

deux parties d'étendue et de richesse floristique inégales. L'isolement du bloc guinéo-occidental, certainement très ancien, fut éminemment propice à la différenciation sur place d'endémiques dont certaines se retrouvent dans les forêts du Loma : *Amanoa bracteosa*, *Calvoa monticola*, *Dalzielia oblanceolata*, *Memecylon golaense*, *Homalium aubrevillei*, *Triphyophyllum peltatum*, *Whitfieldia lateritia*, etc.

Et l'assèchement se poursuivant, la savane s'infiltrait suivant «des lignes de moindre résistance écologique de la forêt» (AUBREVILLE, 1962), démantelant intégralement la sylve dont il ne subsistait plus que quelques îlots résiduels le long de la côte (Cap des Palmes, Cap des Trois Pointes) et sur les basses pentes humides des massifs montagneux intérieurs comme le Tonkouï, le Nimba, le Loma. «C'est de ces bastions que sortiront les éléments de reconstitution de la forêt à la reconquête de son ancienne emprise lorsque surviendra la réhumidification.» (AUBREVILLE, 1962)

Effectivement, lors d'un nouvel épisode humide, la forêt essaïma de ses repaires, gagna sur la savane pour conquérir les territoires perdus antérieurement, sans toutefois empiéter sur le couloir du Togo-Dahomey. De la sorte, la carte phytogéographique ouest-africaine prit petit à petit les contours que nous lui connaissons aujourd'hui.

Ainsi, les lambeaux forestiers à *Heritiera* et *Mapania* «apparaissent comme les vestiges d'aires anciennes plus vastes et continues...» (AUBREVILLE, 1962) et la paléohistoire de la forêt dense humide ouest-africaine pourrait se traduire par une succession, au cours d'époques révolues, d'une série d'avancées et de reculs du front forestier, oscillations imposées par des variations climatiques telles qu'elles ont dû se dérouler au Quaternaire, peut-être même dès la fin du Tertiaire (SCHNELL, 1970).

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM (J. G.), 1971/82. — Flore descriptive des monts Nimba (6 tomes). Ed. du Muséum et C.N.R.S., Paris.
- ARÉ ASSI (L.), 1963. — Contribution à l'étude floristique de la Côte d'Ivoire et des territoires limitrophes, éd. P. Lechevalier, Paris.
- AUBREVILLE (A.), 1949. — Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale. Soc. Ed. Géogr. Marit. et Colon., Paris.
- 1959. — La flore forestière de la Côte d'Ivoire. 3 vol., 2^e éd., Nogent sur Marne.
- 1962. — Savanisation tropicale et glaciation quaternaires. *Adansonia*, série 2, 16-84.
- BRENNAN (J. P. M.), 1978. — Some aspects of the phytogeography of tropical Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 65 : 437-478.
- CHEVALIER (A.), 1928. — Le peuplement végétal des montagnes de l'Ouest africain. *Mém. Soc. Biogéographie*, Paris, pp. 221-229.
- 1938. — Flore vivante de l'Afrique Occidentale Française. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- GUILLAUMET (J. L.), 1967. — Recherche sur la végétation et la flore de la région du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire). Mémoires ORSTOM, Paris.
- HEINE (H.), 1963. — Tropical african plants: some west african *Acanthaceae*. *Kew Bull.*, 16, n° 2, pp. 161-183.
- HEPPER (F. N.), 1965. — The vegetation and flora of the Vogel Peak Massif Northern Nigeria. *Bull. IFAN* (série A), Dakar, 27, pp. 413-513.
- HUTCHINSON (J.) and DALZIEL (J. M.), 1954-1972. — Flora of West Tropical Africa; 2nd ed. revis. by R. W. J. Keay and F. N. Hepper, London, Crown Agents.
- JACQUES-FÉLIX (H.), 1970. — Le genre *Maesa* en Guinée. Description d'une espèce nouvelle. *Adansonia*, 10 (3) : 375-380.
- JAEGER (P.), LAMOTTE (M.) et ROY (R.), 1966. — Les richesses floristiques et faunistiques des monts Loma (Sierra Leone). Urgence de leur protection intégrale. *Bull. IFAN*, XXVIII, 1149-1190.
- JAEGER (P.) et ADAM (J. G.), 1967. — Sur la présence en piedmont ouest des monts Loma (Sierra Leone) d'un groupement forestier relictuel à *Tarrietia utilis* Sprague (Sicreuliacées). *C. R. Ac. Sci.*, Paris, 265, 1627-1629.
- 1980. — Recensement des végétaux vasculaires des monts Loma (Sierra Leone) et des pays de piedmont. Boissiera,

- Genève, 32 et 33.
- KEAY (R. W. J.), 1957. — Wind dispersed species in Nigerian forest. *J. Ecol.*, 4, 471-478.
- LOROUGNON (G.) et RAYNAL (J.), 1968. — Notes cyperologiques XIV, *Mapania rhynocharpa*, nouvelle espèce ouest-africaine. *Adansonia*, série 2, 8, 417-422.
- MANGENOT (G.), 1955. — Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes*, 4, 5-61.
- MEGGERS (J. B.), AYENSU (S. E.) and DUCKWORTH (W. D.), 1973. — Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America. Smithsonian Institution Press, Washington.
- MIEGE (J.), HAINARD (P.) et TCHÉRÉMISSNOFF (G.), 1976. — Aperçu phytogéographique sur la Basse-Casamance. *Boissiera*, 24 B, 461-471.
- MORTON (J. K.), 1972. — Phytogeography of West African Mountains. In: D. H. VALENTINE, *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Academic Press.
- RICHARDS (P. W.), 1952 (repr. 1981). — The Tropical Rain Forest. Cambridge.
- SCHNELL (R.), 1950. — La forêt dense. Introduction à l'étude botanique de la région forestière de l'Afrique occidentale, Ed. P. Lechevalier, Paris.
- 1952. — Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba. *Mémoires IFAN*, N° 22, Dakar.
- 1970. — Introduction à la Phytogéographie des pays tropicaux. 4 vol., éd. Gauthier-Villars, Paris.
- WHITE (F.), 1979. — The Guineo-Congolian region and its relationships to other phytochoria. *Bull. Jardin Bot. Nat. Belgique*, 49, 11-55.

LA BATRACHOFAUNE SYLVICOLE D'UN SECTEUR FORESTIER DU CAMEROUN: LA RÉGION DE YAOUNDÉ

Jean-Louis AMIET

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, B.P. 812, Yaoundé, Cameroun.

SUMMARY

Of the 88 species of Anura found around Yaoundé, Cameroon, 51 may be considered as sylvicolous. The diversity of vegetative formations and transitional types necessitates a clear definition of the sylvicolous batrachofauna: species living exclusively or preferentially in a ligneous pluristratified vegetation with a canopy continuous in space and time, not with standing the primary or secondary origin of the formation. 78 per cent of the sylvicolous species are strictly african. The high diversity allows the coexistence of «ecological sets» or «guilds» of species in the 8 stations compared. The batrachofauna is more diversified in the western part of country. This is due to historical as well as recent factors.

L'inventaire des Anoures de la région de Yaoundé, comprise ici comme un territoire circonscrit par un cercle de 50 km de rayon centré sur Yaoundé, a été entrepris il y a une douzaine d'années.

Bien que les prospections aient été poursuivies régulièrement jusqu'à présent, aucune espèce ne s'est ajoutée à la liste depuis plus de 5 ans. On peut donc considérer le recensement comme terminé. Il s'élève à 88 espèces, total considérable en regard de la superficie du territoire étudié et, de façon plus générale, de l'ensemble de la batrachofaune camerounaise estimée à environ 200 espèces.

Le tableau I donne la liste des espèces répertoriées dans la région de Yaoundé, ainsi que leur répartition entre les 3 principaux biomes représentés dans la région: savane, formations secondaires («farmbush», sensu SCHITZ, 1967) et forêt. Seul le peuplement sylvicole sera considéré dans le présent travail.

I. — APERÇU SOMMAIRE SUR LE TERRITOIRE ÉTUDIÉ

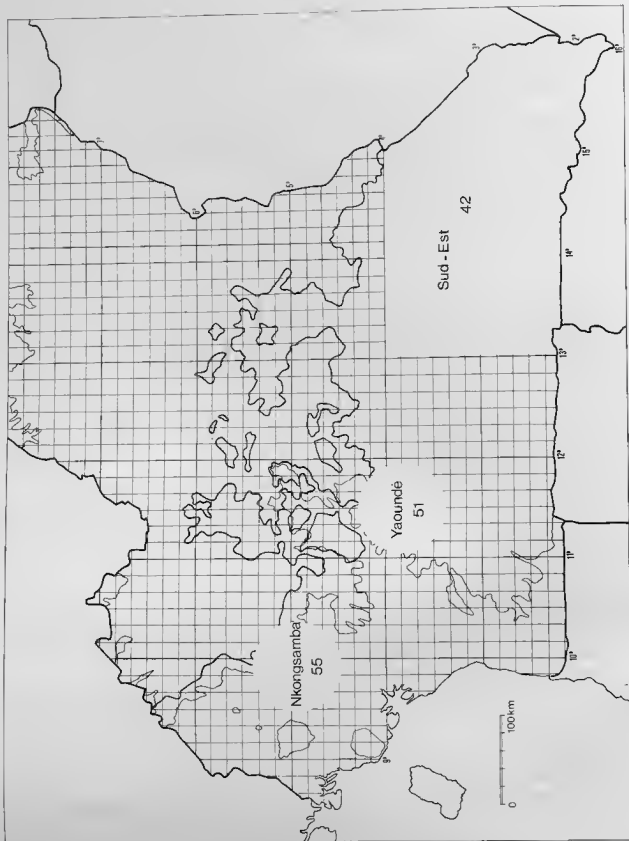
La région de Yaoundé, telle qu'elle a été définie plus haut, est comprise entre les parallèles de 3°20' et 4°20' N et les méridiens de 11° et 12° E; l'altitude moyenne est de 700 m environ, avec extrêmes à 400 m (vallée de la Sanga, au N de la région) et à 1295 m (sommets du Mont Mbam-Minkoum).

Elle s'étend sur le Plateau sud-camerounais dont le rebord occidental, dominant les basses plaines littorales, est à moins de 100 km de la ville. Dans le secteur NW de la région, un ensemble de collines aux pentes souvent abruptes, culminant entre 1000 et 1200 m, constitue ce qu'on pourrait appeler le «massif de Yaoundé». C'est le seul élément marquant de la topographie qui, pour le reste, est en général modérément accidentée.

Les précipitations à Yaoundé sont, en moyenne, de 1,60 m/an; elles sont réparties en 2 saisons pluvieuses: de fin-mars à fin-juin et de début septembre à mi-novembre. Les collines, bénéficiant de précipitations orographiques, sont sûrement plus arrosées que les régions basses voisines.

A l'exception des savanes du secteur Obala-Sanaga et de quelques affleurements rocheux sur les collines, la

Carte du Cameroun au sud du 8° parallèle montrant l'emplacement des secteurs comparés. En trait épais : limite nord de la forêt dense; en trait fin : courbe de niveau de 600 m.



végétation naturelle est constituée par la forêt dense tropicale humide, à tendance mésophile plus ou moins marquée suivant le relief, l'altitude et la latitude. Sur les plus hautes collines, au-dessus de 1000 m, une influence submontagnarde est décelable.

Depuis le début de la période coloniale, la couverture forestière a été considérablement modifiée. Actuellement, la végétation de la région constitue un patchwork où prédominent des cultures et des formations secondaires plus ou moins dégradées, alternant avec quelques massifs de forêt secondaire âgée et de rares lambeaux de forêt primaire, localisés sur les collines. La diversité des formations végétales, reliées par de nombreuses transitions, pose le problème de la définition de la faune sylvicole.

II. — DÉFINITION DE LA FAUNE SYLVICOLE

Seront considérées comme sylvicoles les espèces vivant exclusivement ou de préférence dans des formations végétales ligneuses pluristratifiées dont la voûte, ou canopée, est continue dans l'espace (contiguïté des cimes) et dans le temps (chutes des feuilles non totales ou, sinon, ponctuelles et non simultanées, n'entraînant pas de discontinuité majeure de la voûte au cours de l'année).

La composition floristique et l'origine, primaire et secondaire, de la végétation forestière ne sont pas prises en considération dans cette définition: l'expérience montre en effet que ces éléments n'interviennent pas dans la distribution des espèces d'Anoures, contrairement aux conditions physiques dépendant de la structure du couvert forestier (faibles écarts de température, humidité ambiante élevée, atténuation des saisons sèches, etc.).

Certains milieux, tels que les cacaoyères âgées, ou diverses «brousses» denses à végétation ligneuse prédominante, peuvent offrir des «mésoclimats de substitution» à certaines espèces d'Anoures sylvicoles et être de ce fait colonisés par ces dernières, surtout si un massif forestier proche constitue un foyer de peuplement. En général, l'appartenance de ces espèces au contingent sylvicole est aisément décelable et, sauf exceptions, elle ne peuvent pas être confondues avec les espèces de «farmbush», dont les préférences écologiques sont bien distincts.

III. — COMPOSITION SYSTÉMATIQUE ET CHOROLOGIQUE DE LA BATRACHOFAUNE SYLVICOLE DE LA RÉGION DE YAOUNDÉ

Le tableau II regroupe les recensements d'espèces effectués au cours de plusieurs centaines de sorties dans 8 stations forestières de la région de Yaoundé.

Les différences de peuplement entre ces stations dépendent surtout de causes écologiques qui seront examinées plus loin.

La liste globale établie des 8 relevés comprend la totalité des espèces sylvicoles de la région, à l'exception de *Trichobatrachus robustus*, trouvé dans plusieurs autres points du territoire étudié.

Ces espèces sont au nombre de 54, réparties en 23 genres.

Comme il semble préférable de ne pas tenir compte ici des 3 espèces «monticoles» (sensu AMIET, 1975), présentes seulement sur les reliefs dépassant 1000 m d'altitude (*Werneria preussi mertensiana*, *Wolterstorffina parvipalmata* et *Petropedetes parkeri*), les considérations suivantes porteront sur 51 espèces et 21 genres, chiffres qui, d'emblée, témoignent de la richesse et de la forte diversification taxonomique du peuplement sylvicole local.

Les genres se répartissent, en fonction du nombre d'espèces sylvicoles qu'ils comprennent dans la région, de la façon suivante:

TABLEAU I. — Amphibiens Anoures de la région de Yaoundé.

		Habitats des adultes			Habitats des têtards			Cp.
		Fo.	Fa.	S.	Ec.	Es.	O O.	
01	<i>Xenopus fraseri</i> Boulenger	x	x	x		x		
02	<i>Hymenochirus boettgeri</i> (Tomier)	x				x		
03	<i>Bufo caenunensis</i> Parker	x				x		
04	<i>Bufo gracillipes</i> Boulenger	x			x			
05	<i>Bufo maculatus</i> Hallowell		x	x		x		
06	<i>Bufo regularis</i> Reuss		x	x		x		
07	<i>Bufo superciliaris</i> Boulenger		x		?			
08	<i>Bufo tuberosus</i> Günther	x			x			
09	<i>Mermeria preussi mertensiana</i> (Amiet)	x			x ^r			
10	<i>Molierstorffina parvipalmata</i> (Werner)	x				?		
11	<i>Hectophryne afro</i> Peters	x						cav. d'arb.
12	<i>Hectophryne batesi</i> Boulenger	x						cav. d'arb.
13	<i>Aubria subsigillata</i> (Duméril)		x			x		
14	<i>Conraua crassipes</i> (Peters)	x			x			
15	<i>Conraua goliath</i> (Boulenger)	x			x ^r			
16	<i>Euphyctis occipitalis</i> (Günther)		x	x		x		
17	<i>Ptychadena aequalpicote</i> (Werner)	x				x		
18	<i>Ptychadena macarrhyensis</i> (Andersson)			x		x		
19	<i>Ptychadena mascareniensis bibroni</i> (Hallowell)		x	x		x		
20	<i>Ptychadena oxyrnynchus</i> (Smith)		x	x		x		
21	<i>Ptychadena perreti</i> Guibé et Lamotte		x	x		x		
22	<i>Ptychadena punilio</i> Boulenger			x		x		
23	<i>Ptychadena stenocephala</i> (Boulenger)			x		x		
24	<i>Hylarana alboalabris</i> (Hallowell)		x			x		
25	<i>Hylarana annicola</i> Perret	x			x	x		
26	<i>Hylarana lepus</i> (Andersson)	x			x			
27	<i>Phrynobatrachus auritus</i> Boulenger	x	x			x		
28	<i>Phrynobatrachus batesi</i> (Boulenger)	x				x		
29	<i>Phrynobatrachus cornutus</i> (Boulenger)	x				x		
30	<i>Phrynobatrachus hylaios</i> Perret	x	x			x		
31	<i>Phrynobatrachus natalensis</i> (Smith)			x		x		
32	<i>Phrynobatrachus</i> sp. 3			x		x		
33	<i>Oimorphognathus africanus</i> (Hallowell)	x			x	x		
34	<i>Phrynodon sandersoni</i> Parker	x				x		semi-dir.
35	<i>Petropedetes newtoni</i> (Bocage)	x				x		hydropêt.
36	<i>Petropedetes parkeri</i> Amet	x				x		hydropêt.
37	<i>Chiromantis rufescens</i> (Günther)	x	x			x		
38	<i>Scotobleps gabonicus</i> Boulenger	x			x			
39	<i>Astylosternus batesi</i> (Boulenger)	x			x			
40	<i>Triobatrachus robustus</i> Boulenger	x			x ^r			
41	<i>Nyctibates corrugatus</i> Boulenger	x			x			
42	<i>Leptodactylodon ventrimarmoratus</i> (Boulenger)	x			x			
43	<i>Cardioglossa elegans</i> Boulenger	x			x			
44	<i>Cardioglossa escalerae</i> Boulenger	x			x			
45	<i>Cardioglossa gracilis</i> Boulenger	x			x			
46	<i>Cardioglossa gratiosa</i> Amet	x			x			
47	<i>Cardioglossa leucomystax</i> (Boulenger)	x			x			

TABLEAU 1

	Fo.	Fa.	S.	Ec.	Es.	D.O.	Cp.
48	x				x	x	
49		x	x			x	
50	x					x	
51	x					x	
52		x	x			x	
53	x					x	
54	x					x	
55	x	x			x		
56	x				x		
57	x					?	
58	x				x		
59	x				x		
60	x				x		
61		x			x		
62	x				x		
63	x			x	x		
64	x				x		
65	x				x		
66		x		x	x		
67	x						
68		x	x		x		cavités d'arbres
69		x		x			
70	x				x		
71	x				x		
72	x	x			x		
73			x		x		
74	x	x			x		
75		x			x		
76	x	x			x		
77		x			x		
78		x	x		x		
79	x			x			
80	x			x			
81	x	x					cavités d'arbres
82	x	x			x		
83		x	x		x		
84	x			x			
85	x			x			
86			x		x		
87		x	x		x		
88			x		x		

FO., forêt; Fa., «Farmbush»; S., Savane; Ec., Eau courante; Es., Eau stagnante; D.D., Développement direct; Cp., Cas particuliers; x, habitat préféré; x —, flaques dans le lit des rivières (eau renouvelée); r, adaptations de la vie rhéophile.

TABLEAU II.—Anoures sylvicoles dans 8 stations de la région de Yaoundé.

	K	K-A	Ot.	On.	Z	N	M	A
<u>Espèces sylvicoles</u>								
<i>Hyenochirus boettgeri</i>		x	x					x
<i>Bufo camerunensis</i>			x		x	x		
<i>Bufo gracilipes</i>		x	x	x	x		x	x
<i>Bufo superciliaris</i>								x
<i>Bufo tuberosus</i>		x		x	x	x		
<i>Werneria p. mertensiana</i>	(x)							
<i>Wolterst. parvipalmata</i>	(x)							
<i>Nectophryne afra</i>	x	x	x	x		x		
<i>Nectophryne batesi</i>	x							
<i>Conraua crassipes</i>	x	x	x	x	x	x		
<i>Conraua goliath</i>								x
<i>Ptychadena aequiplicata</i>		x	x	x	x	x	x	x
<i>Hylarana amnicola</i>	x	x	x		x	x		
<i>Hylarana lepus</i>		x	x	x	x	x	x	x
<i>Phrynobatrachus auritus</i>				x			x	x
<i>Phrynobatrachus batesi</i>	x	x	x	x	x			
<i>Phrynobatrachus cornutus</i>		x	x	x	x	x		
<i>Dimorphognathus africanus</i>	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Phrynodon sandersoni</i>	x	x	x		x			
<i>Petropedetes newtoni</i>	x	x	x					
<i>Petropedetes parkeri</i>	(x)							
<i>Scotobleps gabonicus</i>			x					
<i>Astylosternus batesi</i>	x	x	x		x	x		
<i>Trichobat. robustus</i>								
<i>Nyctibates corrugatus</i>	x							
<i>Leptodactylodon ventrisarm</i>	x	x						
<i>Cardioglossa elegans</i>	x	x	x	x				
<i>Cardioglossa escalerae</i>	x	x	x	x	x			
<i>Cardioglossa gracilis</i>	x	x	x	x	x	x		
<i>Cardioglossa grataiosa</i>		x	x	x	x	x	x	x
<i>Cardioglossa leucomystax</i>		x	x	x				x
<i>Arthroleptis adelphus</i>	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Arthroleptis tseniatus</i>	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Arthroleptis variabilis</i>	x	x	x	x	x	x		
<i>Arthroleptis sp. 6</i>	x	x	x	x		x	x	x
<i>Arthroleptis sp. 6 bis</i>		x	x	x				
<i>Leptopelis boulengeri</i>	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Leptopelis brevirostris</i>	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Leptopelis calcaratus</i>	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Leptopelis millsoni</i>				x		x	x	x
<i>Leptopelis modestus</i>		x	x	x				
<i>Leptopelis ocellatus</i>	x	x	x	x	x	x		
<i>Leptopelis rufus</i>	x	x	x	x				
<i>Leptopelis sp. 1</i>	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Leptopelis sp. 2</i>		x	x		x	x	x	

TABLEAU II

	X	K-A	Ot.	On.	L	N	M	A
<u>Espèces sylvicoles</u>								
<i>Hyperolius acutirostris</i>	x		x		x			
<i>Hyperolius endjami</i>	x	x	x	x	x			
<i>Hyperolius koehleri</i>		x		x				
<i>Hyperolius ocellatus purpureus</i>		x	x	x	x	x	x	
" <i>Hyperolius</i> " <i>obstetricans</i>				x	x	x	x	x
" <i>Hyperolius</i> " sp. 7								x
<i>Afrixalus laevis</i>	x	x	x		x			
<i>Opisthonyx immaculatus</i>		x	x	x	x	x	x	
<i>Acanthixalus spinosus</i>	x	x	x		x			
Nombre d'espèces	32	39	40	32	31	26	18	14

Espèces de "fermbush"

<i>Xenopus fraseri</i>		x	x	x				x
<i>Aubria subsigillata</i>						x	x	x
<i>Phrynobatrachus hylasos</i>			x	x	x	x		
<i>Chironantis rufescens</i>		x	x		x	x	x	x
<i>Leptopelis aubryi</i>		x	x	x		x	x	x
<i>Hyperolius kuligae</i>			x	x		x	x	x
<i>Hyperolius platyceps</i>		x	x	x	x	x	x	x
<i>Afraxalus paradorsalis</i>		x	x	x	x	x	x	x

K., Kala; K-A., Kala-Afomo; Ot., Ototomo; On., Ongot; Z., Zamakoé; N., Nkoladzap-Ekombitié; M., Messam; A, Avcbe; x, présence; (x), espèces monticoles présentes.

Nombres d'espèces/genres	Nombre de genres
1	11
2	4
3	1
4	2
5	2
9	1

Comme on le voit, les genres mono- ou bispécifiques sont les plus nombreux : 15, pour 6 genres comprenant de 3 à 9 espèces (soit environ 60 % de l'ensemble des espèces). Il faut cependant souligner qu'il y a ici 2 cas bien différents :

- des genres tels que *Nectophryne*, *Dimorphognathus*, *Scotobleps*, *Trichobatrachus*, *Nyctibates*, *Opisthothylox* et *Acanthixalus* sont effectivement mono- ou bispécifiques ;
- d'autres sont des genres plurispécifiques représentés par 1 ou 2 espèces seulement soit dans le milieu, soit dans la région considérés : *Ptychadena* et *Hylarana* sont dans le premier cas, *Astylosternus* et *Leptodactylodon* dans le second.

Les genres *Leptopelis*, avec 9 espèces sylvoles, *Cardioglossa* et *Arthroleptis*, avec 5 espèces chacun, regroupent à eux seuls 19/51 espèces, soit 37 % du total.

La prépondérance de ces genres dans la faune sylvoles apparaîtra avec encore plus de relief si l'on remarque que, dans plusieurs des stations étudiées, la quasi-totalité de leurs espèces peuvent se rencontrer simultanément : 14/19 à Kala, 17/19 à Ongot, 18/19 à Ototomo et Kala-Afomo.

Au point de vue chorologique on constate que :

- 1— Un seul genre, *Bufo*, est largement répandu en dehors du domaine africain.
- 2— Un autre est représenté à la fois en Afrique et en Asie : *Hylarana*.
- 3— Les 19 autres genres sont exclusivement africains ; ils peuvent être répartis de la façon suivante :
 - a— Genres largement répandus au sud du Sahara : *Ptychadena*, *Phrynobatrachus*, *Arthroleptis*, *Leptopelis*, *Hyperolius*, *Afrrixalus*. Tous ces genres comprennent des espèces de milieux herbacés, de « farmbush » et de forêt ; *Leptopelis* et *Arthroleptis* renferment une majorité d'espèces sylvoles, alors que *Ptychadena* et, à un moindre titre, *Phrynobatrachus*, n'en comprennent qu'un petit nombre.
 - b— Genres répandus dans la totalité ou la majeure partie de la zone forestière équatoriale africaine ; ces genres sont uniquement sylvoles (certains comprennent aussi des espèces orophiles) :
 - *Conraua*, *Petropedetetes*, *Astylosternus* et *Cardioglossa* ont le plus grand nombre de leurs espèces dans la région nigéro-camerouno-gabonaise.
 - *Nectophryne*, *Opisthothylox* et *Acanthixalus* manquent dans le bloc forestier occidental.
 - c— Genres à distribution centrée sur le sud-ouest du Cameroun avec extensions dans l'extrême-est nigérian et dans l'ouest du Gabon jusqu'au Mayombe (élément camerouno-gabonais, AMIET, 1975) : *Dimorphognathus*, *Phrynodon*, *Scotobleps*, *Trichobatrachus*, *Nyctibates*, *Leptodactylodon* et « *Hyperolius* ».

Ces genres, souvent mono- ou paucispécifiques, morphologiquement et biologiquement très caractérisés, confèrent une forte originalité au peuplement sylvoles camerounais et plus particulièrement à celui des régions situées, à peu près, à l'ouest du méridien de Yaoundé. Ils représentent, avec les genres *Petropedetetes*, *Conraua* et *Cardioglossa*, particulièrement diversifiés au Cameroun, un fonds autochtone différencié probablement pendant la surrection de la Dorsale camerounaise et qui a pu se maintenir au cours des épisodes secs du Quaternaire dans des refuges situés sur la périphérie de la plaine camerounaise (AMIET, 1977, 1980, 1982).

A un niveau taxonomique plus élevé, celui des familles ou des sous-familles, le caractère fondamentalement africain de ce peuplement apparaît avec autant de netteté: seules les familles des *Pipidae* et des *Bufo*nidae et la sous-famille des *Raninae* sont représentées en dehors de l'Afrique; les sous-familles des *Phrynobatrachinae*, *Astylosterninae*, *Arthroleptinae* et *Hyperoliinae*, regroupant 40/51 espèces, soit 78 %, sont exclusivement africaines.

IV. — VARIATION DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE DANS LA RÉGION DE YAOUNDÉ

La richesse spécifique d'un territoire dépend à la fois de sa surface, de son histoire et de la diversité des biotopes qui y sont représentés.

Dans la région de Yaoundé, cette diversité est élevée. Elle permet la coexistence de plusieurs «groupes écologiques», c'est-à-dire d'ensembles d'espèces dépendant d'un même facteur écologique, ou d'une même combinaison de facteurs (le terme de «guildes», préconisé par BLONDEL 1979, pourrait s'appliquer aussi à ces groupes écologiques).

Pour la région de Yaoundé, on citera, à titre d'exemples, les principaux groupes écologiques suivants:

1 — Groupe des eaux courantes limpides peu profondes sur fond surtout rocheux, plus ou moins mélangé de sable et de gravier: *T. robustus*, *N. corrugatus*, *L. ventrimarmoratus*, *C. elegans*, *A. laevis*.

2 — Groupe des eaux courantes calmes, parfois un peu opaques ou brunes, sur fond finement sableux ou sablo-limoneux: *B. tuberosus*, *H. amnicola*, *S. gabonicus*, *A. batesi*, la plupart des *Cardioglossa* (*C. escalerae* uniquement sur berges sabluses), «*Hyperolius*» *obstetricans*, *O. immaculatus*, *L. rufus*.

3 — Groupe des grandes rivières à canopée «ouverte»: *C. goliath* (surtout endroits rocheux), *H. lepus* (près des eaux très calmes), «*Hyperolius*» sp. 7.

4 — Groupe des mares à feuilles dans les vallées des grandes rivières: *H. boettgeri*, *Ph. auritus*, *Pt. aequilicula*, *L. millsoni*.

5 — Groupe des bas-fonds marécageux avec marigots en sous-bois dense: *B. gracilipes*, *D. africanus*, *Ph. batesi*, la plupart des *Leptopeltis*, *H. ocellatus* et *H. endjami* (fourrés denses).

Le nombre et l'importance des groupes écologiques représentés dans un secteur donné se traduiront par une plus ou moins grande richesse de la faune: c'est ce qui explique les différences importantes dans les nombres d'espèces recensées dans les 8 stations du tableau II (de 14 à 40)¹. Précisons que les prospections ont été poursuivies longtemps après que la courbe d'accroissement du nombre d'espèces ait atteint l'horizontale dans chaque emplacement étudié: les différences entre les stations ne sont donc pas dues à des disparités dans les investigations.

Les indications suivantes, bien que succinctes, permettront de mieux apprécier l'influence des facteurs écologiques locaux dans la richesse faunistique des secteurs étudiés.

1 — Kala

Altitude: 800 m. Relief accidenté. Végétation: forêt d'aspect primaire à sous-bois assez dégagé, sans fourrés. Deux petites rivières limpides sur sable assez grossier. Formations rocheuses importantes: falaise de 10-20 m et chaos de gros blocs. Une zone plane de quelques dizaines de m² représente le seul faciès marécageux ou, plus exactement, mouilleux.

Faune relativement pauvre, caractérisée par la rareté des *Leptopeltis* (les espèces signalées sont représentées par de petits effectifs) et, d'une manière générale, des espèces recherchant un sous-bois dense. Les espèces propres aux cours d'eau limpide et aux biotopes rupestres sont en revanche bien représentées. Noter la présence de 3 espèces «monticoles» (*Wern. preussi*, *Wolt. parvipalmata* et *P. parkeri*).

¹ Les batrachocénoses forestières ne sont pas toujours constituées exclusivement d'espèces sylvoicoles: certaines espèces, d'ordinaire inféodées aux brousses secondaires, peuvent y participer localement, ces espèces ont été mentionnées à part dans le tableau II et ne seront pas prises en considération dans ce travail.

TABLEAU III. — Batrachofaune sylvoicole de 3 régions du Cameroun.

	N	Y	S-E
<i>Hymenochirus boettgeri</i>	/	x	/
<i>Bufo camerunensis</i>	/	x	x
<i>Bufo gracillipes</i>	x	x	x
<i>Bufo latifrons</i>	x		
<i>Bufo superciliaris</i>	/	x	x
<i>Bufo tuberosus</i>	x	x	x
<i>Nectophryne afra</i>	x	x	/
<i>Nectophryne batesi</i>	/	x	/
<i>Conraua crassipes</i>	x	x	x
<i>Conraua goliath</i>	x	x	
<i>Conraua robusta</i>	x		
<i>Ptychadena aequiplicata</i>	x	x	x
<i>Hylarana amnicola</i>	x	x	x
<i>Hylarana asperrima</i>	x		
<i>Hylarana lepus</i>	x	x	x
<i>Phrynobatrachus auritus</i>	x	x	x
<i>Phrynobatrachus batesi</i>	x	x	x
<i>Phrynobatrachus cornutus</i>	x	x	x
<i>Dimorphognathus africanus</i>	x	x	x
<i>Dimorphognathus sp.</i>			x
<i>Phrynodon s. ssp./s. sandersoni</i>	x	x	
<i>Petropedetes camerunensis</i>	x		
<i>Petropedetes newtoni</i>	x	x	
<i>Scotobleps gabonicus</i>	x	x	
<i>Astylosternus diadematus / batesi</i>	x	x	x
<i>Astylosternus fallax</i>	x		
<i>Astylosternus laurenti</i>	x		
<i>Trichobatrachus robustus</i>	x	x	
<i>Nyctibates corrugatus</i>	x	x	
<i>Leptodactylodon ovatus / ventrimarmoratus</i>	x	x	
<i>Cardioglossa elegans</i>	x	x	
<i>Cardioglossa escalerae</i>		x	x
<i>Cardioglossa gracilis</i>	x	x	x
<i>Cardioglossa leucomystax</i>	x	x	x
<i>Cardioglossa nigromaculata / gratiosa</i>	x	x	x
<i>Arthroleptis adelphus</i>	x	x	x
<i>Arthroleptis taeniatus</i>	x	x	x
<i>Arthroleptis variabilis</i>	x	x	x
<i>Arthroleptis sp. 6</i>	x	x	x
<i>Arthroleptis sp. 6 bis</i>	x	x	x
<i>Arthroleptis sp. 5</i>	x		
<i>Arthroleptis sp. 10</i>			x
<i>Arthroleptis sp. 11</i>			x
<i>Leptopelis boulengeri</i>	x	x	x
<i>Leptopelis brevirostris</i>	x	x	x
<i>Leptopelis calcaratus</i>	x	x	x
<i>Leptopelis millsoni</i>	x	x	x
<i>Leptopelis modestus esp.</i>		x	/
<i>Leptopelis ocellatus</i>		x	x
<i>Leptopelis rufus</i>	x	x	

TABLEAU III

	N	Y	S-E
<i>Leptopelis</i> sp. 1	x	x	x
<i>Leptopelis</i> sp. 2		x	x
<i>Hyperolius acutirostris</i>	x	x	
<i>Hyperolius endjami</i>	x	x	
<i>Hyperolius koehleri</i>	x	x	
<i>Hyperolius mosaicus</i>			x
<i>Hyperolius o. ocellatus / o. purpurescens</i>	x	x	x
" <i>Hyperolius</i> " <i>obstetricans</i>	x	x	x
" <i>Hyperolius</i> " sp. 7	x	x	x
<i>Afrrixalus laevis</i>	x	x	x
<i>Opisthoxylax immaculatus</i>	x	x	x
" <i>Hyperolius</i> " <i>krebsi</i>	x		
<i>Acanthixalus spinosus</i>	/	x	x
Nombre d'espèces	55	51	42

N., Nkongsamba; Y., Yaoundé; S-E, Sud-Est; .../... (au milieu des noms d'espèces), espèces ou sous-espèces vicariantes; / (dans les colonnes), présence très probable mais non vérifiée; x, présence vérifiée.

TABLEAU IV

Nombre d'espèces et de genres dans quelques biomes du Cameroun	Nombre d'espèces	Nombre de genres
Forêts de l'étage submontagnard, région de Nkongsamba : espèces "monticoles" et orophiles (espèces planitiaires : 10)	26	11
Savanes soudanaises d'altitude, région de Ngabundéré (espèces des forêts-galeries non comprises)	29	11
Steppes et yaérés, région de Mara (Nord-Cameroun)	26	13
Étage afro-subalpin, massifs centraux de la dorsale camerounaise	9	6

2 — Kala-Afomo.

Altitude : 750 m. Zone plate, localement marécageuse, parcourue par une petite rivière à courant plat. Quelques petits faciès rocheux isolés. Végétation : forêt secondaire à sous-bois dense et enchevêtré, passant à des brousses culturales hautes et touffues.

La plupart des espèces des petits marécages forestiers peu profonds sont représentées ici, de même que les espèces se développant dans les petites rivières à cours lent.

3 — Ototomo.

Altitude : 700-750 m. Deux secteurs assez différents sont réunis sous ce nom : — vallée d'une rivière large de 5 à 10 m mais peu profonde, à cours lent, sur fond sableux ; — thalweg rocheux avec sources. Végétation : forêt secondaire haute à aspect primaire par endroits, dense et touffue localement. Quelques faciès marécageux près de la rivière, avec trous d'extraction de sable.

Faune très riche en raison de la diversité des biotopes. Malgré la présence de milieux favorables, *N. corrugatus* et *L. ventrimarmoratus* manquent dans ce secteur, qu'ils ne semblent pas avoir atteint, contrairement à *S. gabonicus*, qui a là un de ses avant-postes orientaux.

4 — Ongot.

Altitude : 720 m. Le plus hétérogène et le plus secondarisé des 8 secteurs étudiés. Zone plate, marécageuse, bordée par une rivière de 3-5 m de large assez profonde, à fond sableux ou limoneux. Un petit affleurement rocheux. La végétation arborescente est localisée le long de la rivière ; ailleurs, elle se présente sous forme de petits bouquetons noyés dans une brousse dense surtout herbacée.

Plusieurs espèces recensées n'ont été trouvées qu'en petit nombre d'individus (*C. elegans*, *L. millsoni*, par exemple), probablement en raison du caractère très dégradé de la végétation. Plusieurs espèces typiques du «farnbush» n'ont pas été reportées dans le tableau II, mais peuvent être assez abondantes (*Leptopelis notatus* par exemple).

5 — Zamakoé.

Altitude : 650 m. Petite rivière sur sable fin et gravier, coulant dans une zone plate assez marécageuse. Forêt secondaire à sous-bois dense ou très dense.

La composition de la faune est très représentative du peuplement de l'ensemble du plateau sud-camerounais en dehors des zones de collines. *Phrynodon sandersoni* et *Hyperolius endjami* sont ici sur leur limite orientale de distribution.

6 — Nkoladzap-Ekombitié.

Altitude : 650 m. On a réuni ici des relevés effectués le long de deux cours d'eau distants de quelques kilomètres, mais dans des environnements identiques : forêt secondaire très dense, avec beaucoup de fourrés et de lianes, la canopée discontinue par endroits. Les deux rivières, larges de 1 à 3 m, profondes de 0,5 m au plus, ont une eau très brune et coulent sur fond de sable fin. De part et d'autre des rivières, zone très marécageuse en saison de pluies, mais les deux rivières peuvent tarir lors des saisons sèches les plus rigoureuses.

En ce qui concerne la batrachofaune, même remarque que pour Zamakoé.

7 — Messam.

Altitude : 640 m. Vallée plate d'une grande rivière à eau noire. Forêt secondaire dense plus ou moins dégradée, avec nombreuses mares peu profondes en saison des pluies. Canopée largement ouverte de part et d'autre de la rivière.

Faune appauvrie par l'absence de la plupart des espèces inféodées aux petits cours d'eau coulant en sous-bois.

8 — Avebe.

Altitude : 630 m. Risive et zone inondable sur la rive droite de la rivière Soo, large de plusieurs dizaines de

mètres. Plusieurs affleurements rocheux émergés aux basses eaux. Forêt peu élevée, à sous-bois clairsemé.

Faune sylvoicole pauvre et spécialisée, presque limitée à 2 groupes écologiques, celui des grandes rivières (*C. goliath*, *H. lepus*, « *Hyperolius* » sp. 7) et celui des mares à feuilles (*Ph. auritus*, *Pt. oecuplicata*), auxquels s'ajoutent des espèces vivant d'ordinaire en milieu plus ou moins ouvert mais pouvant être ici particulièrement abondantes dans la forêt inondable (*L. aubryi*, *L. notatus*, *H. kuligae*, *Ch. rufescens*, etc.).

V. — LA RICHESSE SPÉCIFIQUE DE LA BATRACHOFAUNE SYLVOICOLE DANS D'AUTRES RÉGIONS DU CAMEROUN

La comparaison des richesses spécifiques en divers points de la zone forestière camerounaise est difficile car les recherches sur le terrain n'y ont pas été aussi fréquentes et suivies que dans la région de Yaoundé. Nous tenterons cependant une approche en comparant les batrachofaunes du Sud-Est et de la région de Nkongsamba à celle de la région de Yaoundé (Tabl. III).

Dans le Sud-Est (soit à l'est du 13° méridien et au sud du 4° parallèle), les conditions physiographiques et climatiques sont assez homogènes pour autoriser le regroupement des résultats obtenus en plusieurs points d'une surface considérablement plus étendue que la région de Yaoundé: cette augmentation de surface devrait compenser, au moins partiellement, l'insuffisance des recensements effectués dans chacune des localités visitées.

Sur toute l'étendue de ce vaste secteur, 38 espèces sylvoicoles ont été répertoriées. Si l'on y ajoute quelques espèces qui n'y ont pas été observées mais qui doivent sûrement y exister, la liste s'élève à 42 espèces.

La richesse spécifique de la batrachofaune sylvoicole est donc plus faible dans le Sud-Est que dans la région de Yaoundé; elle est aussi systématiquement moins diversifiée, puisqu'elle ne comprend que 16 genres seulement.

La faune de la région de Nkongsamba a déjà fait l'objet d'une monographie (AMJET, 1975). La superficie du territoire disponible pour les espèces sylvoicoles planitiaires, seules considérées ici, est plus faible que dans la région de Yaoundé, en raison de l'étendue importante occupée par les reliefs supérieurs à 1000 m.

Dans notre travail de 1975, le nombre des espèces sylvoicoles, *Pipidae* exclus, était estimé à 50. En fait, une meilleure connaissance des *Arihrolepis*, quelques espèces supplémentaires trouvées depuis, et la forte probabilité de la présence de quelques autres, amènent le total à 55 espèces, réparties en 24 genres.

La richesse spécifique est donc plus élevée ici que dans la région de Yaoundé.

Il ressort de ce qui précède que le nombre des espèces sylvoicoles d'Anoures est plus élevé dans l'ouest que dans l'est du pays, la région de Yaoundé occupant à ce point de vue une situation intermédiaire. Comment expliquer ce phénomène?

1 — Par des causes écologiques actuelles, et plus précisément par la moins grande diversité des biotopes dans la portion sud-est du territoire. Les petits cours d'eau rapides sur fond rocheux, entrecoupés de cascades, y sont rares, car la topographie est peu accidentée; lorsque des biotopes de ce type existent, ils sont trop distants les uns des autres pour avoir pu être colonisés de proche en proche à partir du centre de diversification des espèces les plus rhéophiles, point sur lequel on reviendra plus loin.

En revanche, dans la partie ouest du pays, au relief très accidenté (et bénéficiant de surcroît de précipitations abondantes), les espèces rhéophiles ont à leur disposition une profusion de biotopes favorables.

2 — Par des causes paléogéographiques et paléoclimatiques: de nombreux indices, qu'il est impossible d'exposer ici (voir AMJET, 1975, 1977, 1980), permettent de supposer que la partie du territoire camerounaise située à l'ouest du cours inférieur de la Sanaga (et peut-être surtout les premiers reliefs entourant la basse plaine côtière) a constitué une importante zone de refuge pour la végétation et la faune forestière lors des phases sèches du Quaternaire. Ce rôle de refuge a été d'autant plus important que c'est très probablement dans le même secteur, dominé par les reliefs de la Dorsale camerounaise, que s'étaient différenciés longtemps

auparavant les genres endémiques, généralement associés aux eaux courantes, qui constituent l'élément le plus original de la faune camerounaise. Cette région du Cameroun est restée, à l'heure actuelle, un centre important d'endémisme spécifique (avec, entre autres, *C. robusta*, *H. asperima*, *P. camerounensis*, *A. laurenti* et *fallax*).

La région de Nkongsamba bénéficie donc d'une heureuse conjonction de facteurs historiques et actuels qui a permis à la fois la diversification et le maintien d'une riche faune batrachologique.

Grâce à la topographie très accidentée de sa partie ouest, dont les reliefs sont en continuité avec l'abrupt occidental du Plateau sud-camerounais, la région de Yaoundé a pu profiter des dernières irradiations de ce foyer de peuplement, comme le montre l'existence de tous les genres d'*Astylosterninae*, des genres *Petropedetes* et *Phrynodon*, de *Conraua goliath* et *Cardioglossa elegans*. Il est d'ailleurs significatif que dans les collines des environs d'Awae, à quelques dizaines de kilomètres seulement à l'est de Yaoundé, cet élément soit déjà très appauvri, limité probablement au seul *P. newtoni*.

Ce fait illustre les difficultés de progression vers l'est rencontrées par cette faune ouest-camerounaise et nous rejoignons ici l'interprétation donnée plus haut de la relative pauvreté de la batrachofaune sylvicole du Sud-Est du Cameroun.

VI. — COMPARAISON AVEC D'AUTRES BIOMES

Même si la richesse spécifique de la batrachofaune sylvicole est susceptible de variations relativement importantes, à l'échelle de la région comme à celle de l'ensemble de la zone forestière, il reste que cette richesse spécifique est nettement supérieure à celle des autres biomes représentés sur le territoire camerounais. Les données numériques réunies dans le tableau IV permettront de mieux apprécier cette caractéristique fondamentale du peuplement forestier, valable non seulement pour les Anoures mais aussi pour de nombreux groupes zoologiques représentés dans la forêt dense tropicale humide.

BIBLIOGRAPHIE

- AMIET (J. L.), 1975. — Ecologie et distribution des Amphibiens Anoures de la région de Nkongsamba (Cameroun). *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, 20, 33-107.
- 1977. — Les *Astylosternus* du Cameroun (*Amphibia Anura, Astylosterninae*). *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, 23/24, 99-228.
- 1980. — Révision du genre *Leptodactylon* Andersson (*Amphibia Anura, Astylosterninae*). *Ann. Fac. Sc. Yaoundé*, 27, 69-224.
- à paraître. — Un essai de cartographie des Anoures du Cameroun. *Alytes*.
- BLONDEL (J.), 1979. — Biogéographie et Ecologie. Masson, Collection d'Ecologie, 15, 173 p.
- SCHOTZ (A.), 1967. — The Treefrogs (Rhacophoridae) of West Africa. *Spolia zool. Mus. haun.*, 25, 1-346.

LES AMPHIBIENS ANOURES DE LA FORÊT GUYANAISE (RÉGION DE TROIS SAUTS, GUYANE FRANÇAISE)

Jean LESCURE

Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), Muséum national d'Histoire naturelle, 57 rue Cuvier, 75005 PARIS.

SUMMARY

It has been claimed that the Andes foot hills in NW Amazonia have the most diverse fauna in south America, or even in the world. As far as Anura are concerned, the French Guyanese forest appears to be almost as species rich as the ecuadorian Amazonia because of a high proportion of endemics (34 %). Compared with the guyano-amazonian forest, the african rain forest has fewer species. Spatial partitioning within the forest follows approximately the same pattern in both continents, but Africa includes more running water species (Ranidae) and America more terricolous (Leptodactylidae), burrower (Microtylidae) and perhaps tree-dwelling species (Hylidae). Reproductive behaviour is less diversified in Africa, but no viviparous species occurs in South America.

I. — RICHESSE SPÉCIFIQUE

Pour nous rendre compte de la richesse spécifique en Anoures sylvicoles dans la région guyanaise, nous avons choisi le secteur de Trois Sauts (Guyane française) parce que des récoltes suffisamment exhaustives ont pu y être effectuées. Nous sommes allés à Trois Sauts en janvier 1971, février 1973 (Missions CNRS) et avril 1976 (Mission Muséum) et y avons fait des recherches très fructueuses avec l'aide des Indiens Wayâpis. Nous avons pu aussi y réaliser une minutieuse enquête ethnozoologique sur les Amphibiens dans l'Univers Wayâpi avec les ethnologues P. et F. GRENAND (LESCURE *et al.*, 1980).

Les villages Zidok, Pina et Trois Sauts des Wayâpis sont situés à une altitude de 250 m environ dans la partie orientale des Guyanes sur la rive gauche de l'Oyapock, large encore d'une cinquantaine de mètres, à 60-70 km de la ligne de partage des eaux dite du Tumuc-Humac. Toute la région est recouverte par la forêt primaire, à part les parcelles d'anciens abattis, où la forêt se régénère, et les terrains de culture.

Nous considérons comme Anoures sylvicoles, les espèces vivant dans tous les microbiotopes de la forêt primaire, y compris les lisières au bord d'un fleuve ou d'une rivière, et de la forêt secondaire, très réduite et complètement entourée par la forêt primaire à Trois Sauts. Les espèces récoltées en forêt secondaire sont celles des micromilieux ouverts de la forêt primaire tels que chablis, bords de sentier ou de cours d'eau (criques).

Nous avons pris en compte dans notre liste de la région de Trois Sauts les espèces que nous y avons effectivement récoltées en forêt, trois espèces, *Osteocephalus buckleyi*, *Synapturanus mirandaribeiroi* et *Leptodactylus knudseni*, capturées non loin de là entre Camopi et le village Pina, et sept espèces trouvées en forêt guyanaise à l'est comme à l'ouest de Trois Sauts et qui y sont sûrement présentes: *Adenomera hylaedactyla*, *Lithodytes lineatus*, *Hamptophryne boliviana*, *Eleutherodactylus inguinalis*, *E. gutturalis*, *Adelophryne gutturosa* et *Chiasmocleis hudsoni*. Nous avons compté aussi deux espèces de palmeraies et de bois

Liste des Anoures sylvicoles de la région de Trois Sauts.

	R	E	H	R
PIPTIDAE				
<i>Pipa pipa</i>	A	aq	es	pha
LEPTODACTYLIDAE				
<i>Adenomera andreae</i>	A	te	li cr	net
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	A	te		net
<i>Ceratophrys cornuta</i>	A	te	ti	aq
<i>Eleutherodactylus chiastonotus</i>	G	te ar	ch li	dd
<i>Eleutherodactylus gutturalis</i>	G	te	li li	dd
<i>Eleutherodactylus inguinalis</i>	G	te	li	dd
<i>Eleutherodactylus marmoratus</i>	E A	te ar	li	dd
<i>Eleutherodactylus zeuctotylus</i>	A	te	ro tr	dd
<i>Eleutherodactylus sp. 1</i>	G	te	li	dd
<i>Leptodactylus mystoceus</i>	A	te	ti	ne
<i>Leptodactylus knudseni</i>	A	te	li tr	ne
<i>Leptodactylus pentadactylus</i>	L	te	li tr	ne
<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	A	te	ti	ne
<i>Leptodactylus rugosus</i>	G	te	ro cr	ne
<i>Leptodactylus stenodema</i>	A	te	tr	ne
<i>Leptodactylus wagneri</i>	L	te	ti	ne
<i>Lithodytes lineatus</i>	A	te	tr	inc
<i>Physalaemus petersi</i>	A O R	sa	es ti	ne
<i>Adelophryne gutturosa</i>	G	te	li	dd ?
DENDROBATIDAE				
<i>Colostethus beebei</i>	G	te	ch li	pht
<i>Colostethus sp. 1</i>	E A	te	li cr	pht
<i>Dendrobates pictus</i>	A	te	li	pht
<i>Dendrobates quinquevittatus</i>	A O R	ar te	ch cr	pht
<i>Dendrobates tinctorius</i>	G	te ar	li	pht
<i>Dendrobates femoralis</i>	A	te	ch li	pht
BUFONIDAE				
<i>Allophryne ruthveni</i>	G	te	ti	aq
<i>Atelopus spumarius hoogmoedi</i>	E A	te	be cr	aq
<i>Bufo guttatus</i>	E A	te	be	aq
<i>Bufo typhonius</i>	A	te	li	aq
<i>Bufo sp. 1 (gr. typhonius)</i>	G	te	li	aq
<i>Dendrophryniscus minutus</i>	A	te	ch	aq

Légendes:

R, répartition; E, étho-écologie; H, habitat; R, reproduction; A, amazonien; EA, est-amazonien; G, endémique des Guyanes; AOR, amazonien et partie orientale des Guyanes; L, à large distribution; aq, aquatique; te, terrestre; ar, arboricole; sa, semi-aquatique; fo, fouisseur; es, eau stagnante; li, litière; ti, terrain inondable; ch, chablis;

HYLIDAE

<i>Hyla boans</i>	L	ar	ab be	as
<i>Hyla cf boesemani</i>	G	ar	vb ti	aq
<i>Hyla brevifrons</i>	A O R	ar	ti	ae
<i>Hyla calcarata</i>	A	ar	be	aq
<i>Hyla dentex</i>	G	ar		inc
<i>Hyla fasciata</i>	A	ar	be	aq
<i>Hyla geographica</i>	A	ar	be	aq
<i>Hyla granosa</i>	A	ar	vb ti	aq
<i>Hyla leucophyllata</i>	A	ar	vb ti	ae
<i>Hyla multifasciata</i>	E A	ar	ti	aq
<i>Hyla ornaticissima</i>	G	ar	be ti	inc
<i>Hyla proboscidea</i>	G	ar	be ti	ae
<i>Hyla sp. 1</i>	G	ar	ca	inc
<i>Hyla sp. 2</i>	G	ar	ti	inc
<i>Hyla sp. 3</i>	G	ar		inc
<i>Hyla sp. 4 (gr rubra)</i>	G	ar	ti	aq
<i>Osteocephalus buchleyi</i>	A	ar	ab	aq
<i>Osteocephalus leporicuri</i>	A	ar	ab	aq
<i>Osteocephalus taurinus</i>	A	ar	ab	aq
<i>Osteocephalus sp. 1</i>	E A	ar		as
<i>Phyllomedusa bicolor</i>	A	ar	ca	ae
<i>Phyllomedusa tomopterna</i>	A	ar	ab ca	ae
<i>Phyllomedusa vaillantii</i>	A	ar	ab ca	ae
<i>Phrynohias resinificatrix</i>	E A	ar	ca	as
<i>Phrynohias venulosa</i>	L	ar	ab be	aq

CENTROLENIDES

<i>Centrolenella taylori</i>	G	ar	ab be	ae
<i>Centrolenella oyampiensis</i>	G	ar	ab be	ae

MICROHYLIDES

<i>Chiasmocleis shudikarensis</i>	E A	fo	ti	aq
<i>Chiasmocleis hudsoni</i>	G	fo	ti	inc
<i>Hamptophryne boliviana</i>	A	fo	ti	aq
<i>Otophryne robusta</i>	G	fo	ro cr	inc
<i>Synapturanus mirandaribeiroi</i>	G	fo	ti	tt

RANIDES

<i>Rana palmipes</i>	L	saq	be	aq
----------------------	---	-----	----	----

ll, lisière et layon; tr, terrier; ro, cavité sous roche; vb, végétation basse; ab, arbre; ca, canopé; be, berge de rivière et fleuve; cr, crique et abords; aq, aquatique; as, dans un milieu aquatique spécial; ae, au-dessus du sol; ne, dans un nid d'écume; net, nid d'écume terrestre; tt, dans le sol avec têtards terrestres; dd, développement direct; pha, phorésie en milieu aquatique; pht, phorésie en milieu terrestre; inc, inconnue.

marécageux de la zone côtière. *Phrynohyla venulosa* et *Hyla multifasciata*, formellement reconnues par les Wayâpi comme existantes à Trois Sauts mais qui y sont très rares (LESCURE *et al.*, 1980). Ces deux Rainettes vivent dans les arbres et le rideau de végétation au bord de l'Oyapock, ce sont donc des espèces de forêt secondaire qui pénètrent en lisière de forêt primaire en longeant les rives des fleuves.

D'autres espèces comme *Hyla calcarata*, *H. fasciata* et *H. geographica* vivent aussi dans le rideau de végétation au bord de l'Oyapock, mais je les ai capturées également à plusieurs reprises le long des plus petits cours d'eau, les criques, en pleine forêt. Le cas d'*Hyla leucophyllata* est plus complexe : je l'ai trouvée à Trois Sauts et au village Pina sur des plantes herbacées héliophiles ou des buissons dans ou au bord des mares situées en forêt mais qui ne sont pas surmontées d'une voûte de végétation, non loin des berges de l'Oyapock. DUELLMAN (1978) dit l'avoir rencontrée en forêt secondaire et HOOGMOED (1979) la considère comme une espèce de forêt ou de lisière. Nous n'avons pas compté dans les espèces forestières les espèces anthropophiles, *Bufo marinus* et *Hyla rubra*, que l'on ne voit jamais en forêt mais dans les cours de villages et les cases.

Toutes les espèces d'Anoues de la forêt guyanaise ne sont pas présentes à Trois Sauts. Cette localité, bien que très représentative de ce milieu, est située biogéographiquement dans l'intérieur des Guyanes et dans sa partie orientale. Une espèce de la forêt subcôtière de la Guyane française et de l'Amapa comme *Atelopus flavescens* n'y est pas mais elle y est remplacée par son espèce vicariante, *Atelopus spumarius* Hoogmoedi.

Les espèces guyanaises de forêt d'altitude existant seulement dans l'ouest des Guyanes (Mt. Roraima, Tepuis du sud du Venezuela, Mt. Kanaima en Guyana), celles qui sont endémiques de la forêt basse sont presque toutes dans le Haut-Oyapock, excepté quelques espèces inféodées uniquement aux zones occidentales et centrales des Guyanes et celles à aires très restreintes. Ainsi, je n'ai pas trouvé *Colostethus degranvillei* dans la région de Trois Sauts alors que j'ai parcouru son biotope, notamment sur les pentes de la montagne Saint Marcel, que je l'ai récolté à Saül, Roura, Cacao, au mont Attachi-Bacca et qu'HOOGMOED (comm. pers.) l'a trouvé au Surinam. C'est peut-être une espèce de la zone centrale des Guyanes car il n'a pas été signalé en Amapa. Les espèces à aires réduites sont par exemple : *Dendrobates azureus*, une forme vicariante de *D. tinctorius*, limitée aux parcelles de forêt isolées au milieu de la savane de Sipaliwini (Surinam), *Phyllobates pulchripectus*, connu seulement de Serra do Navio (Amapa) mais qui pourrait exister à Trois Sauts.

Trois espèces amazoniennes, *Dendrobates quinquevittatus*, *Hyla brevifrons* et *Physalaemus petersi*, atteignent la partie orientale des Guyanes, dont Trois Sauts, mais sont absentes de l'ouest de la Guyane française, du Surinam et de Guyana (LESCURE, 1975).

Sur les 65 espèces d'Anoues sylvoles, regroupées dans 25 genres et 8 familles, présentes à Trois Sauts, 22 (34 %) sont endémiques des Guyanes, 9 (14 %) sont connues des Guyanes et de l'est amazonien, 29 (44 %) sont amazoniennes mais trois d'entre elles occupent seulement la partie orientale des Guyanes, et 5 (8 %) sont largement distribuées dans l'Amérique tropicale. La forte proportion d'espèces endémiques prouve l'existence d'un centre de spéciation guyanais, qui a dû fonctionner lors des phases de climat sec dans un refuge forestier situé en grande partie dans la sous-région orientale des Guyanes (LESCURE, 1977; DESCAMPS *et al.*, 1978)¹. Ce centre fut sans doute le plus important du complexe guyano-amazonien après celui des contreforts des Andes en Amazonie équatorienne.

On a affirmé volontiers que cette région des contreforts des Andes était de loin la plus riche en espèces de l'Amérique du Sud. Les résultats de nos recherches en Guyane nous incitent à minimiser de tels propos pour les Anoues sylvoles lorsqu'ils sont comparés aux récoltes exhaustives de DUELLMAN (1978) à Santa Cecilia, une localité située à une altitude de 340 m et à 40 km des Andes dans la province du Napo en Equateur. 87 espèces d'Anoues ont été capturées à Santa Cecilia, or 14 d'entre elles n'ont pas été trouvées en forêt mais dans des milieux ouverts : savanes anthropiques, marécages herbacés, bras morts de rivière («lagos»), des biotopes équivalents aux savanes et aux marécages de la côte guyanaise. Mon expérience de la plupart des espèces vivant à Santa Cecilia, grâce à nos missions CNRS en Amazonie colombienne, péruvienne et brésilienne ainsi que les commentaires de DUELLMAN (1978) m'ont permis de distinguer les espèces forestières

¹ Nous entendons la région guyanaise au sens de ces auteurs ou même de BOYÉ et RÉAUD (1979), mais non d'HOOGMOED (1979).

de cette région selon les critères utilisés pour les espèces guyanaïses.

73 espèces sylvicoles, classées dans 27 genres et 8 familles, existent à Santa Cecilia, soit 8 seulement de plus qu'à Trois Sauts (cf. Tableau I). Il y a 20 genres et 30 espèces, dont les 5 à vaste distribution, communs aux deux localités. Les genres présents seulement autour de Trois Sauts sont: *Allophryne*, *Adelophryne*, *Atelopus*, *Otophryne* et *Synapturanus*; ceux propres à Santa Cecilia sont: *Edalorhina*, *Ischnocnema*, *Vanzolinius*, *Hemiphractus*, *Nietymantis*, *Ctenophryne* et *Syncope*. Si on applique la formule de DUELLMAN (1966) calculant l'indice de similitude faunistique entre deux localités, on a: $FRF = 2C / N_1 + N_2 = 0,43$, C étant le nombre d'espèces communes aux deux localités, N_1 et N_2 le nombre d'espèces dans chacune des deux localités (FRF: Faunal Ressemblance Factors).

Le tableau I indiquant le nombre d'espèces sylvicoles par famille à Trois Sauts et à Santa Cecilia nous montre qu'ils sont voisins dans les deux contrées, excepté chez les Leptodactylidés: 29 à Santa Cecilia et 19 à Trois Sauts. Cette différence est due aux *Eleutherodactylus*: 16 espèces à Santa Cecilia et 6 à Trois Sauts. Pourquoi un tel écart? Suivant LYNCH (1980) le nombre d'espèces d'*Eleutherodactylus*, un genre qui s'est beaucoup diversifié dans les Andes grâce à son développement direct, va en diminuant d'ouest en est de l'Amazonie. Nous-même en avons encore récolté 11 espèces à Colonia, au nord de Pebas dans le centre du nord-ouest de l'Amazonie (LYNCH et LESCURE, 1980), mais il n'en existe plus que 2 ou 3 espèces dans la région de Manaus. Le plus grand nombre d'*Eleutherodactylus* est donc la seule cause de la richesse un peu plus élevée en espèces d'Anoures sylvicoles à l'extrême nord-ouest de l'Amazonie par rapport à la région guyanaïse.

On dit volontiers que la faune d'Amérique du Sud est plus riche que celle d'Afrique tropicale. Si on considère les Anoures des forêts en dessous de 1000 m, cette affirmation s'avère exacte: vis-à-vis des 73 espèces de Santa Cecilia et des 65 de Trois Sauts, on ne compte que 51 espèces dans le massif de Yaoundé, 55 à Nkongsamba et 42 dans le sud-est, au Cameroun (AMIET, 1985), 45 dans les régions de Makokou et M'Passa au Gabon (BROSSET et KNOEPFFLER, comm. pers.), 45 dans la forêt Thai en Côte d'Ivoire (MORÈRE, comm. pers.) et 3 dans la région du Mont Nimba en Guinée (LAMOTTE, comm. pers.; cf. Tableau II). Le nombre de collecteurs et le temps de récolte ayant été moins importants dans certains secteurs africains qu'en Amérique du Sud, il est possible que quelques espèces y soient encore trouvées. Cela n'infirme en rien la différence très significative entre le nombre d'espèces d'Anoures sylvicoles en Amérique et en Afrique tropicales.

Huit familles d'Anoures sont présentes dans la région de Trois Sauts et à Santa Cecilia sur les onze d'Amérique du Sud: les Pipidés, les Leptodactylidés, les Dendrobatidés (ou Phyllobatidés), les Bufonidés, les Hylidés, les Centrolenidés, les Microhylidés et les Ranidés. Quatre sont communes à l'Amérique du Sud et à l'Afrique tropicale: les Pipidés, les Bufonidés, les Ranidés et les Microhylidés; à l'exception de la dernière, elles existent dans les forêts du Gabon, du Cameroun ou de Côte d'Ivoire, en compagnie des Hyperoliidés et des Hemisidés.

TABLEAU I.— Nombre d'espèces d'Anoures sylvicoles à Trois Sauts (Guyane française) et à Santa Cecilia (Equateur).

	Trois Sauts	Santa Cecilia
Pipidés	1	1
Leptodactylidés	19	29
Dendrobatidés	6	5
Bufonidés	6	3
Hylidés	25	26
Centrolenidés	2	2
Microhylidés	5	6
Ranidés	1	1
Total	65	73

Les Pipidés sont une famille très ancienne, commune aux seules régions tropicales de l'Afrique et de l'Amérique du Sud. Les Bufonidés, notamment le genre *Bufo*, terrestre et venimeux, sont originaires de la partie américaine du Gondwana avant la séparation de l'Amérique et de l'Afrique; ils ont envahi le monde entier excepté Madagascar et les contrées à l'est de la ligne Wallace. Les Microhylidés, dont beaucoup sont fousseurs, se sont répartis dans toutes les régions tropicales du monde à partir de la zone équatoriale du Gondwana, peut-être de l'Inde (LAURENT, 1979), ils n'ont pas pénétré dans les forêts d'Afrique équatoriale et occidentale mais ils sont dans les forêts d'altitude de Tanzanie. Les Ranidés, qui comprennent maintenant les Rhacophorinés (LAURENT, 1979), et en particulier le genre *Rana*, ont surgi en Asie et ont envahi l'Afrique, l'Eurasie, l'Amérique du Nord et ne sont parvenus en Amérique du Sud qu'après la formation de l'isthme de Panama où ils ne sont représentés que par une seule espèce, *Rana palmipes*. Les Hyliidés, nés en Amérique du Sud, s'y sont largement diversifiés, ont pénétré en Amérique du Nord, en Eurasie et ont pu atteindre l'Afrique du Nord, ils semblent n'avoir jamais pris pied en Afrique subsaharienne, soit parce qu'ils sont assez récents, soit parce que d'autres Rainettes, des Hyperoliidés et des Rhacophorinés, y vivaient et leur en interdisaient l'accès écologique (LAURENT, 1979). Les Hyperoliidés, les Anoures les plus nombreux en Afrique avec les

TABLEAU II. — Nombre d'Anoures sylvoles dans différentes régions d'Amérique et d'Afrique tropicales.

Régions	Familles	Genres	Espèces
Trois Sauts (Guyane française)	8	25	65
Santa Cecilia (Equateur)	8	27	72
Yaoundé (Cameroun)	4	21	51
Nkongsamba (Cameroun)	4	24	55
Bassin de l'Ivindo (Gabon)	4	20	45
Forêt Thai (Côte d'Ivoire)	4	15	45
Forêt Mt-Nimba (Guinée)	5	19	50

Ranidés, constituent une famille essentiellement africaine, mais avec un genre aux Seychelles et quelques espèces à Madagascar. Les Hemisidés sont une petite famille du complexe ranôide qui a un seul genre, *Hemisus*: ces petits Batraciens fousseurs sont propres à l'Afrique subsaharienne comme les Hyperoliidés. Les Dendrobatidés (ou Phyllobatidés), les Leptodactylidés *sensu stricto* et les Centrolenidés sont des familles exclusivement néotropicales.

II. — PARTAGE DE L'ESPACE FORESTIER PAR LES AMPHIBIENS

Les Amphibiens adultes, qui ne séjournent pas continuellement dans l'eau ou qui n'en sont pas totalement affranchis pour se reproduire, occupent deux espaces bien distincts au cours de leur cycle annuel: le point d'eau où ils se reproduisent et le biotope non aquatique mais humide où ils vivent le reste du temps, d'où l'importance, pour ces vertébrés, des milieux aquatiques courant ou stagnant et de leurs abords.

Dans la forêt guyanaise de l'intérieur, les berges des fleuves et des rivières sont habitées par 13 espèces dont 9 arboricoles, les terrains inondables, derrière ces berges, le sont par 11 espèces, leurs cordons de flaques et de mares temporaires étant aussi des lieux de prédilection pour la reproduction de beaucoup d'autres Anoures.

La forêt de terre ferme est une mosaïque de microbiotopes peuplés par des communautés particulières d'Anoures: les chablis (6 sp.), les lisières et les layons (5 sp.), les terriers (5 sp.), les cavités sous les roches (2 sp.), la litière (10 sp.), la couche superficielle du sol (6 sp.), les bords des criques (5 sp.), les mares (3 sp.), la

végétation arborée de leur bordure (3 sp.), les bas-fonds marécageux (5 sp. dont 3 Rainettes arboricoles) et les arbres (8 sp.). Il n'y a pas d'espèce d'eau courante dans les petites rivières mais on peut trouver quelques espèces dans les flaques d'eau des ruisseaux ou criques telles qu'*Adenomera andreae* et *Leptodactylus wagneri*.

Parmi les arboricoles de Guyane, quatre espèces sont toujours entendues dans la canopée, elles ne descendent pas dans les points d'eau pour pondre: *Phrynohates resinifictrix* et *Osteocephalus* sp. se reproduisent dans les collections d'eau en haut des arbres ou dans les troncs creux, *Phyllomedusa bicolor* pond sur des feuilles au-dessus de l'eau, la quatrième espèce n'a pas encore été capturée, elle se reproduirait en haut des arbres.

III. — COMPORTEMENTS LIÉS À LA REPRODUCTION

A mesure que s'accroît notre connaissance des Anoures des régions tropicales humides, il apparaît que dans un nombre de plus en plus élevé d'espèces, le cycle vital tend à se dégager de la nécessité d'un milieu aquatique pour la reproduction et le développement. Cette tendance se manifeste par un ensemble d'adaptations des plus variées et des plus étendues. Nous avons fait récemment une revue de ces modes particuliers de reproduction chez les Anoures (LAMOTTE et LESCURE, 1977). Notre intention n'est pas de décrire à nouveau ces tendances à s'affranchir du milieu aquatique, mais d'en évaluer l'importance dans des milieux comme la forêt du complexe guyano-amazonien et de constater les différences de comportements liés à la reproduction entre les Anoures sylvoles américains et africains.

A Trois Sauts, on connaît les modes de reproduction de 57 espèces sur les 65 inventoriées: 36 d'entre elles, soit 63 %, se reproduisent d'une manière particulière, 21, soit 37 %, ont une reproduction aquatique «classique».

Certains Anoures se développent encore entièrement dans l'eau, mais ils se sont adaptés à des milieux aquatiques spéciaux. C'est un premier pas, encore timide, vers l'affranchissement des milieux aquatiques habituels. *Hyla boans* pond dans l'eau de petits bassins isolés et construits au bord des rivières et des fleuves quand des bancs de sable y affleurent vers la fin de la saison sèche. Il n'y a pas de ponte équivalente en Afrique. *Phrynohates resinifictrix* et *Osteocephalus* sp. I pondent dans des collections d'eau retenues dans des anciens nids d'Hyménoptères, des nœuds de grosses branches ou des troncs creux d'arbre dont le bois est imperméable ou résineux comme chez les Bursériacées. Il existe aussi des pontes dans des collections d'eau suspendues en haut des arbres en Afrique chez des *Nectophryne* et des *Hyperolius* (AMBIET, 1985).

Un groupe d'espèces, qui vivent dans la végétation herbacée ou arborée des mares et des terrains inondables, ont une ponte aérienne, les couples ne vont pas dans l'eau. Les *Hyla leucophyllata* disposent ainsi leur ponte gluante sur des plantes, généralement herbacées, à 20 ou 50 cm au-dessus de l'eau, les stades larvaires sont entièrement aquatiques: les têtards à branchies externes ou même les œufs tombent dans l'eau plus ou moins rapidement après la ponte, souvent sous l'action de la pluie. J'ai vu *Hyla brevifrons* se reproduire à côté d'*Hyla leucophyllata*, mais sa ponte également gluante est attachée à des branches ou à l'extrémité des feuilles à 1, 2 et même 3 m au-dessus de l'eau; il y a quelquefois un commencement de développement larvaire à l'intérieur de l'œuf car celui-ci peut éclore six jours après la fécondation.

Les *Centrolenella* pondent sous des feuilles au-dessus des rivières, j'en ai trouvé le long de la Crique Eleuposign; les larves qui ont une réserve vitelline importante vivent durant deux semaines à l'intérieur de l'œuf et sont gardées par leur père: leurs longues branchies internes disparaissent avant l'éclosion et la chute dans l'eau du têtard rhéophile et pisciforme.

Les pontes aériennes avec des premiers stades larvaires aquatiques ou non ne sont pas rares en Afrique. Il semble bien que des *Hyperolius* et des *Afraxalus* sylvoles se reproduisent ainsi. *Acanthixalus spinosus* a même une ponte déposée au-dessus d'une collection d'eau contenue dans un trou d'arbre ou une souche creuse.

Comme tous les Phyllomedusins, les trois *Phyllomedusa* de Trois Sauts pondent dans des nids de feuille

situées, selon mes observations, de 0,5 m à 15 m au-dessus de l'eau. A l'éclosion, après environ une semaine, les têtards oranges, dont les longues branchies externes ont presque entièrement régressé, glissent le long de la feuille et tombent par paquets dans l'eau (LESCURE, 1975). *Phrynodon sandersoni* du Cameroun a aussi une ponte aérienne sur des feuilles, mais le têtard après éclosion ne va pas à l'eau, il vit sur ses réserves vitellines jusqu'à la métamorphose (développement semi-direct d'AMJET, 1981).

Les *Chiromantis* pondent à peu près de la même manière que les *Phyllomedusa* mais leurs œufs sont disposés dans un nid d'écume, collé sur une ou plusieurs feuilles à l'aplomb d'une mare ou d'un simple trou d'eau. En Amérique, il n'y a pas de pontes dans des nids d'écume au-dessus de l'eau mais à la surface, au bord, à côté, et loin de l'eau chez divers Leptodactylidés. A Trois Sauts, *Leptodactylus pentadactylus* et *L. mystaceus* pondent dans les terrains inondables dès les premières grandes pluies, l'eau envahit peu à peu les petites excavations où sont déposées les nids d'écume, à ce moment-là les têtards qui vivent au fond de leur nid mangent l'écume. Les *Adenomera* se reproduisent loin de l'eau, leurs têtards restent dans le petit nid d'écume situé sous terre jusqu'à la métamorphose, de telle sorte qu'il n'y a plus de têtard aquatique.

A Trois Sauts, certains Anoures ont une ponte terrestre, sur ou dans le sol. Nous présumons raisonnablement que *Synapturanus mirandaribeiroi* se reproduit comme l'espèce qui lui est très proche, *S. salsert*, c'est-à-dire qu'après une éclosion tardive, la larve vit sous terre jusqu'à sa métamorphose, à moins qu'elle passe toute sa vie dans l'œuf. Les *Eleutherodactylus* pondent hors de l'eau et se développent entièrement à l'intérieur de l'œuf: il n'y a plus de stade «têtard» libre. Ce développement direct existe aussi chez les *Arthroleptis* d'Afrique qui représentent un des cas les plus remarquables de convergence entre des Anoures africains et américains, en l'occurrence les *Eleutherodactylus*, par leur mode de reproduction, leur niche écologique et leur coloration. Cependant les *Eleutherodactylus* gardent et prennent soin de leur ponte, les *Arthroleptis* ne le font pas, peut-être parce qu'ils pondent davantage dans le sol que sur le sol.

Des Anoures ont des particularités biologiques qui peuvent modifier profondément les conditions des premières phases de développement: les œufs ou les têtards sont portés par un parent (*phorésie*). Les Dendrobatidés pondent sur le sol ou dans la végétation, la ponte est gardée par un parent; après une dizaine de jours se produit l'éclosion suivie aussitôt de la montée d'un ou plusieurs têtards sur le dos du parent, qui les transporte quelques jours avant de les déposer dans des petites pièces d'eau. *Dendrobates quinquevittatus* est le seul cas connu actuellement d'une ponte de Dendrobatidé redevenue aquatique, dans de toutes petites collections d'eau à la base des Broméliaciées; à l'éclosion les têtards sortent de l'eau et montent sur le dos du père, qui les garde environ 48 h et les dépose ensuite un à un dans d'autres collections d'eau (LESCURE et BECHTER, 1982).

Les têtards de Dendrobatidés séjournent plus ou moins longtemps sur le dos de leur parent, nous avons découvert que ceux de *Colostethus degranvillei* restent jusqu'à la métamorphose sur le dos de leur père et peuvent y vivre grâce à d'abondantes réserves vitellines. C'est le premier cas connu d'un Dendrobatidé passant toute sa vie de têtard sur le dos d'un parent.

Le mode de phorésie adopté par *Pipa pipa*, une espèce entièrement aquatique des mares de la forêt ou des marécages côtiers, est particulièrement original. Les œufs sont incrustés dans la peau dorsale de la mère et y sont incubés jusqu'à la métamorphose. *Hemiphysalis proboscideus* de Santa Cecilia porte ses œufs à développement direct sur son dos.

Il n'y a pas de cas de phorésie en Afrique continentale, seuls les Sooglossidés des îles Seychelles ont une reproduction analogue à celle des Dendrobatidés, le têtard séjourne sur le dos jusqu'à la métamorphose comme *Colostethus degranvillei*.

On ne connaît pas chez les Anoures sylvoicoles d'Amérique du Sud les phénomènes d'ovoviviparité et de viviparité comme chez les *Nectophrynoïdes* d'Afrique, dont le vivipare *N. liberiensis* de la forêt d'altitude du Mont Nimba au Liberia (XAVIER, 1978) ainsi que les ovovivipares *N. vivipara* des Monts Uluguru et *N. tornieri* des Monts Usambara en Tanzanie. En Amérique, on a seulement signalé l'ovoviviparité chez un *Eleutherodactylus* des Montagnes de Porto-Rico.

A Santa Cecilia, la reproduction des Anoures sylvoles, qui est connue chez 70 des 73 espèces inventoriées, est plus ou moins hors de l'eau pour 46 d'entre elles, soit 65 %, et entièrement aquatique pour 24, soit 35 %. Dix-huit espèces ont un développement direct : les 16 *Eleutherodactylus*, l'*Ischnocnema quixensis*, dont nous présumons qu'il se reproduit de la même manière que les autres *Eleutherodactylini*, et *Hemiphractus proboscideus* qui porte ses œufs sur son dos jusqu'à l'éclosion des métamorphosés (un autre cas de phorésie) (CRUMP, 1974).

Malgré le manque de données numériques pour la forêt africaine, il semble bien que les modes particuliers de reproduction y soient moins diversifiés et moins nombreux qu'en Amérique. Les pontes dans des collections suspendues, au-dessus de l'eau, sur ou dans le sol, à développement direct ou semi-direct y paraissent aussi fréquentes mais il n'existe pas de nids d'écume flottants ou terrestres et de comportements de phorésie.

CONCLUSION

On a dit que la région des contreforts des Andes au nord-ouest de l'Amazonie était de loin la plus riche en espèces animales de l'Amérique du Sud et peut-être du monde. Nous devons constater que, pour les Anoures, la forêt guyanaise est presque aussi riche en espèces que celle de l'Amazonie équatorienne à cause de sa forte proportion d'endémiques. La forêt tropicale humide africaine est moins riche en espèces d'Anoures que celle du complexe guyano-amazonien. Le partage de l'espace forestier s'effectue à peu près de la même manière sur les deux continents, mais l'Afrique a davantage d'espèces d'eau courante (Ranidés) et l'Amérique de formes terricoles (Leptoactylidés), fousseurs (Microhylidés) et, peut-être, arboricoles spécialisées (Hylidés). Les comportements particuliers de reproduction sont moins diversifiés et moins nombreux en Afrique qu'en Amérique mais on ne connaît pas sur ce continent d'Anoures vivipare.

BIBLIOGRAPHIE

- AMIET (J. L.), 1981. — Ecologie, éthologie et développement de *Phrynodon sandersoni* Parker (Amphibia, Anura, Ranidae). *Amphibia-Reptilia*, 2, 1-13.
- 1985. — La batrachofaune sylvoicole d'un secteur forestier du Cameroun : la région de Yaoundé. (ce volume).
- CRUMP (M. L.), 1974. — Reproductive strategies in a tropical Anuran community. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*, 61, 1-68.
- BOYÉ (M.) et RÉAUD (G.), 1979. — La Guyane in Atlas des départements français d'Outre Mer, IV. La Guyane, pl. 1 et 2.
- DESCAMPS (M.), GASC (J. P.), LESCURE (J.) et SASTRE (C.), 1978 (1976). — Etude des Ecosystèmes guyanais. II. Données biogéographiques sur la partie orientale des Guyanes. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 467, 55-82.
- DUCELLMAN (W. E.), 1965. — A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacan Mexico. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.*, 15, 627-709.
- 1978. — The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.*, 65, 1-352.
- HOOGMOED (M. S.), 1979. — The herpetofauna of the Guyanan region in DUCELLMAN (W. E.), ed. The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 7, 241-279.
- LAMOTTE (M.) et LESCURE (J.), 1977. — Tendances adaptatives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les Amphibiens Anoures. *Terre Vie*, 31, 225-312.
- LAURENT (R. F.), 1979. — Esquisse d'une phylogénèse des Anoures. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 104, 397-422.
- sous presse. — Systématique et répartition géographique. In P. P. GRASSE, ed., *Traité de Zoologie*, XIV, Amphibiens, fasc. A., Paris, Masson.

- LESCURE (J.), 1975 a. — Biogéographie et écologie des Amphibiens de Guyane française. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 440, 68-82.
- 1975 b. — Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française. IV. Reproduction de *Phyllomedusa tomopterna* (Cope) (Hylidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 100, 117-125.
- 1977. — Diversité des influences biogéographiques chez les Amphibiens de la région guyanaise. In R. DESCIMON, ed., Biogéographie et Evolution en Amérique tropicale. *Publ. Labo E.N.S.*, 9, 53-65.
- LESCURE (J.) et BECHTER (R.), 1982. — Le comportement de reproduction en captivité et le polymorphisme de *Dendrobates quinquevittatus* Steindachner (Amphibia, Anura, Dendrobatidae). *Rev. fr. Aquariol.*, 8, 107-118.
- LESCURE (J.), GRENAND (F.) et GRENAND (P.), 1980. — Les Amphibiens dans l'Univers Wayâpi. *Journ. Agric. Trad. Bot. Appl.*, 27, 248-261.
- LYNCH (J. D.), 1980. — A taxonomic and distributional synopsis of the Amazonian Frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Am. Mus. Novit.*, 2696, 1-24.
- LYNCH (J. D.) et LESCURE (J.), 1980. — A collection of eleutherodactyline frogs from Northeastern Peru with the descriptions of two new species (Amphibia, Salientia, Leptodactylidae). *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 4^e sér., 2, sect. A, 1, 303-316.
- XAVIER (F.), 1978. — Une espèce nouvelle de *Nectophrynoides* (Anoure, Bufonidé) des Monts Nimba, *N. liberiensis* n. sp. I. Description de l'espèce. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 103, 431-441.

RICHESSE SPÉCIFIQUE DE DEUX PEUPELEMENTS D'OISEAUX FORESTIERS ÉQUATORIAUX: UNE COMPARAISON GABON-GUYANE

Christian ÉRARD

Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, 75005 PARIS.

SUMMARY

A comparison is made between two communities of equatorial forest birds, one in Gabon, the other in French Guyana. Each study area covers 150-200 ha. Several factors influencing species diversity are examined: taxonomy, habitat subdivision, food requirements, localization within the forest (preference of vegetation type and height).

Though some similarity exists, exhibited patterns are rather different. Passerine contribution to the avifauna consists typically of Suboscines in Guyana and Oscines in Gabon. Generally, Guyanese birds are more frugivorous, utilize more uniformly the various layers of their habitat and a larger proportion of them exploit trunks, probing bark and epiphytes. Historical factors seem particularly relevant to explain such differences.

La comparaison de données écologiques recueillies sur des avifaunes soit dans la même région biogéographique, soit sur des continents différents mais dans le même biome, en l'occurrence la forêt tropicale, permet une analyse dynamique des peuplements et la recherche des mécanismes fondamentaux qui président ou ont présidé à leur structuration. C'est dans cette optique qu'ont été menées des études comme celles de KARR (1975, 1976a, 1976b, 1980), KARR et JAMES (1975), PEARSON (1977). Ces auteurs utilisent en fait davantage les indices de diversité que les richesses spécifiques proprement dites, avec les difficultés que cela comporte dans l'estimation des abondances et dans la signification d'échantillonnages menés en général durant de courts séjours qui sont parfois même excessivement brefs (cf. VUILLEUMIER, 1978).

La richesse spécifique, bien que ne donnant qu'une image sommaire des peuplements, permet cependant d'utiles comparaisons surtout lorsque, dans l'analyse, on prend soin de distinguer les diverses composantes de cette richesse en fonction de variables biogéographiquement ou écologiquement significatives. Des démonstrations en ont été fournies par AMADON (1973), DORST (1973), HARRISON (1962), KEAST (1972), LEIN (1972), MOREAU (1966), SHORT (1980) et SLUD (1976). Toutefois, ces auteurs ont procédé à l'échelle de continents ou du moins de grandes régions, regroupant souvent des habitats fort différents bien que, dans le cas qui nous intéresse ici, certains comme AMADON aient pris soin de ne considérer que les oiseaux forestiers.

Nous présentons ici une comparaison ponctuelle entre deux peuplements d'oiseaux de forêt naturelle, tous deux dans des zones non chassées, et dont la richesse spécifique peut être considérée comme déterminée de manière satisfaisante.

TABLEAU I.— Richesse spécifique par catégorie taxinomique des avifaunes forestières au Gabon et en Guyane.

Catégories taxinomiques	GUYANE (Saut Pararé, Arataye)				GABON (It' Passa, Makokou)			
	Glob ^t		Forêt		Glob ^t		Forêt	
	Espèces	Espèces	Genres	Espèces / Genre	Espèces	Espèces	Genres	Espèces / Genre
ORDRE Famille	Espèces	Espèces	Genres	Espèces / Genre	Espèces	Espèces	Genres	Espèces / Genre
PALEOGNATHIFORMES	3	3			-	-		
Tinamidae ⁺	3	3	2	1,5	-	-	-	-
PELECANIFORMES	1	-			3	-		
Phalacrocoracidae	-	-	-	-	2	-	-	-
Anhingidae	1	-	-	-	1	-	-	-
CICONIIFORMES	3	2			16	2		
Ardeidae	2	1	1	1	12	1	1	1
Ciconiidae	-	-	-	-	1	-	-	-
Threskiornithidae	1	1	1	1	3	1	1	1
ANSERIFORMES	-	-			3	1		
Anatidae	-	-			3	1	1	1
FALCONIFORMES	21	11			18	9		
Cathartidae ⁺	3	1	1	1	-	-	-	-
Accipitridae	13	7	5	1,4	17	9	6	1,5
Falconidae	5	3	2	1,5	1	-	-	-
GALLIFORMES	3	3			4	3		
Cracidae ⁺	2	2	2	1	-	-	-	-
Phasianidae	1	1	1	1	4	3	3	1
GRUIFORMES	3	2			12	5		
Psophiidae ⁺	1	1	1	1	-	-	-	-
Rallidae	1	-	-	-	11	4	3	1,3
Heliornithidae	-	-	-	-	1	1	1	1
Eurypyidae ⁺	1	1	1	1	-	-	-	-
CHARADRIIFORMES	2	-			12	-		
Jacaniidae	-	-	-	-	1	-	-	-
Recurvirostridae	-	-	-	-	1	-	-	-
Glareolidae ⁺	-	-	-	-	1	-	-	-
Charadriidae	-	-	-	-	1	-	-	-
Scolopacidae	2	-	-	-	7	-	-	-
Rhyacopidae	-	-	-	-	1	-	-	-
COLUMBIFORMES	4	4			7	4		
Columbidae	4	4	3	1,3	7	4	2	2
PSITTACIFORMES	17	15			3	5		
Psittacidae	17	15	10	1,5	3	3	3	1
CUCULIFORMES	3	3			15	11		
Musophagidae ⁺⁺	-	-	-	-	3	3	2	1,5
Cuculidae	3	3	1	3	12	8	5	1,6
STRIGIFORMES	5	4			7	6		
Strigidae	5	4	3	1,3	7	6	4	1,4
CAPRINULGIFORMES	4	2			6	2		
Caprimulgidae	4	2	2	1	6	2	1	2

TABLEAU I.---(suite)

APODIFORMES	15	10			12	-		
Apodidae	3	-	-	-	12	-	-	-
Trochilidae ⁺	12	10	7	1,4	-	-	-	-
COLIIFORMES ⁺⁺	-	-			1	-		
Coliidae ⁺⁺	-	-			1	-	-	-
TROGONIFORMES	5	5			2	2		
Trogonidae	5	5	1	5	2	2	1	2
CORACIIFORMES	6	4			23	15		
Alcedinidae	5	3	1	3	10	5	4	1,2
Momotidae ⁺⁺	1	1	1	1	-	-	-	-
Melopidae	-	-	-	-	3	2	1	2
Coraciidae ⁺⁺	-	-	-	-	2	-	-	-
Bucerotidae ⁺⁺	-	-	-	-	8	8	4	2
PICIFORMES	26	20			25	18		
Galbulidae ⁺	6	3	2	1,5	-	-	-	-
Bucconidae	2	2	2	1	-	-	-	-
Capitonidae	1	1	1	1	11	7	5	1,4
Indicatoridae ⁺⁺	-	-	-	-	7	6	4	1,5
Rhamphastidae ⁺⁺	5	3	2	1,5	-	-	-	-
Picidae	12	11	6	1,8	7	5	3	1,7
PASSERIFORMES	171	139			175	94		
<u>Non Passeres</u>	115	101			2	2		
Eurylaimidae ⁺⁺	-	-	-	-	1	1	1	1
Dendrocolaptidae ⁺	15	15	10	1,5	-	-	-	-
Furnariidae ⁺	14	14	6	2,3	-	-	-	-
Formicariidae ⁺	35	33	18	1,8	-	-	-	-
Conopophagidae ⁺	2	2	2	1	-	-	-	-
Cotingidae ⁺	9	9	8	1,1	-	-	-	-
Pipridae ⁺	9	8	6	1,3	-	-	-	-
Tyrannidae ⁺	31	20	19	1,1	-	-	-	-
Pitidae ⁺⁺	-	-	-	-	1	1	1	1
<u>Passeres</u>	56	38			173	92		
Alaudidae ⁺⁺	-	-	-	-	1	-	-	-
Hirundinidae	3	1	1	1	12	2	2	1
Notacillidae	-	-	-	-	5	-	-	-
Campephagidae ⁺⁺	-	-	-	-	3	3	2	1,5
Pycnotidae	-	-	-	-	23	18	7	2,6
Laniidae	-	-	-	-	10	2	2	1
Troglodytidae ⁺	4	4	4	1	-	-	-	-
Muscicapidae	5	5	4	1,2	62	36	18	2
Paridae ⁺⁺	-	-	-	-	2	2	2	1
Nectarinidae ⁺⁺	-	-	-	-	18	12	4	3
Emberizidae	27	19	13	1,5	-	-	-	-
Coerebidae ⁺	3	1	1	1	-	-	-	-
Vireonidae ⁺	7	6	3	2	-	-	-	-
Icteridae ⁺	6	1	1	1	-	-	-	-
Estrildidae ⁺⁺	-	-	-	-	13	4	3	1,3
Floceidae ⁺⁺	-	-	-	-	15	7	2	3,5
Sturnidae ⁺⁺	-	-	-	-	5	3	2	1,5
Orlidae ⁺⁺	-	-	-	-	1	1	1	1
Dicruridae ⁺⁺	-	-	-	-	3	2	1	2
Corvidae	1	1	1	1	-	-	-	-
Total	292	227	154	1,5	344	175	104	1,7

Note: La colonne «Glob^b» donne le nombre total d'espèces observées dans chaque localité. Les familles non représentées en zone afrotrropicale sont indiquées par (+), celles n'existant pas en région néotropicale par (++).

1. — LOCALITES ET METHODES

1. — Sites d'étude

Dans les deux pays, la richesse spécifique a été relevée sur une zone de 150 à 200 hectares de grande forêt.

Au Gabon, nous avons travaillé au Laboratoire d'Ecologie tropicale, au plateau de M'Passa près de Makokou, où nous avons résidé au total 21 mois, couvrant les diverses saisons et où A. BROSSET a lui-même effectué un grand nombre de séjours. Des données sur le type de forêt de cette région et les caractéristiques climatiques (deux saisons des pluies et deux saisons sèches, l'une beaucoup plus marquée que l'autre) ont déjà été publiées entre autres par CABALLÉ (1978), CHARLES-DOMINIQUE (1971), DUBOST (1978) et HLADIK (1978). On peut considérer que l'inventaire ornithologique y est complet (BROSSET et DRAGESCO, 1967; BROSSET et ÉRARD, 1979; ECOTROP, 1979). Les additions épisodiques ne portent que sur des espèces non forestières.

En Guyane, nous avons séjourné durant 4 mois, d'octobre 1980 à janvier 1981, au saut Pararé, sur la rivière Arataye, affluent de l'Approuague, en fin de saison sèche, début des pluies. Des informations sur la végétation et la climatologie (pluviométrie plus importante qu'au Gabon, petite saison sèche moins marquée) sont mentionnées ailleurs (GUILLOTIN, 1981; MAURY, ce volume). Peut-être notre inventaire n'est-il pas complet mais, compte tenu de la longueur de notre séjour (cf. les arguments de VUILLEUMIER, 1978), du fait que nous avons prospecté à vue, à l'aide de filets et aussi d'enregistrements magnétiques accompagnés de rediffusions, peu d'espèces ont-elles dû nous échapper. Sans doute les séjours à venir ne nous fourniront-ils que des espèces de passage ou du moins non strictement liées à la forêt.

Le tableau I affiche un total de 344 espèces au Gabon contre 292 en Guyane. Cette apparente richesse supérieure de la première localité n'est due qu'à une plus forte proportion d'oiseaux non forestiers et de migrateurs qui s'explique par le fait que l'Ivindo est bien plus large que l'Arataye, et que des zones de plantations et d'abattis traditionnels ne sont guère éloignées du grand défrichement où sont installés les bâtiments du laboratoire. Nous n'avons recensé que 4 espèces migratrices au saut Pararé contre 52 à M'Passa.

2. — Analyse de la richesse spécifique

Dans les listes établies dans chaque localité (cf. colonnes « Glob » du tableau I), nous avons dû ne retenir que les espèces forestières. Ceci pose évidemment des problèmes de critères de sélection. Il est réconfortant de noter que, sans avoir au préalable consulté son travail, nous avons procédé exactement comme AMADON (1973) et n'avons pris en considération que les espèces présentes parce qu'il y a la forêt et non celles présentes malgré la forêt, ce qui est important pour classer les oiseaux du bord des rivières et des grands chablis (pour plus de détails, cf. AMADON *loc. cit.*: 270-271).

La nomenclature et la classification adoptées sont celles de la *Check-list of birds of the world* telles qu'utilisées par MONROY *et al.* (1975) qui ont respecté les avis des auteurs présentés pour les volumes non encore publiés ou révisés.

Pour l'analyse selon des catégories écologiques, nous n'avons pas voulu suivre le découpage utilisé par MOREAU (1966) et repris par d'autres, notamment HAMEL (1980) et SHORT (1980). En effet, les familles y sont les unités de base et les membres de chacune d'entre elles se voient ainsi placés en bloc dans une catégorie déterminée. Par ailleurs, les catégories établies sont plutôt disjointes: certaines s'appuient sur l'écologie, d'autres sur la taxinomie. Certes, cela se justifiait peut-être à l'époque de MOREAU quand les connaissances sur la biologie des oiseaux africains étaient encore très maigres, pour ne pas dire nulles pour ceux de forêt. Nous avons préféré la classification présentée dans le tableau II où nous avons retenu comme terrestres les oiseaux qui passent leur vie active au sol et où l'analyse porte sur les espèces; chaque genre ou chaque famille peut alors, si nécessaire, être représenté dans plusieurs catégories.

Faute de posséder des indications quantitatives détaillées sur la composition et la variation saisonnière du

TABLEAU II. — Importance (exprimée en nombre d'espèces et en valeur relative) des diverses catégories taxinomiques composant les avifaunes forestières en Guyane et au Gabon.

	AVIFAUNE		NON-PASSEREAUX		PASSEREAUX	
	GUYANE	GABON	GUYANE	GABON	GUYANE	GABON
ORDRES	15 (13 ; 86,7%)	14 (13 ; 92,9%)	—	—	—	—
FAMILLES	39 (15 ; 38,5%)	34 (15 ; 44,1%)	24 (61,5%)	20 (58,8%)	15 (38,5%)	14 (41,2%)
GENRES	154 (7 ; 4,5%)	104 (7 ; 6,7%)	57 (37,0%)	56 (53,8%)	97 (63,0%)	48 (46,2%)
ESPECES	227 (0)	175 (0)	88 (38,8%)	81 (46,3%)	139 (61,2%)	94 (33,7%)
GENRES / FAMILLE	3,9	3,1	2,4	2,8	6,5	3,4
ESPECES / FAMILLE	5,8	5,1	3,7	4,0	9,3	6,7
ESPECES / GENRE	1,5	1,7	1,5	1,4	1,4	2,0

Note: Dans les colonnes relatives à l'ensemble de l'avifaune sont indiqués, entre parenthèses, le nombre d'unités de la catégorie taxinomique concernée comminues au Gabon et à la Guyane, puis le pourcentage que représente ce nombre par rapport au nombre total d'unités de cette même catégorie taxinomique pour le pays concerné. Dans les colonnes relatives aux non-Passereaux et aux Passereaux, les pourcentages expriment les valeurs relatives de chacune des catégories taxinomiques par rapport au nombre total d'unités qu'elle compte dans l'avifaune (% non-Passereaux + % Passereaux = 100).

régime alimentaire de chaque espèce, notamment en ce qui concerne les oiseaux de Guyane pour lesquels nous avons dû compléter notre expérience personnelle par des données de la littérature (en particulier HAVERSCHMIDT, 1968; SLUD, 1960, 1964), nous avons dû nous contenter de catégories sommaires pour établir le tableau IV. La signification de chaque entrée est que l'espèce concernée présente un régime alimentaire à base de tel ou tel type d'aliment ou encore que le type d'aliment donné entre pour au moins les deux tiers, sinon en majorité, dans la composition globale du régime de l'espèce.

Nous avons procédé de même dans la définition du substrat (sol, troncs, feuillages) et la strate forestière la plus exploitée par l'espèce lors de la recherche de nourriture (tableau V).

II. — RÉSULTATS

1. — Importance relative des diverses catégories taxinomiques

Lorsqu'on compare, au niveau des ordres, la composition de l'avifaune forestière dans chaque localité, la lecture du tableau I traduit en Guyane une plus grande richesse: en familles (3 vs 1) de Falconiformes, de genres (10 vs 3) et d'espèces (15 vs 3) de Psittaciformes, de genres (7 vs 0) et d'espèces (10 vs 0) d'Apodiformes, d'espèces (5 vs 2) de Trogoniformes, de genres (97 vs 48) et d'espèces (139 vs 94) de Passeriformes. En revanche, le Gabon apparaît mieux pourvu en genres (4 vs 2) et espèces (5 vs 2) de Gruiformes, genres (7 vs 1) et espèces (11 vs 3) de Cuculiformes, familles (3 vs 2), genres (9 vs 2) et espèces (15 vs 4) de Coraciiformes.

Le tableau II indique une bonne concordance entre les deux peuplements quant à leur composition en non-Passereaux; en revanche, les Passereaux s'avèrent plus diversifiés en Guyane qu'au Gabon, en espèces et, surtout, en genres. Ce même tableau souligne l'existence de catégories taxinomiques communes aux deux localités. Les familles partagées apparaissent dans le tableau I. Remarquons cependant que, de part et d'autre, nous trouvons un héron (*Tigrionis leucocolopus* au Gabon, *Tigrisoma lineatum* en Guyane, espèces remarquablement convergentes dans leur morphologie et leur écologie), un ibis (*Bostrychia rara* au Gabon, *Mesembrinibis cayennensis* en Guyane), à peu près le même nombre de genres et d'espèces d'Accipitridés (avec en commun les genres *Spizaetus*, si *Cassinaetus* n'est pas admis, et *Accipiter*), aussi de pigeons et tourterelles (genre *Columba* en commun), de rapaces nocturnes (en commun les genres *Glaucidium* et *Lophostrix* — si *Jubula* n'est pas reconnu — représenté par *L. letti* au Gabon et *L. cristata* en Guyane, espèces très voisines par leur morphologie et leur écologie), d'engoulevents (genre *Caprimulgus* en commun) et d'hirondelles. Nous retrouvons aussi, au niveau des familles communes aux deux localités, les différences déjà mentionnées à la comparaison des ordres: davantage de perroquets, de trogons et de pics en Guyane mais, au Gabon, plus de coucous (à noter d'ailleurs le manque d'oiseaux parasites en grande forêt guyanaise comparativement au Gabon riche en coucous et indicateurs), de martins-pêcheurs et chasseurs, de barbues et de Muscicapidés *sensu lato* avec le genre *Turdus* en commun, si *Geokichla* n'est pas reconnu.

2. — Richesse spécifique selon les grandes catégories écologiques

Du tableau III ressortent les points suivants:

a) Davantage d'oiseaux, notamment des Passereaux, sont liés au milieu aquatique forestier au Gabon comparativement à la Guyane. Ce fait, très apparent à l'examen des nombres d'espèces, demeure tout aussi accusé si l'on considère les familles (colonne F du tableau III): 35 % des familles de non-Passereaux, 21,4 % de celles de Passereaux et de 29,4 % de l'ensemble de celles du peuplement ont, au Gabon, au moins un représentant inféodé au bord de l'eau, contre respectivement 25, 6,7 et 18 % en Guyane. La plus grande diversification avifaunistique au Gabon transparaît également des nombres d'espèces et de genres par famille.

Au Gabon, l'avifaune forestière des milieux aquatiques comporte: 1 Ardeidé, 1 Threskiornithidé, 1

Anatidés, 2 Rallidés, 1 Héliornithidés, 2 Alcédinidés, 2 Strigidés, 3 Muscipapés, 1 Hirundinidés et 1 Nectarinidés; en Guyane, nous trouvons: 1 Ardeidés, 1 Threskiornithidés, 1 Eurypygidés, 1 Psittacidés, 1 Trochillidés, 3 Alcédinidés et 1 Hirundinidés. Nous avons insisté plus haut sur les remarquables convergences entre les deux Ardeidés. Il en existe aussi, mais moins nettes, entre les ibis et les hironnelles. Notons aussi, en Guyane, l'absence de chouettes pêcheuses (2 espèces au Gabon) dont la place écologique paraît libre ou peut-être occupée par des chauves-souris. Cette différence dans les piscivores nocturnes contraste d'ailleurs avec le fait que, chez les diurnes, nous avons 3 martins-pêcheurs en Guyane pour un seul au Gabon.

b) Des vautours charognards forestiers existent en Guyane, contrairement au Gabon. Ceci s'explique par la capacité qu'ont les Cathartidés de repérer et de localiser les cadavres à l'odeur, faculté dont ne disposent pas les vautours de l'Ancien Monde qui ne détectent les charognes qu'à la vue et ne peuvent donc fréquenter que des milieux très ouverts.

c) Les rapaces diurnes et nocturnes de terre ferme présentent sensiblement la même importance dans les deux peuplements. Remarquons que les Falconidés occupent la forêt en Guyane mais pas au Gabon.

TABLEAU III. — Importance des diverses catégories taxinomiques selon les classes écologiques.

Catégories d'espèces		GUYANE								
		N	Ea	Eb	F	G	Ec	G/F	E/F	E/G
1	Non-Passereaux	8	3,5%	88,9%	25,0%	10,5%	9,9%	1	1,3	1,3
	Passereaux	1	0,5%	11,1%	6,7%	1,0%	0,7%	1	1	1
	Total	9	4,0%	100%	18,0%	4,5%	4,0%	2	1,3	1,3
2	Total	1	0,5%	100%	4,2% (2,6%)	1,7% (0,6%)	1,1% (0,5%)	1	1	1
3	Diurnes	10	4,4%	71,4%	8,3%	14,0%	12,3%	4	5	1,2
	Nocturnes	4	1,8%	28,6%	4,2%	5,3%	4,9%	3	4	1,3
	Total	14	6,2%	100%	12,5% (7,7%)	19,3% (7,1%)	17,2% (6,2%)	3,7	4,7	1,3
4	Non-Passereaux	8	3,5%	36,4%	20,8%	12,3%	9,9%	1,4	1,6	1,1
	Passereaux	14	6,2%	63,6%	26,7%	18,6%	10,1%	2,7	3,5	1,3
	Total	22	9,7%	100%	23,1%	11,6%	9,7%	2	2,4	1,2
5	Non-Passereaux	57	25,1%	31,5%	54,2%	64,9%	70,4%	2,8	4,4	1,5
	Passereaux	124	54,6%	68,5%	93,3%	85,6%	89,2%	5,9	8,9	1,5
	Total	181	79,7%	100%	69,2%	77,9%	79,7%	4,4	6,7	1,5

Note: Découpage écologique utilisé (1^{re} colonne): 1-Oiseaux liés au bord de l'eau durant tout leur cycle annuel. 2-Charognards. 3-Rapaces (à l'exception de ceux déjà inclus en 1 et 2). 4-Terrestres. 5-Arboricoles (+ aériens). Dans chaque division écologique, les Passereaux sont séparés des autres; le total représente l'ensemble des espèces de la catégorie écologique concernée. Pour faciliter la compréhension du tableau, considérons la division 1. Pour la première ligne: en Guyane 8 espèces (N) de non-Passereaux sont liées au bord de l'eau, nombre qui représente 3,5% (Ea) de l'ensemble des espèces de l'avifaune et 88,9% (Eb) des espèces liées au bord de l'eau. Ces 8 espèces appartiennent à 25% des familles de non-Passereaux (F), 10,5% des genres de non-Passereaux (G) et représentent 9,9% des espèces de non-Passereaux (Ec). Chez ces non-Passereaux du bord de l'eau, nous comptons 1 genre par famille (G/F), 1,3 espèce par famille (E/F) et 1,3 espèce par genre (E/G). Même chose avec les valeurs des deuxième et troisième lignes mais en remplaçant «non-Passereaux» par «Passereaux» puis par «Oiseaux de l'avifaune forestière locale». Les catégories 2 et 3 ne concernent que des non-Passereaux, d'où, pour F, G et Ec, 2 valeurs relatives par rapport l'une aux catégories taxinomiques des non-Passereaux, l'autre, entre parenthèses, à celles de l'ensemble de l'avifaune.

d) Davantage d'oiseaux, surtout des Passereaux, mènent une vie terrestre en Guyane. On y observe en effet: 3 Tinamidés, 1 Cracidé, 1 Phasianidé, 1 Psophiidé, 2 Columbides, 3 Furnariidés, 7 Formicariidés, 2 Conopophagidés et 2 Emberizidés, tandis qu'au Gabon ne se rencontrent que: 3 Phasianidés, 2 Rallidés, 2 Columbides, et 1 Pittidé.

e) En valeur absolue, davantage de Passereaux sont arboricoles en Guyane; en valeur relative, la différence disparaît.

3. — Richesse spécifique selon les catégories trophiques

Le tableau IV permet de formuler les constatations suivantes:

a) Si le nombre d'espèces consommatrices d'aliments aquatiques est pratiquement le même dans les deux localités, les valeurs relatives (colonne Ea) se montrent, au Gabon, presque le double de celles de Guyane et il apparaît que ce type d'alimentation y concerne proportionnellement beaucoup plus de familles et de genres.

b) Chaque peuplement comporte à peu près la même proportion de prédateurs de vertébrés, tant diurnes que nocturnes, que ce soit au niveau des familles, des genres ou des espèces.

c) L'exploitation des fleurs, notamment pour la consommation du nectar, est beaucoup plus développée en Guyane qu'au Gabon. Le fait est en relation avec la grande variété des Trochilidés, franchement nectarivores par rapport aux Nectariniidés africains, davantage insectivores en forêt. D'où de remarquables exemples de coévolution et d'adaptations morphologiques entre les colibris et les fleurs qu'ils exploitent. Ce que l'on ne retrouve bien sûr pas chez les souimangas, du moins les forestiers car les savanicoles et ceux des défrichements s'avèrent plus nettement nectarivores. L'importance des fleurs dans l'alimentation des oiseaux, en tant que source de nectar et d'insectes, apparaît particulièrement bien durant la grande saison sèche où, en Guyane et à l'inverse du Gabon, une multitude d'espèces dépendent des arbres en fleurs.

TABLEAU III. — (suite)

Catégories d'espèces		GABON								
		N	Ea	Eb	F	G	Ec	G/F	E/F	E/G
1	Non-Passereaux	10	5,7%	66,7%	35,0%	16,1%	12,3%	1,3	1,4	1,1
	Passereaux	5	2,9%	33,3%	21,4%	10,4%	5,3%	1,7	1,7	1
	Total	15	8,6%	100%	29,4%	13,5%	8,6%	1,4	1,5	1,1
2	Total	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	Diurnes	9	5,1%	69,2%	5,0%	12,5%	11,1%	7	9	1,3
	Nocturnes	4	2,3%	30,8%	5,0%	5,4%	4,9%	3	4	1,3
	Total	13	7,4%	100%	10,0%	17,9%	16,0%	5	6,5	1,3
					(9,6%)	(7,4%)				
4	Non-Passereaux	7	4,0%	87,5%	15,0%	10,7%	8,6%	2	2,3	1,3
	Passereaux	1	0,6%	12,5%	7,1%	2,1%	1,1%	1	1	1
	Total	8	4,6%	100%	11,7%	6,7%	4,6%	1,7	2	1,1
5	Non-Passereaux	51	29,1%	36,7%	60,0%	55,4%	63,0%	2,6	4,2	1,6
	Passereaux	88	50,3%	63,3%	92,9%	97,9%	93,6%	3,6	6,8	1,9
	Total	139	79,4%	100%	73,5%	75,0%	79,4%	3,1	5,6	1,8

TABLEAU IV. — Importance des diverses catégories taxinomiques selon leur régime alimentaire.

Catégories d'Aliments	Catégories d'Oiseaux	G U Y A N E								
		N	Ea	Eb	F	G	Ec	G/F	E/F	E/C
Aliments aquatiques	Non-Passereaux	6	2,6%	100%	16,7%	7,0%	6,8%	1	1,5	1,5
	Passereaux	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Total	6	2,6%	100%	16,7%	7,0%	6,8%	1	1,5	1,5
Nectar	Non-Passereaux	10	4,4%	76,9%	4,2%	12,3%	11,4%	7	10	1,4
	Passereaux	3	1,3%	23,1%	6,7%	2,1%	2,2%	2	3	1,5
	Total	13	5,7%	100%	5,2%	5,8%	5,7%	4,5	6,5	1,4
Graines	Non-Passereaux	1	0,4%	100%	-	1,7%	1,1%	1	1	1
	Passereaux	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Total	1	0,4%	100%	2,6%	0,6%	0,4%	1	1	1
Fruits	Non-Passereaux	34	15,0%	51,5%	41,7%	42,1%	38,6%	2,4	3,4	1,4
	Passereaux	32	14,1%	48,5%	40,0%	24,7%	23,0%	4	5,3	1,3
	Total	66	29,1%	100%	41,0%	31,2%	29,1%	3	4,1	1,4
Arthropodes	Non-Passereaux	23	10,1%	18,1%	29,2%	28,1%	26,1%	2,3	3,3	1,4
	Passereaux	104	45,8%	81,9%	86,7%	71,1%	74,8%	5,3	8	1,5
	Total	127	55,9%	100%	51,3%	55,2%	55,9%	4,2	6,3	1,5
Vertébrés	Diurnes	9	4,0%	69,2%	8,3%	12,3%	10,2%	3,5	4,5	1,3
	Nocturnes	4	1,7%	30,8%	4,2%	5,3%	4,5%	3	4	1,3
	Total	13	5,7%	100%	12,5%	17,6%	14,7%	3,3	4,3	1,3
Cadavres	Total	1	0,4%	100%	4,2%	1,7%	1,1%	1	1	1
					(2,6%)	(0,6%)	(0,4%)			

TABLEAU IV. — (suite)

Catégories d'Aliments	Catégories d'Oiseaux	G A B O N								
		N	Ea	Eb	F	G	Ec	G/F	E/F	E/C
Aliments aquatiques	Non-Passereaux	7	4,0%	100%	30,0%	10,7%	8,6%	1	1,2	1,2
	Passereaux	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Total	7	4,0%	100%	17,6%	5,8%	4,0%	1	1,2	1,2
Nectar	Non-Passereaux	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Passereaux	1	0,6%	100%	7,1%	2,1%	1,1%	1	1	1
	Total	1	0,6%	100%	2,9%	1,0%	0,6%	1	1	1
Graines	Non-Passereaux	3	1,7%	75%	10,0%	3,6%	3,7%	1	1,5	1,5
	Passereaux	1	0,6%	25%	7,1%	2,1%	1,1%	1	1	1
	Total	4	2,3%	100%	8,8%	2,9%	2,3%	1	1,3	1,3
Fruits	Non-Passereaux	15	8,6%	75%	25,0%	19,6%	18,5%	2,2	3	1,4
	Passereaux	5	2,8%	25%	21,4%	8,3%	5,3%	1,3	1,7	1,2
	Total	20	11,4%	100%	23,5%	14,4%	11,4%	1,9	2,5	1,3
Arthropodes	Non-Passereaux	45	25,7%	34,1%	60,0%	50,0%	55,6%	2,3	3,7	1,6
	Passereaux	87	49,7%	65,9%	92,9%	93,7%	92,6%	3,5	6,7	1,9
	Total	132	75,4%	100%	73,5%	70,2%	75,4%	2,9	5,3	1,8
Vertébrés	Diurnes	9	5,1%	81,8%	5,0%	10,7%	11,1%	6	9	1,5
	Nocturnes	2	1,1%	18,2%	5,0%	3,6%	2,5%	2	2	1
	Total	11	6,2%	100%	10,0%	14,3%	13,6%	4	5,5	1,4
Cadavres	Total	-	-	-	-	-	-	-	-	-
					(5,8%)	(7,7%)	(6,2%)			

Note: Ce tableau se lit comme le tableau III.

d) Les deux localités possèdent, globalement, à peu près la même proportion de Passereaux consommateurs d'Arthropodes. Toutefois, si l'on ne considère que l'ordre des Passeriformes, il apparaît au Gabon une plus grande diversification en genres et espèces. Ceci fait qu'au niveau de l'ensemble du peuplement, 75,4 % des espèces s'alimentent surtout d'Arthropodes, contre 55,9 % en Guyane. La différence est principalement due à ce qu'en Guyane, 29,5 % des oiseaux mangent des fruits ou des graines, contre seulement 13,7 % au Gabon. Cette différence persiste si l'on ne considère que les non-Passereaux (39,7 % en Guyane, 22,2 % au Gabon) ou que les Passereaux (23 % contre 6,4 %). Cette plus forte spécialisation alimentaire sur les fruits en Guyane par rapport au Gabon se retrouve également au niveau des familles et des genres. Précisons aussi que les frugivores stricts ou quasi tels sont plus nombreux en Guyane qu'au Gabon où ne sont réellement tels que les touracos, les pigeons, les perroquets et quelques barbus, les autres espèces incluant une part plus ou moins importante d'Arthropodes dans leur régime.

4. — *Richesse spécifique et utilisation du milieu*

Avec la distinction de catégories trophiques, nous avons déjà donné une première image de l'utilisation du milieu par les diverses espèces. Nous pouvons tenter d'aller un peu plus loin. Nous n'avons toutefois pas encore une assez bonne connaissance de la biologie et surtout de l'organisation sociale de toutes les espèces, notamment en Guyane, pour intégrer des variables comme les modalités de la recherche de la nourriture, les caractéristiques de la nidification, les types de systèmes sociaux... Tout au mieux avons-nous recueilli des indices qui suggèrent un plus grand nombre d'espèces territoriales au Gabon qu'en Guyane, ou plutôt qu'au Gabon beaucoup plus d'espèces qu'en Guyane présentent une organisation sociale fondée sur le couple ou le groupe familial qui défend son domaine vital contre l'intrusion de congénères et ceci tant chez les non-Passereaux que chez les Passereaux. Le fait semble en rapport avec le régime alimentaire plus insectivore des oiseaux gabonais.

En mettant de côté les rapaces et les consommateurs d'aliments aquatiques, nous pouvons examiner la richesse spécifique de chaque peuplement en fonction de la localisation dans l'architecture forestière (tableau V).

Il apparaît ainsi qu'en Guyane, davantage d'espèces, surtout des Passereaux, recherchent leur nourriture au sol. Cette tendance demeure si l'on porte l'analyse sur les familles et les genres. Il est également intéressant de remarquer qu'au Gabon, tous les terrestres sont surtout consommateurs d'Arthropodes alors qu'en Guyane, seuls les Passereaux le sont, les non-Passereaux étant principalement frugivores.

La richesse spécifique (exprimée en valeur relative) augmente à mesure que l'on passe du sol au sous-bois puis à la voûte, et ceci dans les deux peuplements. Cependant, l'occupation verticale du milieu apparaît plus régulière en Guyane qu'au Gabon, en ce sens qu'en Guyane, non seulement les oiseaux se montrent plus stricts et plus constants dans leur localisation mais que, proportionnellement, plus d'espèces centrent leurs activités de recherche alimentaire sur les diverses strates du sous-bois de sorte que, tant chez les non-Passereaux que chez les Passereaux, la concentration au-dessus de 20 m s'y avère plus atténuée qu'au Gabon (39,6 % des espèces contre 50,9 %).

Un autre point saillant du tableau V réside dans le fait qu'en Guyane, 12,8 % des espèces (12,5 % des non-Passereaux et 12,9 % des Passereaux) s'alimentent en fouillant les écorces et les touffes d'épiphytes contre les troncs alors qu'au Gabon cette spécialisation ne concerne que 5,1 % des espèces (6,2 % des non-Passereaux et 4,3 % des Passereaux). Ceci est en rapport avec la plus grande richesse en pics du peuplement guyanais et aussi avec la remarquable radiation de la famille néotropicale des Dendrocolaptidés, Passereaux hautement spécialisés dans l'exploitation des troncs.

La comparaison d'une faune à l'autre des consommateurs d'Arthropodes dans les feuillages montre 109 espèces au Gabon contre 85 en Guyane, différence qui s'accuse davantage si l'on prend les valeurs relatives: 62,3 % de l'avifaune au Gabon, 37,4 % en Guyane. Cette catégorie regroupe à peu près le même nombre

TABLEAU V. — Richesse spécifique selon les principales catégories trophiques et la localisation dans l'architecture forestière.

		GABON			GUYANE				
		NP	P	T	NP	P	T		
Arthropodes	Sol	7 (2,3) (1,2)		5 (2,5) (1,2)	12 (2,4) (1,2)	0	13 (3,2) (1,3)	13 (3,2) (1,3)	
		Troncs	0-2 m	0	0	0	0	0	0
			2-10 m	2 (2) (1)	1 (1) (1)	3 (1,5) (1)	3 (3) (1)	5 (5) (1)	8 (4) (1)
			10-20 m	1 (1) (1)	2 (1) (1)	3 (1) (1)	4 (4) (1)	6 (3) (1,2)	10 (3,3) (1,1)
	> 20 m		2 (2) (1)	1 (1) (1)	3 (1,5) (1)	4 (4) (1)	7 (3,5) (1)	11 (3,7) (1)	
	Feuillages	0-2 m	1 (1) (1)	15 (3,7) (1,4)	16 (3,7) (1,1)	0	16 (3,7) (1,1)	16 (3,2) (1,1)	
		2-10 m	2 (2) (1)	6 (3) (1,2)	8 (2,7) (1,1)	1 (1) (1)	20 (4) (1,2)	21 (3,5) (1,2)	
		10-20 m	3 (1,5) (1)	17 (2,1) (1,3)	20 (2) (1,2)	4 (1) (1)	17 (4,2) (1,2)	21 (2,6) (1,2)	
		> 20 m	25 (3,6) (1,8)	40 (4) (1,4)	65 (3,8) (1,5)	7 (1,7) (1,4)	20 (2,5) (1,1)	27 (2,2) (1,2)	
	Graines & Fruits	Sol	3 (1,5) (1,5)		1 (1) (1)	4 (1,3) (1,3)	8 (1,6) (1,1)	1 (1) (1)	9 (1,5) (1,1)
		Arbre	0-2 m	0	0	0	0	0	0
			2-10 m	0	0	0	0	4 (2) (1)	4 (2) (1)
10-20 m			0	0	0	1 (1) (1)	6 (1,5) (1,2)	7 (1,4) (1,2)	
> 20 m			15 (3) (1,4)	5 (1,7) (1,2)	20 (2,5) (1,3)	26 (3,7) (1,5)	21 (4,2) (1,3)	47 (3,9) (1,4)	
Nectar	0-2 m	0	0	0	0	0	0		
	2-10 m	0	0	0	7 (7) (1,7)	0	7 (7) (1,7)		
	10-20 m	0	0	0	0	1 (1) (1)	1 (1) (1)		
	> 20 m	0	1 (1) (1)	1 (1) (1)	3 (3) (1)	2 (2) (2)	5 (2,5) (1,2)		

Note: NP = non-Passereaux; P = Passereaux; T = Total. Dans chaque case est indiqué le nombre d'espèces et en-dessous, entre parenthèses, à gauche le nombre d'espèces par famille, à droite le nombre d'espèces par genre.

d'espèces de Passereaux de part et d'autre (78 au Gabon, 73 en Guyane), toutefois là encore les valeurs relatives accroissent l'écart: 83 % des Passereaux au Gabon contre 52,5 % en Guyane. Chez les non-Passereaux, tant en nombre d'espèces (31 vs 12) qu'en valeur relative (38,3 % vs 13,6 %), le contraste est flagrant entre les deux peuplements, avec davantage de consommateurs d'Arthropodes dans les feuillages au Gabon.

En revanche, le peuplement d'oiseaux forestiers de Guyane apparaît plus riche en frugivores, d'une part en espèces terrestres (4 % de l'avifaune, 0,7 % des Passereaux et surtout 9,1 % des non-Passereaux, contre respectivement 2,3 %, 1,1 % et 3,7 % au Gabon) et, d'autre part, en arboricoles. Cette dernière catégorie d'oiseaux montre une diversification autrement plus forte en Guyane qu'au Gabon puisque, globalement, 25,5 % (contre 11,4 %) l'y concernent. Cette différence porte à la fois sur les non-Passereaux (27 soit 30 % des espèces de non-Passereaux, contre 15 soit 18,5 %) et, encore plus accusée, sur les Passereaux (31 soit 22,3 % des espèces de Passereaux, contre 5 soit 5,3 %). L'examen des familles et des genres révèle que les divergences dans la composition des deux peuplements au niveau des frugivores arboricoles relèvent surtout d'une remarquable diversification des Passereaux. Nous trouvons en effet des valeurs assez voisines pour les non-Passereaux: 6 familles (25 %) et 17 genres (29,8 %) en Guyane contre 5 familles (25 %) et 11 genres (19,6 %) au Gabon. En revanche, chez les Passereaux, 6 familles (40 %) et 23 genres (23,7 %) en Guyane contre seulement 3 familles (21,4 %) et 4 genres (8,3 %) au Gabon, ont des représentants dont le régime alimentaire repose sur la consommation des fruits sur les arbres.

CONCLUSION

Il existe de grandes différences de composition et de diversification taxinomique entre les deux peuplements. Nos données rejoignent tout à fait celles déjà signalées par d'autres (AMADON, 1973; DORST, 1973; KEAST, 1972; MOREAU, 1966), en ce sens que la similitude taxinomique est très faible mais que le peu qui existe est mieux marqué chez les non-Passereaux que chez les Passereaux. En effet, les deux continents diffèrent essentiellement dans leurs proportions respectives de Passereaux et aussi du fait qu'en Amérique du Sud, contrairement à l'Afrique, les Suboscines dominent largement les Oscines. Si l'on admet que ces derniers sont plus récents et tendraient à supplanter les autres partout, sauf en Amérique du Sud, plus longuement isolée (cf. MAYR et AMADON, 1951; AMADON, 1957), il apparaît alors que d'importants facteurs historiques sont intervenus dans la structuration de ces peuplements.

Les analyses en fonction des paramètres écologiques (microhabitat, type d'alimentation, substrat et localisation dans l'architecture forestière lors de la recherche de nourriture) font là encore ressortir les différences plus marquées chez les Passereaux que chez les non-Passereaux. Toutefois, à l'évidence les deux peuplements se sont constitués sur des bases différentes. Le caractère frugivore de l'avifaune, bien que de part et d'autre les oiseaux soient globalement animalivores, est nettement plus accusé en Guyane qu'au Gabon. L'occupation du milieu est également autre avec une exploitation différentielle du sol, des divers niveaux du sous-bois et aussi des écorces.

Les deux peuplements ont donc apparemment suivi des voies évolutives différentes dont il faut chercher les origines dans l'histoire des blocs forestiers. Il est d'ailleurs symptomatique que les écologistes travaillant actuellement sur les oiseaux tropicaux prennent de plus en plus conscience (KARR, 1980; PEARSON, 1977; TERBORGH, 1980) de l'importance du facteur historique, notamment les modalités et les taux de spéciation (DORST, 1974, 1976; HAFFER, 1969, 1974; KEAST, 1972; VANZOLINI, 1973) dans la structuration des peuplements et aussi comme l'une des explications majeures de la richesse spécifique des forêts tropicales, et singulièrement néotropicales, conjointement à celles évoquées de manière plus classique dans la littérature écologique (cf. PIANKA, 1966; TERBORGH, 1980).

BIBLIOGRAPHIE

- AMADON (D.), 1957. — Remarks on the classification of perching birds, order Passeriformes. *Proc. Zool. Soc., Calcutta, Mookerjee Mem. Vol.*, 259-268.
- 1973. — Birds of the Congo and Amazon forests: a comparison. pp. 267-277 in B. J. MEGGERS *et al.* (ed.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- BROSSET (A.) et DRAGESCO (J.), 1967. — Oiseaux collectés et observés dans le haut Iwindo. *Biol. Gabonica*, 3, 59-88.
- BROSSET (A.) et ÉRARD (C.), 1977. — New faunistic records from Gabon. *Bull. Brit. Orn. Cl.*, 97(4), 125-132.
- CABALLÉ (G.), 1978. — Essai sur la géographie forestière du Gabon. *Adansonia*, 17(4), 425-440.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), 1971. — Eco-éthologie des Prosimiens du Gabon. *Biol. Gabonica*, 7, 121-228.
- DORST (J.), 1973. — Distribution des familles dominantes au sein de l'avifaune d'Amérique du Sud, d'Afrique et d'Australie, et ses relations avec l'évolution dans ces masses continentales. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 277 (D), 1773-1777.
- 1974. — Hypothèses sur les causes de la diversification et de la richesse spécifique de l'avifaune néotropicale. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 278 (D), 2535-2540.
- 1976. — Historical factors influencing the richness and diversity of the South American avifauna. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 16, 17-35.
- DUBOST (G.), 1978. — Un aperçu sur l'écologie du Chevrotain africain *Hyemoschus aquaticus* Ogilby, Artiodactyle Tragulidé. *Mammalia*, 42, 1-62.
- ÉCOTROP, 1979. — Liste des vertébrés de la région de Makokou, Gabon. Doc. ronco., Paris, 42 p.
- GUILLOTIN (M.), 1981. — Données écologiques sur les petits rongeurs forestiers terrestres de Guyane française. Thèse 3^e cycle, Montpellier.
- HAFFER (J.), 1969. — Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165, 131-137.
- 1974. — Avian speciation in tropical South America. *Nuttall Orn. Cl. Publ.*, 14, 1-390.
- HAMEL (P. J.), 1980. — Avifauna of the Kifu and Mabira forests, Uganda. *Proc. Pan-African Orn. Congr.*, 4, 135-145.
- HARRISON (J. L.), 1962. — The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest. *J. Anim. Ecol.*, 31, 53-63.
- HAVERSCHMIDT (F.), 1968. — Birds of Surinam. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- HLADIK (A.), 1978. — Phenology of leaf production in rain forest of Gabon: distribution and composition of food for folivores. pp. 51-71 in G. G. MONTGOMERY (ed.), *The ecology of arboreal folivores*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- KARR (J.), 1975. — Production, energy pathways, and community diversity in forest birds. pp. 161-176 in F. B. GOLLEY et E. MEDINA (eds.), *Tropical ecological systems: trends in terrestrial and aquatic research*. Springer-Verlag, New York.
- 1976a. — Within and between habitat avian diversity in African and Neotropical lowlands habitats. *Ecol. Monogr.*, 46, 457-481.
- 1976b. — Seasonality, resource availability, and community diversity in tropical bird communities. *Am. Nat.*, 110, 973-994.
- 1980. — Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth. *Auk*, 97, 283-298.
- KARR (J.) et JAMES (F. C.), 1975. — Eco-morphological configurations and convergent evolution in species and communities, pp. 258-291, in M. L. CODY et J. M. DIAMOND (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- KEAST (A.), 1972. — Faunal elements and evolutionary patterns: some comparisons between the continental avifaunas of Africa, South America and Australia. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 15, 594-622.
- LEIN (M. R.), 1972. — A trophic comparison of avifaunas. *Syst. Zool.*, 21, 135-150.
- MAYR (E.) et AMADON (D.), 1951. — A classification of Recent birds. *Amer. Mus. Novit.*, 1496, 1-42.
- MONROY JR. (J. J.), BOCK (W. J.) et FARRAND JR. (J.), 1975. — Reference list of the birds of the world. *Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York.
- MOREAU (R. E.), 1966. — The bird faunas of Africa and its islands. Academic Press, Londres et New York.
- PEARSON (D. L.), 1977. — A pantropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites. *Condor*, 79, 232-244.

- PLANKA (E. R.), 1966. — Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am. Nat.*, 100, 33-46.
- SHORT (L. L.), 1980. — Chaco woodland birds of South America — some African comparisons. *Proc. Pan-African Orn. Congr.*, 4, 147-158.
- SLUD (P.), 1960. — The birds of finca «La Selva», Costa Rica: a tropical wet forest locality. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 121, 55-148.
- 1964. — The birds of Costa Rica. Distribution and ecology. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 128, 1-430.
- 1976. — Geographic and climatic relationship of avifaunas with special reference to comparative distribution in the Neotropics. *Smithsonian Contrib. Zoology*, 212, 1-149.
- TERBORGH (J.), 1980. — Causes of tropical species diversity. *Proc. Int. Orn. Congr.*, 17, 955-961.
- VANZOLINI (P. E.), 1973. — Paleoclimates, relief and species multiplication in equatorial forests, pp. 255-258 in B. J. MEGGERS *et al.* (ed.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- VUILLEUMIER (F.), 1978. — Remarque sur l'échantillonnage d'une riche avifaune de l'ouest de l'Écuador. *L'Oiseau et R. F. O.*, 48, 21-36.

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET ÉCOLOGIE COMPARÉE DES FALCONIFORMES DE FORÊTS TROPICALES SUR TROIS CONTINENTS

Jean-Marc THOLLAY

Laboratoire de Zoologie, Ecole normale supérieure, 46 rue d'Ulm, 75230 PARIS Cedex 05.

SUMMARY

Three main trends are shown among the population of diurnal birds of prey occupying lowland rain forest:

1. Species richness in neotropical forests is on average 2,5 times higher than in South east asian and 2,7 times higher in than african forests.
2. In America, Africa and Asia, the number of sympatric species increases by about 50 % from northern tropical to equatorial rain forests.
3. On the islands, even on the largest and least isolated ones, species diversity of forest raptors is 20 to 50 % lower than on the continent in the Old World, and up to 5-6 times poorer in the neotropics.

Several neotropical raptors have ecological adaptations that are not found among Old World species: forest vultures, aerial insectivorous kites, bird hunting falcons and snail specialists. On the other hand, there are no fishing raptors on the american forest rivers. Other food niches are occupied on the three continents by one or several species: predators of terrestrial or tree dwelling vertebrates, still hunting insectivores in the canopy, snake or bees' nests specialists.

Some morphological or behavioural adaptations of tropical forest raptors are suggested. The ecological structure of birds of prey communities is rather similar from one continent to other: 8 to 18 % of the species are generalists, 50 to 62 % semi-specialists and 25 to 41 % superspecialists, the latter being more numerous toward the equator.

Nous comparerons le peuplement de rapaces diurnes (*Accipiter* + *Falconidae*) des forêts tropicales humides de basse altitude («lowland rain forests») en Amérique tropicale, Afrique et Asie du Sud-est. En dépit d'une composition floristique différente d'un continent à l'autre (par exemple, la dominance des Diptérocarpacées en Asie ou des Légumineuses et palmiers dans le Nouveau Monde) et d'une grande variabilité entre les régions, ces forêts présentent globalement une remarquable uniformité d'aspect (structure, densité, stratification, hauteur, stades de régénération, microclimat) au point qu'un non-botaniste placé brusquement dans l'une d'elles serait souvent incapable de dire sur quel continent il se trouve. Le nombre d'espèces d'arbres de plus de 10 cm de diamètre par 10 ha est minimum en Afrique (100-150), intermédiaire en Amérique du Sud (150-200) et maximum en Asie (200-300), la richesse spécifique totale variant de 600 espèces en Côte d'Ivoire à plus de 3000 à Bornéo (LEBRUN, 1960; RICHARDS, 1952; UNESCO, 1979).

I. — MÉTHODES ET SITES D'ÉTUDES

Chaque liste d'espèces (tableau 1) est le résultat de prospections à pied sur des surfaces de 400 à 800 km² de forêt primaire pendant 1 à 5 mois (1967 à 1982), les rapaces étant repérés soit en sous-bois, soit en lisière ou

au-dessus de la forêt lors de longues périodes d'observation dans des trouées, en bordure de rivières ou sur des dômes rocheux émergents. L'inventaire de chaque localité ou groupe de stations est comparé aux données de la littérature (titres marqués d'un astérisque dans la bibliographie). Seule la forêt à *Shorea* du Bas-Népal n'est pas une «rain forest» mais une forêt de mousson semidécidue. Bornéo a été placée dans le gradient continental en raison de sa surface (736 000 km²) et de son avifaune semblable à celle du continent voisin.

L'avifaune des cinq pays non étudiés a été déterminée d'après les guides régionaux et les synthèses générales (deux astérisques dans la bibliographie). Seules les espèces exclusivement ou en partie d'origine forestière (d'après AMADON 1973, BROWN et AMADON 1968 et expérience personnelle) ont été retenues, à l'exclusion des espèces de lisières et des migrateurs non nicheurs dans ce type de milieu. Les indications d'abondance relatives, trop aléatoires en forêt dense, ont dû être abandonnées.

TABLEAU I. — Composition du peuplement de Falconiformes dans différentes forêts tropicales humides, de leur limite nord à l'équateur et sur les grandes îles, sur les trois continents.

Les espèces marquées d'un astérisque sont propres aux lisières, trouées et bords de rivières.

TABLEAU I. — A. Amérique tropicale

	Cuba 20-21° N	S. Mexique 16-17° N	Panama 9° N	Guyane 4-5° N	E. Equateur 1° S
<i>Sarcophagus papa</i>		+	+	+	+
<i>Cathartes aura</i>	+		+	(+)	(+)
<i>Cathartes melambrotus</i>				+	+
<i>Leptodon cayanensis</i>		+	+	+	+
<i>Chondrohierax uncinatus</i>	+	+	+	+	+
<i>Elaenoides forficatus</i>		+	+	+	+
<i>Harpagus bidentatus</i>		+	+	+	+
<i>Harpagus diodon</i>				+	+
<i>Ictinia plumbea</i>		+	+	+	+
<i>Accipiter poliogaster</i>					+
<i>Accipiter striatus</i>	+				+
<i>Accipiter superciliosus</i>			+	+	+
<i>Accipiter bicolor</i>		+	+	+	+
<i>Accipiter gundlachi</i>	+				+
<i>Geranoospiza coerulescens*</i>		+	+	+	+
<i>Leucopternis schistacea</i>					+
<i>Leucopternis melanops</i>				+	+
<i>Leucopternis semiplumbea</i>					+
<i>Leucopternis albicollis</i>			+		+
<i>Asturina nitida*</i>		+	+	+	+
<i>Buteogallus urubitinga*</i>		+	+	+	+
<i>Harpyhaliaetus solitarius</i>		+	+	+	+
<i>Buteo platypterus</i>					+
<i>Morphnus guianensis</i>	+				+
<i>Morphus harpyja</i>			+	+	+
<i>Spizaetus melanoleucus</i>		+	+	+	+
<i>Spizaetus tyrannus</i>		+	+	+	+
<i>Spizaetus ornatus</i>		+	+	+	+
<i>Daptrius ater</i>			+	+	+
<i>Daptrius americanus</i>		+	+	+	+
<i>Micrastrur ruficollis</i>		+	+	+	+
<i>Micrastrur gilvicolis</i>				+	+
<i>Micrastrur mirandollei</i>			+	+	+
<i>Micrastrur semitorquatus</i>		+	+	+	+
<i>Micrastrur buckleyi</i>		+			+
<i>Falco rufigularis*</i>		+	+	+	+
<i>Falco deiroleucus</i>		+	+	+	+
Nombre d'espèces	5	22	26	30	33

A. Amérique: Sud Mexique (Selva Lacandona) et NE Guatemala (Tikal) — Guyane française (Cayenne, Régina, Saül) et Surinam (réserves de Voltzberg et Brownsberg) — Autres localités d'après littérature.

II. — DIVERSITÉS SPÉCIFIQUES

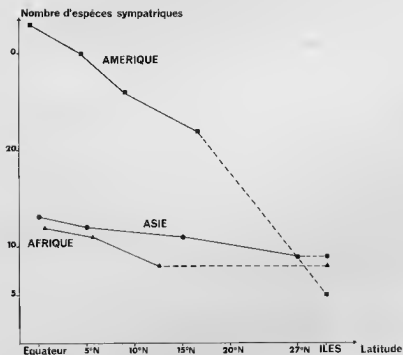
Il ressort des résultats (tableau 1 et figure 1) que :

1— Les forêts néotropicales sont respectivement 2,5 et 2,7 fois plus riches que leurs homologues indomalaises et africaines.

2— Sur les trois continents, le nombre d'espèces sympatriques diminue de 45 à 50 % du tropique à l'équateur (sur 12 à 16 degrés de latitude en fait).

3— Les forêts des îles, même grandes et peu isolées, sont 20 à 50 % plus pauvres que celles du continent voisin dans l'Ancien Monde et jusqu'à cinq fois plus pauvres dans les Caraïbes.

Fig. 1 — Diversité spécifique des peuplements de Falconiformes dans les forêts tropicales humides de basse altitude sur trois continents, de l'équateur à leur limite nord et aux grandes îles.



L'ensemble des forêts néotropicales continentales abrite 40 espèces de rapaces diurnes, contre 12 en Afrique (sur une surface moitié moindre) et 50 en Asie (de l'Inde à la Nouvelle Guinée) grâce à la multiplication des formes insulaires. De semblables différences existent au niveau des avifaunes tout entières (KEAST, 1972). Par comparaison les forêts tempérées, plus comparables d'un continent à l'autre, ont 2-3 fois moins d'espèces dans l'Ancien Monde et 5-6 fois moins en Amérique.

L'augmentation de la richesse spécifique des latitudes extrêmes vers les zones intertropicales est classique, mais elle a été rarement soulignée à l'intérieur même de ces dernières et d'un même biome. Bon nombre de théories ont tenté de l'expliquer (cf. RICKLEFS, 1980) : stabilité historique des milieux tropicaux, taux de spéciation plus élevés (sédentarité, donc isolation des populations, grande productivité), taux d'extinction et de compétition interspécifique plus faibles (ressources abondantes, hétérogénéité spatiale, fluctuations saisonnières réduites, forte prédation). Certes, il semble que l'amplitude des fluctuations saisonnières diminue du tropique à l'équateur tandis que la richesse floristique et faunistique augmente et diffère d'un continent à l'autre. En conséquence, la structure de la végétation, l'abondance et la diversité des ressources alimentaires,

TABLEAU I. — B. Afrique occidentale et Madagascar

	Madagascar 15°S	S.Sénégal 12°30 N	S. Côte d'Ivoire 5°30 N	NE. Gabon 0°30-1°N
<i>Aviceda cuculoides</i>		+	+	+
<i>Aviceda madagascariensis</i>	+			
<i>Machaerhamphus alcinus*</i>	+	+	-	+
<i>Gypohierax angolensis*</i>		+	-	-
<i>Bryotriorchis spectabilis</i>			+	-
<i>Eutriorchis astur</i>	+			
<i>Polyboroides typus*</i>		+	+	+
<i>Polyboroides radiatus*</i>	+			
<i>Accipiter tachiro</i>		-	+	+
<i>Accipiter castanilius</i>				+
<i>Accipiter francesii</i>	+			
<i>Accipiter erythropus</i>		+	+	+
<i>Accipiter melanoleucus</i>		+	+	+
<i>Accipiter henstii</i>	+			
<i>Urotriorchis macrourus</i>			+	-
<i>Buteo brachypterus</i>	+			
<i>Spizaetus africanus</i>			+	+
<i>Stephanoaetus coronatus</i>		+	+	+
<i>Falco zoniventris</i>	+			
Nombre d'espèces	8	8	14	12

B. Afrique occidentale: Sud Sénégal (Parc de Basse Casamance), Sud Côte d'Ivoire (Parc de Taï), Nord-est Gabon (Makokou, Béléga) — Madagascar: Périnet, Maroansetra, péninsule de Masoala.

voire la pression de prédation ou de compétition interspécifique¹ pourraient varier selon les blocs forestiers. Rien n'indique cependant que ces variations soient assez importantes pour être la cause première des différences observées ni que des taux de spéciation distincts aient une base génétique (MAYR, 1969).

Les facteurs historiques sont aujourd'hui jugés au moins aussi importants (SIMBERLOFF et CONNOR, 1981) que la compétition interspécifique (DIAMOND, 1975) pour expliquer l'organisation des communautés. La réduction et le morcellement des forêts tropicales pendant les périodes sèches du Quaternaire (moins graves en Indo-Malaisie) sont en bonne partie responsables des richesses spécifiques actuelles. Il y eut alors jusqu'à huit refuges (centres de spéciation) dans le bassin amazonien contre deux au Congo (HAFFER, 1974; VANZOLINI, 1973), tous en zone périéquatoriale. La recolonisation centrifuge lors de l'extension des forêts peut expliquer la diminution de la richesse spécifique quand on s'éloigne de l'équateur.

¹ On a dit que la faune mammalienne plus riche en Afrique entrerait en compétition avec les oiseaux et les remplacerait partiellement. En fait le nombre d'espèces forestières au moins en partie carnivores est comparable entre l'Amérique — 14 à 24 du Sud-Mexique au Surinam, et l'Afrique — 18 à 24 de Côte d'Ivoire au Gabon (ALVAREZ DEL TORO, 1977; HUSSON, 1978; THIOLLAY, inéd et ANON, 1980).

Du nord au sud, la composition de la population ne se renouvelle pas: les espèces présentes en limite nord des blocs forestiers s'étendent jusqu'à l'équateur (sauf 2 en Asie remplacées par des formes proches). Presque toutes les espèces qui s'ajoutent appartiennent à des genres nouveaux dans l'Ancien Monde mais non en Amérique où le nombre des genres augmente de 5 %, et celui des espèces de 50 %. L'enrichissement des avifaunes vers l'équateur implique non seulement le nombre d'espèces mais aussi leur abondance. Beaucoup d'espèces, rares en limite nord de leur aire (Mexique, Casamance, Népal), deviennent nettement plus communes et répandues au sud (*Ictinia*, *Elanoides*, *Daptrius*, *Dryotriorchis*, *Accipiter melanoleucus*, etc...).

Quelques migrateurs de régions tempérées hivernent dans la zone forestière équatoriale (*Buteo platypterus*, *Pernis ptilorhynchus*, *Falco subbuteo*, *Accipiter gularis*, *A. soloensis*, etc...). Les populations les plus septentrionales d'un petit nombre d'espèces tropicales viennent hiverner jusqu'en zone équatoriale (*Aviceda leuphotes*) où elles peuvent se mélanger aux nicheurs locaux (*Elanoides forficatus*, *Ictinia plumbea*).

Parmi les grandes îles, les Caraïbes (cf. Cuba, tableau 1) bien qu'assez peu éloignées du riche continent américain, sont les plus pauvres en espèces. Seules Trinidad et Tobago, plus au sud et très proches du Venezuela, ont une faune moins appauvrie. Sri Lanka, grâce à sa proximité du continent et à sa récente séparation, a le même peuplement forestier que l'Inde méridionale, tout comme les grandes îles de la Sonde qui étaient rattachées à la Malaisie jusqu'à la dernière glaciation. Madagascar, isolée de l'Afrique depuis 20 millions d'années, a une avifaune forestière relativement riche presque uniquement formée d'endémiques (THOLLAY et MEYBURG, 1981).

TABLEAU I. — C. Sud-est asiatique

	Sri Lanka 7°N	S.Népal 27°N	Thaïlande 15°N	Malaisie 5°N	Borneo 2-4°N
<i>Aviceda jerdoni</i>	+		+		+
<i>Pernis ptilorhynchus</i>	+	+	+	+	+
<i>Machærhamphus alcinus*</i>				+	+
<i>Ichthyophaga humilis*</i>		+	+	+	+
<i>Spilornis cheela</i>	+	+	+	+	+
<i>Accipiter trivirgatus</i>	+	+	-	+	+
<i>Accipiter virgatus</i>	+	+	+	(+)	(+)
<i>Ictinaestus malayensis</i>	+	+	+	+	+
<i>Hieroaetus kienerii</i>	+	(+)	+	+	+
<i>Spizaetus cirrhatus</i>	+	+	+	+	+
<i>Spizaetus nipalensis</i>	+	+	+		
<i>Spizaetus alboniger</i>				+	+
<i>Spizaetus nanus</i>				+	+
<i>Microhierax caeruleus*</i>		+	+		
<i>Microhierax fringillarius*</i> (or <i>laticornis</i>)				+	+
Nombre d'espèces	9	10	11	12	13

C. Sud-est asiatique: Sud Népal (Parc de Chitwan), Malaisie (Parc de Taman Negara), Nord Bornéo (réserves de Bako, Niah, Lambir Hills, Gomantong).

III. — NICHES ÉCOLOGIQUES

Il n'est pas encore possible d'analyser l'organisation des communautés de rapaces en forêts tropicales, la densité relative des espèces étant difficile à évaluer et leur écologie étant mal connue. Nous pouvons seulement tracer les grandes lignes de leurs niches alimentaires et les classer en catégories dont l'existence et la composition peuvent être comparées entre latitudes et continents. A ce niveau déjà on remarque, à côté d'adaptations convergentes dues à de semblables pressions évolutives, des différences importantes d'origine probablement historique.

1) Les *Vautours* vraiment forestiers (*Cathartidae*) n'ont évolué qu'en Amérique: Vautour pape, *Sarcophamphus papa*, dans toute la zone forestière et Grand Catharte, *Cathartes melambrotus*, en Amérique du Sud. Là où ce dernier est absent l'Aura, *Cathartes aura* et/ou plus rarement le Catharte à tête jaune, *C. burrovianus*, habituellement liés aux milieux ouverts, le remplacent, ce qui suggère une compétition interspécifique et une adaptation commune à la détection des cadavres en sous-bois. Le Vautour palmiste, *Gypohierax angolensis*, occasionnellement charognard, est lié aux abords des cours d'eau dans les massifs de forêt primaire en Afrique et le Vautour royal asiatique, *Sarcogyps calvus*, inféodé aux milieux ouverts et aux forêts sèches, est exceptionnel au-dessus de la grande forêt humide.

2) Les *prédateurs de vertébrés terrestres ou arboricoles* représentent le groupe le plus important (tableau 2) avec un large éventail de tailles (120 à 5000 g) permettant une division des niches non seulement entre espèces mais aussi entre sexes (dimorphisme sexuel). On trouve dans cette catégorie environ deux fois plus d'espèces en Amérique que dans l'Ancien Monde, surtout à cause des Falconidés forestiers (*Micrastur*) propres à ce continent. Du tropique à l'équateur, la richesse spécifique de ce groupe augmente de 50 à 75 % par addition d'espèces de taille moyenne dans l'Ancien Monde et de petite taille en Amérique.

3) *Chasseurs lents de la canopée*, surtout insectivores: Bazas (*Aviceda*) dans l'Ancien Monde, Milan de Cayenne, *Leptodon cayanensis*, et Caracara noir, *Daptrius ater*, en Amérique. Surtout si on y ajoute les non rapaces (Coucous, Trogons, Motmots, etc...), cette guild est à peu près aussi riche sur tous les continents.

4) *Les chasseurs à l'affût* d'un arbre mort dominant la canopée où ils capturent surtout des insectes et des lézards sont représentés en Asie par les Fauconnets (*Microhierax*) et à Madagascar par le Faucon à ventre rayé, *Falco zoniventris*. En Amérique, le Milan bidenté, *Harpagus bidentatus*, chasse de la même façon mais se tient aussi dans le sous-bois: aucune espèce n'a un tel comportement en Afrique.

5) Chaque continent possède au moins un *spécialiste de nids de guêpes*: la Bondrée orientale, *Pernis ptilorhynchus*, en Asie (populations résidentes et migratrices), la Bondrée apivore, *Pernis apivorus*, en Afrique (nicheur paléarctique présent de septembre à mai) et le Caracara à ventre blanc, *Daptrius americanus* (+ *Leptodon cayanensis*) en Amérique.

6) Le Naucler américain, *Elanoides forficatus*, et le Milan bleuâtre, *Ictinia plumbea*, sont des *insectivores grégaires chassant en vol au-dessus de la forêt*, propres à l'Amérique et sans contrepartie dans les forêts de l'Ancien Monde.

7) *Les chasseurs rapides d'oiseaux et de chauves-souris* dans les trouées forestières sont répandus partout, mais dans l'Ancien Monde la Buse des chauves-souris, *Macheirhamphus alcinus*, est uniquement crépusculaire, tandis qu'en Amérique, le petit Faucon des chauves-souris, *Falco rufigularis*, plus insectivore, ne l'est que partiellement et le Faucon orangé, *Falco deiroleucus*, spécialiste d'oiseaux plus gros, ne l'est qu'occasionnellement.

8) Tous les forêts tropicales ont leur(s) *prédateur(s) de reptiles*: Serpenteira bacha, *Spilornis cheela*, en Asie, Serpenteira du Congo, *Dryotriorchis spectabilis*, en Afrique, S. de Madagascar, *Eutriorchis astur*, dans cette île, mais 1 à 4 espèces sympatriques de *Leucopternis* en Amérique (où les serpents, au moins de jour, paraissent plus nombreux).

9) Le seul *spécialiste d'escargots terrestres*, le Milan bec en croc, *Chondrohierax uncinatus*, est américain.

10) Les serpenteaux gymnogène et rayé, *Polyboroides typus* et *radiatus*, en Afrique et à Madagascar et le Serpenteau ardoisé, *Geranoospiza caerulescens*, en Amérique sont des chasseurs de petites proies arboricoles et des pillleurs de nids qui explorent les couronnes des arbres et fouillent les cavités grâce à leurs adaptations (cf. ci-dessous). Sur Hispaniola, la Buse de Ridgway, *Buteo ridgwayi*, a certains de leurs comportements (WILEY et WILEY, 1981). Ils n'ont pas d'équivalent asiatique.

11) Contrairement à l'Ancien Monde, il n'y a aucun rapace piscivore, ni diurne, ni nocturne sur les rivières forestières américaines où l'on trouve seulement le Balbuzard, *Pseudisalia haliaetus*, nicheur paléarctique hivernant comme dans les forêts asiatiques ou africaines. Cette absence inexplicable n'est pas compensée par une plus grande abondance des martins pêcheurs, anhingos ou hérons, ni même des loutres, crocodiles ou autres piscivores. Seule la Buse, *Buteogallus wubitinga*, est inféodée souvent aux bords des cours d'eau mais ne se nourrit qu'exceptionnellement de poissons².

Parmi d'autres tendances fréquentes et caractéristiques des rapaces de forêts tropicales (mais intéressantes des espèces déjà citées), on doit mentionner :

— la *frugivorie* occasionnelle même parmi des chasseurs aériens comme *Elanoides* (BUSBIRK et LECHNER, 1978). Pour certains (BROWN et AMADON, 1968; THIOLLAY, 1978), les fruits de Palmiers sont une nourriture régulière (*Daptrius ater*, *Polyboroides typus*) ou essentielle (*Gypohierax*);

— le *pillage des nids d'oiseaux*: beaucoup d'espèces s'y livrent occasionnellement mais *Elanoides*, *Daptrius* et *Polyboroides* doivent encore être cités spécialement. L'Aigle noir asiatique, *Ichinaetus malayensis*, est cependant le seul vraiment spécialisé sur ce type de ressources.

Le long du gradient de latitudes décroissantes, les nouvelles espèces qui enrichissent les communautés sont plus des spécialistes que des généralistes, des espèces hautement évoluées de sous-bois denses et humides qui, en raison d'une moindre tolérance, n'ont pas pu s'étendre aussi loin que les espèces plus adaptables. Enfin la diversité spécifique plus élevée des forêts néotropicales se réalise à la fois par le partage d'un même type de fonction écologique entre plusieurs espèces et l'occupation de niches inconnues dans l'Ancien Monde. Cet

TABLEAU II. — Richesses spécifiques extrêmes de la gilde des prédateurs actifs de vertébrés dans les forêts tropicales humides des trois continents.

	ASIE	AFRIQUE	AMERIQUE
Petites espèces (< 400 g)	<i>Accipiter virgatus</i>	2 - 3 <i>Accipiter</i>	1 - 3 <i>Accipiter</i> 1 - 4 <i>Microastur</i>
Espèces de taille moyenne (400 - 900 g)	<i>Accipiter trivirgatus</i>	<i>Accipiter melanoleucus</i> <i>Urotriorchis escrourus</i>	<i>Microastur semitorquatus</i> <i>Spizastur melanoleucus</i>
Petites sigles (900 - 1.600 g)	1 - 3 <i>Spizastur</i> <i>Hierastur kinnearii</i>	<i>Spizastur africanus</i>	2 <i>Spirantus</i> <i>Morphnus guianensis</i>
Gros sigles (2.500 - 5.000 g)	<i>Spizastur nipalensis</i>	<i>Stephanoetus</i>	<i>Herpyhalisatus solitarius</i> <i>Herpis herpyja</i>
Nombre total d'espèces	4 - 6	4 - 7	6 - 14

² Les rapaces pêcheurs forestiers sont en Afrique *Gypohierax angolensis* (et *Scotopelia*) et en Asie *Ichthyophaga nana* (et *Ketupa*).

accroissement du nombre des espèces de rapaces n'est pas dû, semble-t-il, à des niches laissées vacantes par une communauté appauvrie puisque la plupart des groupes de reptiles et d'oiseaux sont aussi plus diversifiés en Amérique qu'en Afrique par exemple et que les mammifères au moins partiellement carnivores sont à peu près aussi nombreux. Le développement des *Falconidae* dans les forêts néotropicales est particulièrement remarquable: jusqu'à neuf espèces sympatriques en Amazonie contre une seule en Asie et aucune en Afrique.

IV. — QUELQUES ADAPTATIONS DES RAPACES DES FORÊTS DENSES HUMIDES

Nous ne mentionnerons que les adaptations convergentes d'un continent à l'autre et différentes de celles des espèces forestières de pays tempérés.

Morphologie

La longue queue et les courtes ailes arrondies, typiques des rapaces forestiers, peuvent être si exagérées chez certaines espèces (*Dryotriorchis*, *Urotriorchis*, *Micrastur semitorquatus*) qu'elles sont incapables de planer au-dessus de la forêt et que les parades sexuelles ou territoriales deviennent essentiellement vocales. Le développement des yeux (*Dryotriorchis*) et des orifices auditifs (*Micrastur*) est à relier à la faible luminosité et à l'importance relative de l'ouïe. Les longs tarses nus sont fréquents (captures dans la végétation). Combinés à un pouce court, une articulation tibiotarsale mobile en tous sens (cas unique pour les oiseaux) et une face nue (BURTON, 1978; COOPER, 1980), ils permettent à *Polyboroides* et *Geranoospiza* de fouiller les épiphytes, trous d'arbres et nids fermés (cas étonnant d'évolution convergente sur deux continents différents). De très larges ailes aux rémiges digitées et une longue queue donnent à *Ictinaetus* et à *Polyboroides* un très grand rapport surface/poids leur permettant de glisser lentement au ras des arbres pour repérer notamment les nids d'oiseaux si difficiles à voir. Le Naucaler américain est également capable, dans le même but, de telles évolutions lentes autour des couronnes.

Dans les forêts néotropicales, 16 espèces de toutes tailles ont un plumage en grande partie blanc pur, spécialement les parties inférieures, contre 8 principalement noires ou barrées. Le rôle de cette livrée remarquable est inconnu, d'autant plus qu'elle ne se retrouve pas sur les autres continents.

Voix

Beaucoup d'espèces ont des voix puissantes dont la fonction est comparable à celle d'un chant (par exemple chez *Dryotriorchis*, *Urotriorchis*, etc...). Certaines vocalisations ressemblent à des duos entre membres d'un couple (*Micrastur*) ou maintiennent la cohésion de groupes sociaux (*Daptrius*) ou sont émises par les jeunes non indépendants pendant plusieurs mois après la sortie du nid. Plusieurs espèces crient souvent à l'aube ou au crépuscule, voire la nuit (*Micrastur*, *Accipiter tachiro*) et leur voix est très différente de celle des rapaces «classiques». Beaucoup d'aigles sont particulièrement bruyants lors de leurs parades au-dessus de la forêt (*Stephanoaetus*, *Spizaetus*), ce qui les aide probablement à maintenir de vastes territoires avec un minimum de dépenses énergétiques et à subsister malgré une distribution très sporadique. SMITH (1969) a même interprété les cris difficiles à localiser de *Micrastur mirandollei* comme un mode de chasse (attraction des passereaux autour du rapace caché qui peut les attaquer de plus près).

Comportement de chasse

Les extraordinaires adaptations antiprédateurs des organismes animaux en forêt tropicale ont modelé le comportement des rapaces qui chassent pour la plupart à l'affût, passant de longues périodes immobiles, difficiles à repérer, puis volent brièvement d'un arbre à l'autre sans bruit. La ténacité avec laquelle les Autours

et les Spizaètes poursuivent les oiseaux semble indiquer à quel point ils cherchent à profiter des rares occasions d'attaquer qui leur sont données. Peu d'espèces ont un mode de recherche actif tel *Micrastur semitorquatus* qui court parfois sur les branches et dans les fourrés (PEETERS, 1963; obs. pers.) ou *Hieraetus kienerii* et *Spizaetus africanus* qui poursuivent des oiseaux au-dessus et à l'intérieur de la canopée, au terme d'un piqué souvent spectaculaire.

Plusieurs *Micrastur* et *Accipiter* suivent à l'occasion des nappes de fourmis, se mêlant pacifiquement aux autres oiseaux. D'autres (*Harpagus bidentatus*) suivent également les troupes de singes pour capturer les insectes dérangés (FONTAINE, 1980; GREENLAW, 1967). Enfin le système social et les cris bruyants des Caracaras (*Daptrius*), uniques parmi les rapaces, permettent à plusieurs individus de partager un nid de guêpes trouvé par l'un d'eux (obs. pers.).

Taille des niches

Dans les communautés aussi riches en espèces que les forêts tropicales, on peut s'attendre à ce que la majorité des espèces soient étroitement spécialisées afin de réduire la compétition interspécifique tandis que quelques-unes peuvent avoir des niches plus largement chevauchantes sur les ressources les plus abondantes. En fait, en se basant seulement sur ce que l'on connaît des régimes alimentaires, la structure de ces peuplements semble plus complexe.

D'une part, les cas de spécialisations poussées sont fréquents et portent sur des proies qui ne sont pas spécialement abondantes ou répandues ni faciles à se procurer: chauves-souris (*Machuerhamphus*), poissons (*Ichthyophaga*), gastéropodes (*Chondrohierax*), nids de guêpes (*Daptrius*, *Pernis*), etc... La diversification des *Accipiter* et des *Micrastur* est donnée comme exemple de division d'un type de niche entre espèces sympatriques (BLACK et ROSS, 1970; BROSSET, 1973) bien qu'aucune étude n'ait prouvé qu'il en était bien ainsi. Les cas apparents de déplacements de taille dans ce groupe indiqueraient aussi l'importance de la compétition sur l'organisation des peuplements. Par exemple *Accipiter tachiro* est plus petit en Afrique occidentale (*macrosclides*) où il est le seul *Accipiter* de taille moyenne, qu'au Gabon (*tousseneli*) où il cohabite avec *A. castanilius* qui est à peu près de la taille de *macrosclides* (LOUETTE, 1974; obs. pers.). Le seul cas de spécialisation cité dans ce groupe est celui du petit *A. superciliosus* sur les colibris (STILES, 1978).

D'autre part, la difficulté de trouver et capturer des proies souvent rares, irrégulièrement distribuées, mimétiques, etc... conduit beaucoup d'espèces à un opportunisme nécessaire et à se rabattre sur des petits vertébrés, des invertébrés et même des fruits. Ainsi un *Accipiter tachiro* qui, entraîné, peut tuer des oiseaux plus gros que lui (BROSSET, 1969) capture en réalité dans la nature des grenouilles, petits rongeurs et insectes qu'il chasse à l'affût (THIOLLAY, 1978). J'ai vu aussi plusieurs espèces chasser aussi bien dans la haute canopée que près du sol (*Urotriorchis*, *A. tachiro*, *A. virgatus*, *Micrastur semitorquatus*).

Divisons les espèces (tableau 1) en fonction du nombre et de l'importance moyenne des 11 grands types de proies dans leur régime (d'après ALI et RIPLEY, 1978; BROWN et AMADON, 1968; THIOLLAY, 1978). Trois catégories de rapaces apparaissent alors: les spécialistes stricts (une classe de nourriture représente plus de 75 % du régime), les semi-spécialistes (50 % ou plus du régime formé par un même type de proies) et les généralistes (au moins 3 classes de proies constituant chacune 20 % ou plus du régime total). Or, le long des gradients envisagés le nombre de généralistes reste stable sur les trois continents (4 en Amérique, 1 en Afrique-Asie) et représente 8 à 18 % du peuplement. Les espèces les plus nombreuses (50 à 62 %) sont les semi-spécialistes (11 à 17 du nord au sud en Amérique, 5 à 7 dans l'Ancien Monde). Ils augmentent de 20 à 55 % en direction de l'équateur. Enfin 25 à 41 % des espèces sont des spécialistes stricts (7 à 12 en Amérique, 2 à 5 ailleurs) et leur nombre croît davantage (67 à 150 %) des hautes vers les basses latitudes que dans le groupe précédent.

Deux tendances évolutives semblent donc presque également favorisées en forêt tropicale: la spécialisation qui porte essentiellement sur des sources de nourriture très particulières et le généralisme, opportunisme nécessaire pour exploiter la majorité des proies dont la distribution et l'accessibilité semblent très irrégulières.

BIBLIOGRAPHIE

- *ALI (S.) et RIPLEY (S.D.), 1978. — Handbook of the birds of India and Pakistan. Vol. 1. Oxford Univ. Press, Delhi.
- *ALVAREZ DEL TORO (M.), 1971. — Las aves de Chiapas. Gobierno del estado. Tuxtla Gutierrez.
— 1977. — Los Mamíferos de Chiapas. Univ. auton. Chiapas, Tuxtla Gutierrez.
- AMADON (D.), 1973. — Birds of the Congo and Amazon forests: a comparison. pp. 267-277 in «Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review». MEGGERS (B.), AYENSU (E.) and DUCKWORTH (W.) (eds.), Smithsonian Inst. Press, Washington.
- *ANON 1980. — Liste des Vertébrés du bassin de l'Invido (République Gabonaise). Unpubl. Rep. 42 p.
- *BANNERMAN (D.A.), 1953. — The birds of West and Equatorial Africa. Oliver & Boyd, London.
- **BARBOUR (T.), 1943. — Cuban ornithology. *Mem. Nuttall Orn. Club*.
- BLACK (R.A.) et ROSS (G.J.), 1970. — Aspects of adaptative radiation in Southern African Accipiters. *Ann. Cape Prov. Mus. (Nat. Hist.)*, 8, 57-65.
- **BLAKE (E.R.), 1977. — Manual of Neotropical birds. Vol. I. Univ. Chicago Press, Chicago.
- **BOND (J.), 1971. — Birds of the West Indies. Collins, London.
- BROSSET (A.), 1969. — Comportement prédateur de l'Épervier tropical, *Accipiter tousseni*. *Biol. Gabonica*, V, 275-282.
— 1973. — Evolution des Accipiter forestiers de l'est du Gabon. *Aianda*, 41, 185-202.
- *BROWN (L.H.) et AMADON (D.), 1968. — Eagles, Hawks and Falcons of the world. Country life books.
- BURTON (P.J.), 1978. — The intertarsal joint of the Harrier Hawks, *Polyboroides* spp. and the Crane Hawk, *Geranospiza caerulescens*. *Ibis*, 120, 171-177.
- BUSBIRK (W.H.) et LECHNER (M.), 1978. — Frugivory by the Swallow tailed Kites in Costa Rica. *Auk*, 95, 767-768.
- **BUTLER (T.Y.), 1979. — The birds of Ecuador and the Galapagos archipelago. Ramphastos agency, Portsmouth.
- COOPER (J.E.), 1980. — Additional observations on the intertarsal joint of the African Harrier Hawk, *Polyboroides* typus. *Ibis*, 122, 94-98.
- **DEGMAN (H.G.), 1963. — Checklist of the Birds of Thailand. *US Nat. Mus. Bull.* 226. 263 p.
- DIAMOND (J.M.), 1975. — Assembly of species communities. pp. 342-444 in «Ecology and evolution of communities». M.L. CODY and J.M. DIAMOND (eds.), Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- *FLEMING (R.L. Sr.), FLEMING (R.L. Jr.) et BANGDEL (L.S.), 1979. — Birds of Nepal. Avalok Publ., Kathmandu.
- FONTAINE (R.), 1980. — Observations on the foraging association of Double toothed Kites and White faced Capuchin monkeys. *Auk*, 97, 94-98.
- *GLENISTER (A.G.), 1971. — The Birds of the Malay Peninsula, Singapore and Penang. Oxford Univ. Press, London.
- GREENLAW (J.S.), 1967. — Foraging behavior of Double toothed Kites in association with White faced Monkeys. *Auk*, 84, 596-597.
- HAFNER (J.), 1974. — Avian speciation in tropical South America. Nuttall Orn. Club, Cambridge, Mass.
- *HAVERSCHMIDT (F.), 1968. — Birds of Surinam. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- **HENRY (G.M.), 1971. — A guide to the birds of Ceylon. Oxford Univ. Press, London.
- HUSSON (A.M.), 1978. — The mammals of Surinam. E. J. Brill, Leiden.
- KEAST (A.), 1972. — Faunal elements and evolutionary patterns: some comparisons between the continental avifaunas of Africa, South America and Australia. pp. 594-622. *Proc. XV int. orn. Congr.*, The Hague.
- LEBRUN (J.), 1960. — Sur la richesse de la flore des divers territoires africains. *Ac. Roy. Sc. Outremer*, 4, 669-692.
- *LEKAGUL (B.) et CRONIN (E.W.), 1974. — Bird guide of Thailand. 2nd ed. Ass. for Cons. Wildlife, Bangkok.
- LOUETTE (M.), 1974. — Contribution to the ornithology of Liberia. Part 3. *Rev. Zool. Afr.*, 88, 741-742.
- MACARTHUR (R.H.), 1969. — Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1, 19-30.
— 1972. — Geographical ecology. Harper & Row, New York.
- *MACWORTH PRAEO (C.W.) et GRANT (C.H.), 1970. — Birds of West Central and Western Africa. Longman, London.
- MAYR (E.), 1969. — Bird speciation in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1, 1-17.
- **MAYR (E.) et COTTELL (G.W.) (eds.), 1979. — Checklist of the birds of the world. Vol. 1. 2nd ed. Mus. Comp. Zoology, Cambridge, Mass.
- *MEOWAY (M.) et WELLS (D.), 1976. — The birds of the Malay Peninsula. Vol. V. Witherby, London.

- **MEYER DE SCHAUENSEE (R.), 1966. — The species of birds of South America and their distribution. Livingstone Publ. Co., Narberth.
- *MILON (Ph.), PETER (J.J.) et RANDRIANASOLO (G.), 1973. — Faune de Madagascar. XXXV. Oiseaux. ORSTOM, Tananarive et CNRS, Paris.
- *MOREL (G.), 1972. — Liste commentée des oiseaux du Sénégal et de la Gambie. ORSTOM, Dakar.
- ORLIANS (G. H.), 1969. — The number of bird species in some tropical forests. *Ecology*, 50, 783-801.
- PEETERS (H. J.), 1963. — Einiges über den Waldfalken, *Micrastur semitorquatus*. *J. Orn.*, 104, 357-364.
- RICHARD (P. W.), 1952. — The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- RICKLEFS (R. E.), 1980. — Ecology. Nelson.
- **RIDGELY (R. S.), 1976. — A guide to the Birds of Panama. Princeton Univ. Press, Princeton.
- SIMBERLOFF (D.) et CONNOR (E. F.), 1981. — Missing species combinations. *Am. Nat.*, 118, 215-239.
- SMITH (N. G.), 1969. — Provoked release of mobbing. A hunting technique of *Micrastur Falcons*. *Ibis*, 111, 241-243.
- *SMYTHIES (B. E.), 1981. — The birds of Borneo. Sabah Society, Kota Kinabalu, and Malayan Nature Society, Kuala Lumpur.
- STILES (F. G.), 1978. — Possible specialization for hummingbird hunting in the Tiny Hawk. *Auk*, 95, 550-553.
- THOLLAY (J. M.), 1975. — Les rapaces des Parcs Nationaux de Côte d'Ivoire. Analyses du peuplement. *ORFO*, 45, 241-257.
- 1978. — Les rapaces d'une zone de contact savane/forêt en Côte d'Ivoire: spécialisations alimentaires. *Alauda*, 46, 147-170.
- 1982. — Les rapaces diurnes du Parc National de Basse Casamance (Sénégal). Analyse et origines du peuplement. *Mém. IFAN*, 92, 207-210.
- 1982. — Evolution actuelle du peuplement de rapaces dans le nord de Borneo. *Alauda* (sous presse).
- THOLLAY (J. M.) et MEYBURG (B. U.), 1981. — Remarques sur l'organisation d'un peuplement insulaire de rapaces: Madagascar. *Alauda*, 49, 216-226.
- UNESCO, 1979. — Tropical forest ecosystems. State of knowledge report. UNESCO-UNEP-FAO, Paris.
- VANZOLINI (P. E.), 1973. — Paleoclimates, relief and species multiplication in equatorial forests pp. 255-258 in «Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review». B. J. MEGGERS, E. S. AYENSU and W. D. DUCKWORTH (eds.), Smithsonian Inst. Press, Washington.
- VOOUS (K. H.), 1969. — Predation potential in birds of prey from Surinam. *Ardea*, 57, 117-148.
- **WATTEL (J.), 1973. — Geographical differentiation in the Genus *Accipiter*. *Nuttall Orn Club*, publ. n° 13, Cambridge, Mass.
- WILEY (J. W.) et WILEY (B. N.), 1981. — Breeding season, ecology and behavior of Ridgway's Hawk, *Buteo ridgwayi*. *Condor*, 83, 132-151.

CHIROPTÈRES RHINOLOPHOÏDES DE L'ANCIEN MONDE ET PHYLLOSTOMATOÏDES D'AMÉRIQUE DU SUD: UN EXEMPLE D'ÉVOLUTION DIVERGENTE

André BROSSET

Laboratoire d'Ecologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4 avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

SUMMARY

The Phyllostomatid Bats show the most striking case of radiative evolution in Mammals. Although confined to tropical America, they seem to have derived from primitive Rhinolophoids of the Old World. They share a number of morphological, ecological and ethological characters with the Megaderms. While the modern Megaderms include only 6 species, scattered through out east Africa, southern Asia and Australia, there are more than 170 species of Phyllostomatid Bats, locally counting for half the number of all mammal species in South American forest. They occupy all habitat types and contrary to the other bats are often generalist feeders, eating fruit, pollen, nectar, insects, fish, anurans, birds and small mammals. One group, the Desmodonines or Vampyres is entirely hematophagous, a type of diet not only unknown in the rest of the Order but also in Vertebrates generally. Multiple, vacant ecological niches in South America, do not explain entirely the evolutionary success of the Phyllostomatids. The radiation of these bats seems, at least in part, due to the peculiar genetic organization of the initial stock from which they have evolved.

La région néotropicale et l'Ancien Monde ont en commun un certain nombre de familles de Vertébrés. Certaines de ces familles ne comptent aujourd'hui dans l'Ancien Monde qu'un nombre moyen, ou même faible, d'espèces, tandis que dans la région néotropicale, ces mêmes familles ont connu un succès supérieur, à en juger par le nombre d'espèces plus élevé : tels sont les Camélidés chez les Mammifères, les Troglodytidés et les Trogonidés chez les Oiseaux, les Hylidés chez les Batraciens. Le cas le plus remarquable est certainement celui des Chiroptères Phyllostomatoïdés qui comptent dans certaines zones de l'Amérique tropicale comme la Guyane française, pour environ 40 % du nombre total des espèces de Mammifères, alors que les Rhinolophoïdés dont les Phyllostomatoïdés paraissent dérivés, ne comptent dans l'Ancien Monde que pour 0 à 10 % des espèces mammaliennes. Parallèlement à cette diversification spécifique, les Phyllostomes réalisent des adaptations comportementales et alimentaires uniques chez les Microchiroptères, et même les Vertébrés en général. La présente note compare la radiation évolutive des Rhinolophoïdés et des Phyllostomes et tente d'expliquer l'exceptionnel succès évolutif de ces derniers en Amérique du Sud.

I. — CONVERGENCES ET DIVERGENCES CHEZ LES RHINOLOPHOÏDÉS ET LES PHYLLOSTOMATIDÉS

La Paléontologie enseigne que les Phyllostomes dériveraient de Rhinolophoïdés primitifs de l'Eurasie (WINGE, 1923; RUSSEL et SIGE, 1970). A l'Oligocène inférieur et moyen, ceux-ci auraient, à la faveur de

périodes de réchauffement, gagné par le nord le continent américain. En raison de leur inaptitude à hiberner, ces Chiroptères auraient été refoulés par le refroidissement du climat au sud du 30° parallèle où ils se trouvent localisés aujourd'hui. Les Phyllostomatidés ont donc très probablement évolué sans contact ou échange avec les Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde.

Si l'on compare les caractères morphologiques et comportementaux des Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde et des Phyllostomes du Nouveau, il apparaît que ce sont les Mégadermes qui sont les plus proches des Phyllostomes. Sans doute la filiation directe Mégadermes-Phyllostomes est exclue. Tous les Mégadermes, actuels ou fossiles, ont perdu le prémaxillaire alors que celui des Phyllostomes est normal. Le type primitif ne peut dériver du type évolué (SIGÉ, comm. pers.). Cependant, l'hypothèse d'une filiation directe étant écartée, il n'en reste pas moins que de nombreuses raisons convergent pour rendre vraisemblable une communauté d'origine entre Mégadermes et Phyllostomes. Outre celles tirées de la paléontologie (LAVOCAT, 1961; ROMER, 1966), ces raisons touchent la morphologie générale, la physiologie, l'équipement neuro-sensoriel et le comportement.

L'habitus des Mégadermes rappelle celui des Phyllostomatidés (cf. illustration ci-jointe) : détails de la face, absence de queue, positionnement du système d'accrochage et allure générale sont voisins. Au plan de la physiologie, Mégadermes et Phyllostomes ne peuvent hiberner. Ils ne manifestent pas la faculté d'hypothermie réversible, même refroidis expérimentalement, faculté que possèdent les Rhinolophidés (BROSSET, 1961; STUDIER et WILSON, 1970). Les parties externes des organes sensoriels : yeux, feuilles nasales, oreilles et tragus des Phyllostomes ressemblent à ceux des Mégadermes, alors que ceux des autres familles de Rhinolophoïdes sont différents. Enfin, Mégadermes et Phyllostomes partagent seuls quelques comportements originaux : pour certaines espèces un régime carnivore et l'aptitude à gîter en plein air, alors que les autres Rhinolophoïdes sont des espèces troglodytes à régime entomophage.

Malgré ces similitudes d'habitus et de comportement, ces Chiroptères ont connu une fortune très différente sur le plan évolutif. Les Mégadermes constituent une famille peu nombreuse (6 espèces) à répartition résiduelle, comptant relativement peu d'individus, tandis que les Phyllostomes, avec plus de 170 espèces et des populations ubiquistes et très nombreuses, constituent un phylum qui a pleinement réussi.

II. — ÉVOLUTION ÉCOLOGIQUE ET COMPORTEMENTALE COMPARÉE

Il est frappant de constater que si, dans les régions tropicales de l'Ancien Monde, le nombre d'espèces de Rhinolophoïdes sympatriques varie entre 5 et 12, en Amérique du Sud ce même nombre est de 40 en moyenne, soit de 3 à 8 fois plus. Cette intense spéciation ne s'est pas réalisée en « déplaçant » les représentants des autres familles communes à l'Ancien Monde, telles les Emballonuridés, les Molossidés et les Vespertilionidés ; en effet, ces familles comptent elles-mêmes autant ou plus de représentants sympatriques dans le Nouveau Monde que dans l'Ancien.

Le succès des Phyllostomes tient certainement pour partie au fait qu'à partir d'un régime entomophage, et peut-être partiellement carnivore, la souche primitive s'est montrée adaptable à d'autres niches alimentaires qui, dans l'Ancien Monde, sont exploitées par d'autres types de Vertébrés.

1. — La diversité du régime alimentaire

1.1. — Les frugivores et nectarivores

Dans l'Ancien Monde, les Chiroptères frugivores et nectarivores appartiennent tous aux Pteropiniens ou Mégachiroptères, sous-ordre absent dans le Nouveau Monde où n'existent que des Microchiroptères. La niche écologique des Mégachiroptères a été occupée en Amérique par les Phyllostomes, seul groupe de Microchiroptères à avoir adopté un régime frugivore. Quatre familles, comptant de très nombreux individus,

les Carollinés, les Phyllonyctérinés et les Stenoderminés ont évolué vers un régime partiellement ou totalement frugivore.

D'après TAMSITT (1967), plus de 51 % des espèces de chauves-souris d'Amérique du Sud mangent des fruits, du pollen ou du nectar.

La spécialisation des Chiroptères dans la consommation du nectar et du pollen ne concerne qu'une seule espèce en Afrique: *Megaloglossus woermanni*, bien que plusieurs Epomophores se nourrissent volontiers de fleurs et peuvent contribuer à la pollinisation des arbres (KOCH, 1972). Cependant, en Asie, les Chiroptères nectarivores et pollinivores deviennent de plus en plus nombreux vers l'est, pour atteindre une cinquantaine d'espèces dans la région australo-papoue (GRASSE, 1955). Nul doute qu'une gamme de niches écologiques liées au pollen et au nectar absente en Afrique existe dans les régions orientales et australiennes. L'abondance remarquable des oiseaux nectarivores (Melliphages) dans ces régions en est une autre preuve indirecte.

L'Amérique du Sud ressemble à ce point de vue plus à la région orientale qu'à l'Afrique. Les Pollinivores et les nectarivores y sont nombreux, tant chez les oiseaux (colibris) que chez les Chiroptères. Parmi ces derniers, ce sont les Phyllostomes, principalement les Glossophagins, les populations comptent un grand nombre d'individus, qui exploitent cette niche alimentaire.

1.2. — Régime entomophage

Il est caractéristique des Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde. On le rencontre aussi en Amérique du Sud chez les Chilonyctérinés, les Phyllostomatins et les Glossophagins, les représentants des deux dernières familles étant, en général, des opportunistes qui se nourrissent à la fois de végétaux (fruits, nectar), d'invertébrés et de vertébrés (TAMSITT, 1967). La polyphagie caractérise nombre d'espèces de phyllostomes américains, alors que la quasi-totalité des Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde sont strictement entomophages.

1.3. — Régime carnivore

Chez les Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde, seuls deux Mégadermes des genres *Megaderma* et *Macroderma* ont un régime partiellement carnivore. Ces Chiroptères consomment régulièrement des batraciens, reptiles, oiseaux, petits mammifères (GREEN, 1911; BROSSET, 1962).

Plusieurs espèces de Phyllostomes sont connues pour se nourrir de petits Vertébrés, avec semble-t-il, une spécialisation plus étroite que chez les Mégadermes. Ainsi, *Trachops* se nourrit de Vertébrés à sang froid, grenouilles, lézards et geckos (PINEET ANDERSEN, 1979) tandis que *Vampyrum spectrum* se nourrit de Vertébrés à sang chaud, oiseaux et autres chauves-souris (GOODWIN et GREENHALL, 1961; PETERSON et KIRMSE, 1969).

1.4. — Régime piscivore

Il n'a jamais été observé chez les Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde. Dans l'Ancien Monde et la région néarctique, seuls quelques rares vespertillons, *Myotis vivesi* en Amérique du Nord, et *Myotis daubentoni* en Europe, sont connus pour se nourrir partiellement de poissons (BROSSET et DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, 1966; PATTEN et FINDLEY, 1970).

En Amérique, les *Noctilio*, genre à large répartition et comptant de nombreux individus, sont des chauves-souris essentiellement piscivores (SUTHER, 1965).

1.5. — Régime hématoophage

Trois genres de Phyllostomes, les Desmodinés ou Vampires sont purement hématoophages (MANN, 1951). Un genre est plus spécialement adapté à se nourrir du sang des mammifères, les deux autres genres du sang des oiseaux. Ce régime a entraîné chez ces Chiroptères d'importantes modifications morphologiques, physiologiques et comportementales.

Non seulement aucune chauve-souris de l'Ancien Monde n'a évolué dans ce sens, mais le cas des

Desmodinés est même unique chez les Vertébrés en général. Hormis les Desmodinés, seuls les Invertébrés, Insectes, tiques et sangsues, comptent des espèces hématothrophes.

2. — Les spécialisations comportementales

L'Ordre des Chiroptères dans son ensemble est remarquable par l'inaptitude de ses membres à se construire des abris. Les chauves-souris vivent à l'air libre, dans les cavités ou les fissures, parfois des terriers ou le nid d'autres animaux. Cependant, les Phyllostomes des genres *Ectophyla*, *Artibeus* et *Uroderma* incisent les feuilles de palmiers de manière à constituer une sorte de tente sous laquelle ils s'abritent. Seul un Mégachiroptère asiatique, *Cynopterus sphynx*, est connu pour se construire un abri du même type (KUNZ, 1982).

Les Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde gîtent exclusivement dans les cavités souterraines ou des arbres, et dans les parties sombres des constructions. Ce sont des troglodytes caractérisés. Une exception cependant : un Mégaderme, *Lavia frons*, gîte en plein air dans les buissons des savanes de l'est de l'Afrique (WICKLER et UHRIG, 1962). A l'inverse, les Phyllostomes ont colonisé toutes sortes de gîtes, et certains d'entre eux, comme *Artibeus jamaicensis* par exemple, occupent indistinctement les cavernes, les trous d'arbres, ou gîtent en plein air, dans les feuillages, en fonction de la disponibilité des gîtes (KUNZ, 1982).

DISCUSSION

L'absence de Mégachiroptères frugivores et pollinivores en Amérique du Sud a pu laisser vacantes des niches écologiques que les Phyllostomes ont occupées. Ils l'ont fait avec un plein succès, comme en témoigne le nombre considérable non seulement de genres et d'espèces de Phyllostomes végétariens, mais aussi celui des individus; dans beaucoup de régions, Glossophaginés et Carollinés présentent des populations extrêmement abondantes; ils sont même les plus nombreux des Chiroptères (obs. pers.). La concurrence des oiseaux frugivores et pollinivores, également très nombreux en Amérique du Sud, ne paraît pas avoir joué contre l'évolution des Chiroptères ayant le même régime.

Dans la plupart des régions de l'Ancien Monde, la niche alimentaire «carnivore-piscivore» n'est pas exploitée par les Chiroptères. Quand elle l'est, c'est par des espèces à régime mixte, à aire de répartition relativement restreinte; les deux Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde, connus pour manger des vertébrés: *Megaderma lyra* de l'Asie du Sud-Est et *Macroderma gigas* d'Australie, mangent aussi des invertébrés.

Les chauves-souris carnivores américaines paraissent en général plus spécialisées. Pourquoi? La plus grande disponibilité des niches en Amérique du Sud ne paraît pas ici une explication satisfaisante, au vu du grand nombre de serpents et d'oiseaux qui sont des concurrents potentiels des Chiroptères carnivores sur ce continent.

La même hypothèse n'est pas davantage satisfaisante pour expliquer l'évolution des Phyllostomes hématothrophes en Amérique. Il est même paradoxal que les *Desmodus*, nombreux et spécialisés dans l'exploitation du sang des gros mammifères, aient pu évoluer sur un continent originellement pauvre en animaux de ce type. Avec les Bovidés de plaines et de savanes, c'est en Eurasie et surtout en Afrique que cette niche alimentaire était bien pourvue. Et pourtant, aucun Chiroptère de l'Ancien Monde ne s'y est adapté.

CONCLUSIONS

Force est de reconnaître, à travers cet exemple, que les disponibilités écologiques, et l'adaptation des organismes à ces disponibilités par la voie de la sélection naturelle, n'ont pu être ici le seul moteur de la

spéciation. Les Rhinolophoïdes de l'Ancien Monde, berceau commun des deux superfamilles, montrent une évolution diversificatrice beaucoup moins poussée que celle des Phyllostomes américains habitant des milieux analogues. La disponibilité de niches alimentaires ouvertes à la colonisation des Phyllostomes n'explique pas, à elle seule, l'explosion de formes, la variété des comportements qui les caractérisent dans leur état actuel.

La diversité étonnante des Phyllostomidés aurait probablement son explication première dans l'organisation génétique de la souche originelle, qui aurait permis cette radiation évolutive unique chez les Chiroptères. Malheureusement, l'organisation génétique des souches fossiles n'est pas accessible à l'investigation scientifique, et tout ce que l'on peut en dire reste purement spéculatif.

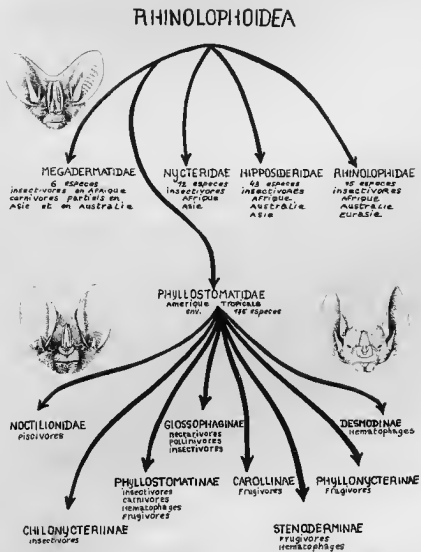


Figure illustrant la radiation évolutive des Phyllostomatidés à partir de Rhinolophoïdes primitifs. (Les dessins de têtes représentant en haut un Mégaderme et en bas deux Phyllostomatidés sont tirés du *Traité de Zoologie* de P. P. GRASSÉ.)

BIBLIOGRAPHIE

- BROSSET (A.), 1961. — L'hibernation chez les Chiroptères tropicaux. *Mammalia*, 25: 413-452.
 — 1962. — The bats of western and central India. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* Part II: 583-624.
- BROSSET (A.) et DELAMARE DEBOUTEVILLE (C.), 1966. — Le régime alimentaire du Vespertilion de Daubenton *Myotis daubentonii*. *Mammalia*, 30: 247-251.
- GOODWALL (G. G.) et GREENHALL (A. M.), 1961. — A review of the bats of Trinidad and Tobago. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 122: 187-302.
- GRASSÉ (P. P.), 1955. — Ordre des Chiroptères. In *Traité de Zoologie*, 17: 1729-1806.
- GREEN (E. E.), 1911. — On *Megaderma lyra*, its habits and parasites. *Spolia Zeylonica*, 7, 106.
- KOCH (D.), 1972. — Fruits bats and bat flowers. *Bull. East. Afr. Nat. Hist. Soc.* Nairobi: 123-126.
- KUNZ (T. H.), 1982. — Rosting ecology of bats. In *Ecology of bats*. T. H. KUNZ (ed.), Plenum Publ. Corporation: 1-55.
- LAVOCAT (R.), 1961. — Le gisement de Vertébrés miocènes de Beni Mellal (Maroc). Etude systématique de la Faune des Mammifères et conclusions générales. *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc*, 155, 121 p.
- MANN (G.), 1950. — Biología del vampiro. *Biológica (Santiago)* 12: 3-24.
- PATTERN (D. R.) et FINDLEY (L. T.), 1970. — Observations and records of *Myotis (Pisonyx) vivisi* Menegaux. *Contribution in Science. Los Angeles County Museum*, n° 182: 1-9.
- PETERSON (R. L.) et KIRKSE (P.), 1969. — Notes on *Vampyrum spectrum*. The false vampire bat, in Panama. *Canad. J. Zool.* 47-1: 140-142.
- PINE (R. H.) et ANDERSON (J. E.), 1979. — Notes on stomach contents in *Trachops cirrhosus* (Chiroptera-Phyllostomatidae). *Mammalia*, 43-4: 568-570.
- ROMER (A. S.), 1966. — Vertebrate Paleontology, 3^e ed. Univ. Chicago Press, Chicago.
- RUSSEL (D. E.) et SIGÉ (B.), 1970. — Révision des Chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 3: 83-182.
- STUDIER (E. H.) et WILSON (D. E.), 1970. — Thermoregulation in some neotropical bats. *Comp. Biochem. Physiol.*, 34: 251-262.
- SUTHERS (R. A.), 1965. — Acoustic orientation by fish catching bats. *J. Exp. Zool.*, 158: 319-348.
- TAMSITT (J. R.), 1967. — Niche and species diversity in Neotropical Bats. *Nature*, 213, 5078: 784-786.
- VEHRENCAMP (S. L.), STILES (F. G.) et BRADBURY (J. W.), 1977. — Observations on the foraging behavior of avian prey of the tropical carnivorous bat *Vampyrum spectrum*. *J. Mammal.*, 58: 469-478.
- WICKLER (W. von) et UHRIG (D.), 1969. — Verhalten und Ökologische Nische der gelblügel-Fledermaus, *Lavia frons* (Geoffroy) (Chiroptera - Megadermatidae). *Z. Tierpsychol.*, 26: 726-736.
- WINGE (A. H.), 1923. — The interrelationships of the Mammalian genera. Transl. DEICHMANN (E.) and ALLEN (G. M.), 1941, Reitzelsed, Copenhagen, 418 p.

RICHESSES COMPARÉES DES PEUPEMENTS DE PETITS RONGEURS FORESTIERS EN GUYANE ET AU GABON

Michel GUILLOTIN et Jean-Marc DUPLANTIER

Laboratoire d'Ecologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4 avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.
Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Institut des Sciences de l'Evolution, place Eugène Bataillon,
34060 Montpellier cedex.

SUMMARY

The diversity of small mammals species in the tropical rain forests of Gabon and French Guyana is very similar, but Gabon has more small rodents (19 species instead of 12). Nevertheless, we notice similarities in overall species diversity, in decreasing species diversity in recently deforested areas and in the alimentary diet. Differences are shown in the number of terrestrial species, the distribution of sizes and the biomasses.

Introduction

Cette étude a été réalisée dans deux forêts tropicales humides : à l'Arataye et Saint Elie en Guyane française et à M'Passa au Gabon. La structure des deux forêts primaires n'est pas similaire, d'un point de vue botanique : à l'Arataye, la zone d'étude est homogène avec un sous-bois clairsemé alors qu'au Gabon la forêt est constituée d'une mosaïque de sous-bois plus ou moins denses avec en particulier une forte densité de lianes.

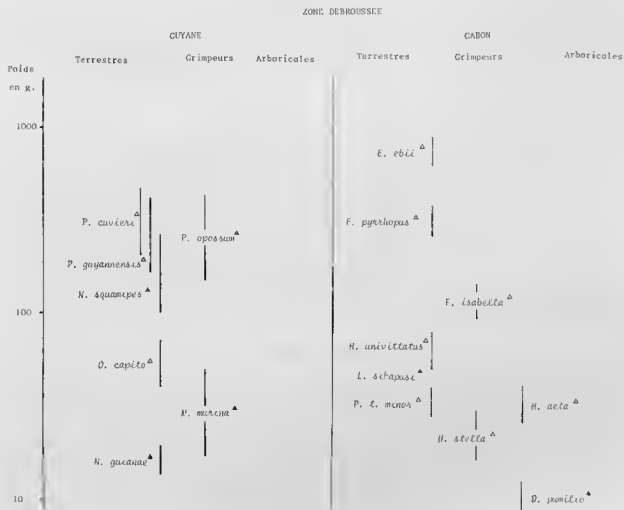
De même, en ce qui concerne les deux zones débroussées que nous allons comparer ici, on remarque des différences concernant leur origine : à Saint Elie en Guyane, une surface de 25 hectares a été étudiée quatre ans après déforestation alors qu'au Gabon il s'agit de surfaces plus petites cultivées pendant un an et laissées ensuite à l'abandon.

Méthode

Les peuplements de petits rongeurs ont été étudiés avec des méthodes identiques et standardisées dans les deux pays : piégeages au sol en quadrats de grande surface (6 hectares en Guyane et 9 hectares au Gabon) avec une maille de 20 mètres (DUPLANTIER, 1982; GUILLOTIN, 1982a).

En ce qui concerne les écureuils, les données ont été obtenues à partir de nos observations personnelles ainsi que des études d'EMMONS (1975, 1980) pour le Gabon.

Figure 2: Richesses spécifiques en zone débroussée. Les espèces sont classées selon leurs tailles et le niveau qu'elles occupent.



Δ : espèce principalement frugivore

\blacktriangle : espèce principalement insectivore

Si 3 des 4 familles sont différentes entre les deux continents, cela provient essentiellement du fait qu'elles n'ont pas la même origine géographique et ne se sont pas installées à la même époque en Afrique et en Amérique du Sud.

En Guyane, le peuplement est très diversifié car très échelonné dans le temps:

— 1 peuplement ancien: début tertiaire pour les Didelphidae (SIMPSON, 1980), et Oligocène pour les Echimyidae (CHALINE et MEIN, 1979);

— 1 peuplement récent: Cricetidae au Pliocène et Sciuridae au Pléistocène (HOFFSTETTER, comm. pers.). Alors qu'au Gabon, ce sont les Sciuridae qui sont les plus anciens (Miocène). Le peuplement de l'Afrique sud-saharienne par les Muridae datant seulement du Pléistocène (CHALINE et MEIN, 1979). Ce phénomène expliquerait que l'on trouve par exemple 9 espèces d'écureuils au Gabon et seulement 2 en Guyane.

Structure par taille

Au Gabon, on observe un nombre important de petites espèces de moins de 100 grammes (13 sur 19 au lieu de 11 sur 19 en Guyane). Cette différence s'accroît en ce qui concerne les petits rongeurs terrestres (4 en Guyane, 7 en Gabon). Au Gabon, ce sont les Muridae qui appartiennent à cette catégorie de taille et en Guyane, ce sont les Cricetidae. De plus, c'est l'une des plus petites espèces (*H. stella*) qui est la plus abondante au Gabon alors qu'en Guyane, c'est l'une des plus grosses (*P. cuvieri*). Ce phénomène se reflète au niveau des biomasses plus faibles dans le premier pays que dans le second (96-445 g au lieu de 630-836 g).

II. — RICHESSES SPÉCIFIQUES EN ZONE DÉBROUSSÉE

Dans les deux pays étudiés, on trouve moins d'espèces qu'en forêt primaire (figure 2):

— Guyane: 7 au lieu de 19

— Gabon : 9 au lieu de 19

Cette richesse moindre peut s'expliquer d'une part à cause d'une stratification verticale de la végétation plus restreinte, d'autre part du fait d'une productivité et d'une diversité en fruits inférieure en jeune forêt dans les deux pays (GUILLOTIN, 1982b; DUPLANTIER, obs. pers.). Dans les deux cas, les espèces que l'on trouve en zone débroussée se rencontrent aussi en forêt primaire et ce sont particulièrement les espèces arboricoles et certaines grimpeuses qui sont absentes dans le premier milieu. La majorité des espèces présentes en zone débroussée sont donc des ubiquistes; elles sont aussi présentes en forêt primaire.

III. — GROUPES TROPHIQUES

Une dernière comparaison rapide entre les deux peuplements concerne les régimes alimentaires (figure 1). La majorité des petits rongeurs sont essentiellement frugivores. Les petits mammifères insectivores se trouvent surtout chez les Didelphidae en Guyane et les Musaraignes au Gabon.

Pourtant si nous comparons deux espèces de petits mammifères terrestres proches par la taille, on remarque que l'une est surtout frugivore et l'autre insectivore (exemple *Oryzomys capito* et *Oryzomys subflavus* en Guyane et *M. longipes* et *D. ferrugineus* au Gabon). Ce phénomène peut expliquer que deux espèces de même taille peuvent occuper un même biotope en ne se différenciant que par le régime alimentaire.

Conclusion

Il est certes difficile de comparer de façon précise les peuplements de petits mammifères de Guyane et du Gabon en raison de différences dans l'origine des animaux et dans la nature des biotopes. Cette étude établit néanmoins l'existence de similitudes dans les richesses spécifiques globales, la diminution du nombre d'espèces en zone débroussée et les régimes alimentaires. Elle montre aussi des divergences dans les nombres d'espèces terrestres, la structuration des tailles et les biomasses.

BIBLIOGRAPHIE

- CHALINE (J.) et MEIN (P.), 1979. — Les rongeurs et l'évolution. Doin, 235 p.
- DUPLANTIER (J. M.), 1982. — Les rongeurs myomorphes forestiers du Nord-Est du Gabon : peuplements, utilisation de l'espace et des ressources alimentaires, rôle dans la dispersion et la germination des graines. Thèse de 3^e cycle, U.S.T.L. Montpellier, 129 p.
- EMMONS (L. H.), 1975. — Ecology and behaviour of African rainforest squirrels. Ph. D. Thesis, Cornell University, Ithaca, New York, 269 p.
- 1980. — Ecology and resource partitioning among nine species of African rainforest squirrels. *Ecol. mono.* 50(1): 31-54.
- GUILLOTIN (M.), 1982a. — Place de *Proechimys cuvieri* (Rodentia, Echimyidae) dans les peuplements micromammaliens terrestres de la forêt guyanaise. *Mammalia*, 46, 3: 299-318.
- 1982b. — Rythmes d'activité et régimes alimentaires de *Proechimys cuvieri* et d'*Oryzomys capito velutinus* (Rodentia) en forêt guyanaise. *Rev. écol. (Terre et Vie)* 36: 337-371.
- SIMPSON (G. G.), 1980. — Splendid isolation. The curious history of South American mammals. Yale Univ. Press. 266 p.

LES PEUPELEMENTS DE LIANES LIGNEUSES DANS UNE FORÊT DU NORD-EST DU GABON

Guy CABALLÉ

Laboratoire de Palynologie, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier cedex.

SUMMARY

From a comparative study of two areas of forest (2.4 ha and 3.2 ha), we have revealed and discussed the processes of maintained plant decomposition and the decrease of the clumps of woody lianas in relation to sylvigenesis. Colonization and development of woody lianas in the forest are affected by clearings. They appear to be more dependent on the spatial and temporal stability of clearing borders, than of the dynamics of the clearings themselves. The community of woody lianas is richer in young or regularly disturbed forests, the individuals being of rather small diameter. When the forest mosaic includes climax stages, the total number of woody lianas is lower and their diameters tend to be higher.

INTRODUCTION

Un regain d'intérêt s'est manifesté à travers le monde pour les lianes ligneuses ces dernières années. Plus précisément, c'est avec la parution des premiers résultats connus portant sur les estimations de biomasse des milieux tropicaux, surtout depuis les années 1970-1973, que les peuplements de lianes sont apparus comme une des composantes essentielles des phytocénoses tropicales et de la forêt équatoriale en particulier. Cependant, on peut remarquer que, d'un point de vue strictement quantitatif, la place des lianes dans le milieu forestier est mouvante. Le tableau 1, qui reprend quelques-unes des données chiffrées les plus significatives obtenues ces dernières années, illustre assez bien ce constat. En effet, le rapport « bois lianes / bois total » varie de 2 à 6,5 % alors que celui « feuillage lianes / feuillage total » varie quant à lui de 6 à 36 %. Les plus forts pourcentages enregistrés dans le cas du feuillage démontrent, si besoin était, le très fort dynamisme des lianes vis-à-vis de l'occupation de l'espace aérien et, partant, du captage de l'énergie incidente lumineuse; ils dénotent aussi une palette de situations assez remarquable (coefficient de variation égal à 6 dans le cas du feuillage, alors que pour le bois il n'est égal qu'à 3!). Il est donc manifeste que les lianes occupent dans certaines conditions forestières particulières une place de choix et que, par voie de conséquence, elles influencent sinon la sylvigénèse, du moins la cicatrisation du milieu forestier.

Si l'importance des lianes dans les phytocénoses est aujourd'hui admise par tous, malheureusement elle n'est pas traduite dans les faits. On parle plus que jamais des forêts à lianes et des forêts sans lianes, mais les avancées attendues dans ce domaine, et annoncées par les travaux de LINDEMAN et MOOLENAAR (1959) et ROLLET (1963 et 1968), ne se sont pas concrétisées jusqu'à nos jours. A tel point qu'il n'est pas possible d'affirmer que cette discrimination existe bien et *a fortiori* de dire quelles en seraient les raisons et les mécanismes profonds. Notre note, qui est un raccourci d'un article bien plus approfondi publié dans la revue

La terre et la vie — et auquel nous renvoyons le lecteur intéressé —, a pour objet d'aborder ces aspects, en nous plaçant à un niveau de perception des phénomènes assez fin puisque nos observations concernent la station (échelle cartographique très grande).

PRÉSENTATION DU SITE D'ÉTUDE

Le site d'étude retenu est celui de Makokou (0°34' de latitude Nord et 12°52' de longitude Est), ville du Nord-Est du Gabon, qui se trouve à près de 600 km de Libreville, la capitale côtière d'un pays traversé de part en part par l'équateur. Les relevés et inventaires de lianes ligneuses (uniquement celles de $\varnothing > 5$ cm) ont été effectués sur les quadrats forestiers de la station de recherches de Makokou (de 1963 à 1979 Laboratoire de Primatologie et d'Ecologie équatoriale du C.N.R.S. français, depuis 1980 Institut de Recherches en Ecologie Tropicale — I.R.E.T. — du Centre National de Recherches Scientifiques et Techniques — CENAREST — gabonais). Ces quadrats sont installés sur le rebord d'un plateau d'environ 450 m d'altitude qui domine assez largement à cet endroit le fleuve Ivindo.

Le climat «moyen» de la région de Makokou peut être résumé ainsi: 1750 mm par an pour la lame des précipitations et 23,1°C pour la température. Quatre saisons sont facilement reconnaissables et se succèdent dans l'année: une petite saison «sèche» en janvier et février, une saison des pluies de mars à juin, une grande saison sèche en juillet, août et septembre pour partie (variable d'une année sur l'autre) et une autre saison des pluies d'octobre à décembre. Le mois d'octobre est en moyenne, et de beaucoup, le plus arrosé.

La forêt des environs de Makokou est une forêt dense humide de basse et moyenne altitude, et se classe, d'un point de vue chorologique, dans le domaine phytogéographique camerouno-congolo-gabonais (CABALLÉ, 1978). Du fait qu'elle ne comporte pas d'Okoumé (*Aucoumea klaineana*), et qu'elle est éloignée de la côte, c'est une forêt qui n'a pas connu les tourments de l'exploitation industrielle brutale et mécanisée. Elle conserve donc un caractère naturel très marqué. Quelques espèces y sont abondantes ou la caractérisent, telles que le Sorro ou Sogho (*Scyphophthalmum ochocoa*), l'Ilomba (*Pycnanthus angolensis*), l'Engona (*Pentaclethra eetveldeana*) et surtout l'Otuanga ou Otouanga (*Polyalthia suaveolens*), l'Essoula (*Plagiostyles africana*), le Divida (*Scorodophloeus zenkeri*) et l'Ebo (*Santiria trimeria*). Parmi les lianes très communes, on peut citer *Dalhouisia africana* et *Neuropeltis acuminata*.

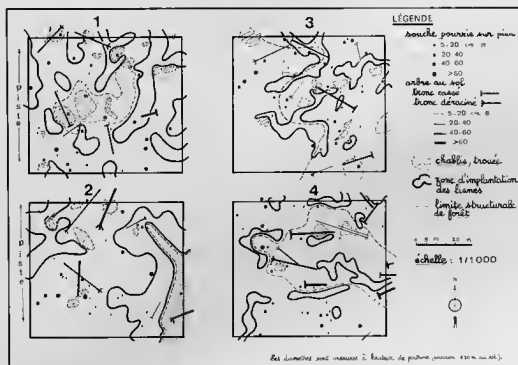
TABLEAU 1. — Données comparatives sur la biomasse des lianes.

CONTINENT et PAYS	BIOMASSE DES LIANES	
	/ bois total	/ feuillage total
A F R I Q U E		
Gabon (A. KLADIC, 1974)	—	36
A M E R I Q U E		
Brazil (KUNZE et ROSSIGNOL, 1973)	6,5	—
Guayana Franç. (BURNHAM, 1964)	3	11
Surinam (DUNN, 1960)	2,5	6
A S I E		
Malaisie (KATO et al., 1964)	2	6
Thaïlande (OGAWA et al., 1965)	4,5	25

OBSERVATIONS ET INTERPRÉTATIONS

Le plus gros — mais aussi le plus lourd — du travail réalisé sur le terrain a consisté à procéder au déterrement complet des tiges de lianes jusqu'à la mise au jour de la partie principale de leur système racinaire, de manière à bien les isoler et à séparer les individus les uns des autres. Ensuite, nous avons positionné, au mètre près et sur une même carte, les points d'ancrage au sol des lianes par rapport aux éléments structurants reconnus du peuplement d'arbres (feuillage, degré d'ouverture / degré de fermeture et hauteur de la voûte, visibilité dans le sous-bois et échelle de déplacement d'un observateur au sol). De plus, ont été dessinés, toujours sur le même document, les souches pourries sur pied, les arbres au sol et, bien sûr, les trouées et les chablis (figure 1). Deux secteurs d'étude ont été décrits de la sorte. Le premier (dont nous présentons deux extraits significatifs, figure 1 — cartouches 1 et 2) couvre 24 000 m² soit 2,4 hectares. Il a la forme d'un étroit rectangle de forêt de 300 m de long sur 80 m de large. Il se trouve par sa limite gauche en bordure immédiate d'une piste ouverte en 1970. Le second secteur (dont nous présentons aussi deux extraits significatifs, figure 1 — 3 et 4 —), situé à près de 600 m du précédent, est enclavé dans la forêt et fait donc bloc avec cette dernière. De forme générale en L (280 m sur 200 m et 80 m en épaisseur), il a une superficie de 32 000 m², soit 3,2 hectares.

FIG. 1. — Exemples de répartition des lianes en forêt.



Le premier résultat obtenu montre que dans la majorité des cas rencontrés, les lianes sont très fortement groupées entre elles et que leur distribution spatiale, rapportée ici à un plan par projection orthogonale, procède invariablement d'un motif cohérent, toujours contagieux ou agrégatif. Toutes les situations représentées sur la figure 1 le démontrent. Cette répartition très concentrée des lianes semble même s'organiser, d'une certaine manière, indépendamment des structures forestières actuelles, ou du moins des discontinuités spatiales que nous avons reconnues au sein du peuplement arborescent. Cela peut dans un premier temps surprendre. Par contre, si l'on compare attentivement la distribution de ces grands agrégats de

lianes à celle des chablis et des trouées, on est frappé alors par l'ajustement fidèle qui est assez souvent réalisé. Parfois, même, la limite du peuplement de lianes suit à l'inflexion près le contour de la trouée ou du chablis (cf. figure 1, cartouches 1 et 2 surtout). Cette correspondance extrême prouve d'une manière spectaculaire que ces chablis et trouées ont gardé avec le temps un même contour général. Il n'est pas interdit d'envisager que certaines limites existent ainsi depuis plusieurs dizaines d'années, en tenant compte de la faible influence qu'a provoquée l'ouverture de la piste, pourtant vieille d'une dizaine d'années, sur les peuplements de lianes voisins (cf. figure 1, cartouches 1 et 2). Cela prouve aussi que certains chablis ont beaucoup de mal à se refermer et qu'ils marquent des phases de la mosaïque forestière à évolution fortement perturbée, sinon bloquée ou très ralentie.

Une autre observation intéressante à noter est que les zones d'implantation des lianes n'occupent pas préférentiellement, comme on aurait pu s'y attendre, les concentrations de souches pourries et d'arbres couchés sur le sol qui marquent forcément les emplacements des anciennes trouées et chablis. Il se pourrait que dans ces zones, la cicatrisation du milieu se soit déroulée de manière active par le seul fait des arbres préexistants, et que les lianes, se heurtant à une prompt réaction de l'ensemble arborescent, aient été éliminées car non capables de supporter une aussi vive concurrence. Une autre explication possible est que, si la lumière est nécessaire pour les germinations d'arbres et de lianes, pour ces dernières elle n'est pas suffisante puisqu'il leur faut de surcroît des supports pour grandir et finalement vivre. Les lisières seraient donc davantage recherchées que la trouée ou le chablis proprement dit. Enfin, on peut envisager comme l'a fait FLORENCE (1981) l'hypothèse de la spécialisation floristique. Ces chablis anciens auraient été occupés par des lianes qui n'ont pas survécu aux changements structuraux intervenus depuis et notamment à la fermeture du milieu forestier.

TABLEAU 2. — Données métriques et comparatives sur les peuplements de lianes.

données	L I A N E S												
	superficie (ha/parcelle)	nombre de individus (chablis)	densité à l'ha/parcelle	par classe de diamètre									
				moyen	colonies	5-10	10-15	15-20	20-25	25-30	30-35		
S I S I M E	2,4	347	145	6,1	5-18	310	24	3					
E C F A S A S E S E S	3,2	364	114	7,3	5-32	288	64	11	2				1
T O I I	11	11				11							11
E U R E P E R U S E P E R U S E P E R U S	2,16	280	130	7,1	5-31	238	33	7	1				1
R E S T E R E S T E R E S T E R E	1,04	84	81	100	5-20,2	51	28	4	1				

DISCUSSIONS GÉNÉRALES

Les observations et les résultats obtenus sont encourageants car les processus mis en évidence, et qui gouvernent la pénétration et l'installation des lianes en forêt, ont semblé être concordants et assez homogènes dans les deux secteurs de forêt examinés. Dans un premier temps, il apparaît que ce serait l'hétérogénéité du couvert forestier qui jouerait à plein par l'intermédiaire surtout des trouées et des chablis; mais c'est davantage la fixité temporo-spatiale de leurs contours, leur périmètre, qui joue plutôt que leur dynamique propre. D'une certaine manière, donc, les lianes indiquent au début de leur installation, et lorsqu'elles deviennent rapidement abondantes, des perturbations assez fortes dans le cycle sylvigénétique pouvant aller parfois jusqu'à une situation de blocage, sans doute même y contribuent-elles alors. A ce propos, il est intéressant de citer une des conclusions du travail remarquable réalisé par WALTER en 1974 sur « Les arbres et forêts alluviales du Rhin ». A la page 74, il dit: « Les forêts alluviales sont, en effet, des forêts feuillues fondamentalement perturbées, et les lianes font partie de ces paysages forestiers instables. » On a trop opposé le milieu tempéré au milieu tropical pour ne pas citer, pour une fois, un fait qui les rapproche.

Mais une fois installées en forêts, les lianes doivent bien y vivre. A partir de cet instant, le peuplement de lianes va devoir obligatoirement s'adapter, et ce en permanence, aux changements structuraux de la forêt. Les données consignées dans le tableau 2 le prouvent. Ces données regroupent tous les résultats que nous avons obtenus sur nos deux secteurs d'étude. Celui situé en bordure de la piste a été dénommé pour les besoins de cet exposé secteur «lisière», l'autre secteur «forêt» (ce dernier ayant pu être divisé en deux sous-secteurs selon la hauteur de la voûte). Lorsque la forêt est jeune ou assez régulièrement perturbée (secteur lisière dans la dition), le peuplement de lianes est important (effectif global élevé). Il peut sans doute même s'accroître par le seul jeu des phénomènes de marcottage — et la mise en place de clones —, qui sont assez courants chez les lianes. Mais les lianes n'ont pas alors la faculté de se développer pleinement et donc le temps de vieillir, ou bien elles sont spécialisées et sont vouées par conséquent à une disparition brutale; les individus constituant à ce niveau d'évolution le peuplement ont plutôt des faibles diamètres. Par contre, lorsque la mosaïque forestière est représentée surtout par des phases mûres, plus durables au moins intrinsèquement puisque l'aboutissement d'un processus évolutif plus régulier (cas des forêts à voûtes uniformes, homogènes et hautes, comme pour notre secteur d'étude «forêt»), le peuplement de lianes s'effrite, partant l'effectif global diminue, et les lianes qui se sont maintenues s'accroissent en même temps que leurs supports (prédominance des forts diamètres). Dans ce dernier cas, et d'un point de vue démographique, le peuplement de lianes se comporte comme le peuplement d'arbres. D'après nos observations, la hauteur pourrait agir ensuite comme un facteur limitant à part entière, du moins pour les lianes qui ne possèdent pas de dispositifs essentiels d'accrochage performants, tels les vrilles ou certains crochets; celles à aiguillons ou épines seraient éliminées assez tôt.

BIBLIOGRAPHIE

- BEEKMAN (F.), 1981. — Structural and dynamic aspects of the occurrence and development of lianas in the tropical rain forest. Wageningen, Agric. University, ronéo., 45 p.
- CABALLÉ (G.), 1978. — Essai sur la géographie forestière du Gabon. *Adansonia*, sér. 2, 17(4): 425-440.
- 1984. — Essai sur la dynamique des peuplements de lianes ligneuses d'une forêt du Nord-Est du Gabon. *Rev. Terre et Vie*, 33: 3-35.
- FLORENCE (J.), 1981. — Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon. Thèse 3^e cycle, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 261 p.
- HLADIK (A.), 1974. — Importance des lianes dans la production foliaire de la forêt équatoriale du Nord-Est du Gabon. *C. R. Acad. Sci., sér. D*, t. 278: 2527-2530.

- KATO (R.), TADAKI (Y.) et OGAWA (H.), 1978. — Plant biomass and growth increment studies in Pasoh forest. *Malay Nat. J.*, 30(2): 211-224
- KLINGE (H.) et RODRIGUES (W. A.), 1973. — Biomass estimation in a central Amazonian forest. *Acta Cient. Venezuelana*, 24: 225-237.
- LINDEMAN (J. C.) et MOOLENAAR (S. P.), 1959. — Preliminary survey of the vegetation types of northern Surinam. The vegetation of Surinam, 2, Utrecht, 45 p.
- OGAWA (H.), YODA (K.), OGINO (K.) et KIRA (T.), 1965. — Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. 2. Plant biomass. *Nature and life in S. E. Asia*, 4: 49-80.
- OHLER (F. M. J.), 1980. — Phytomass and mineral content in untouched forest. Rapport CELOS n° 132, Université Surinam, 43 p.
- ROLLET (B.), 1963. — Introduction à l'inventaire forestier du Nord-Congo. Rapport F.A.O., 2 vol., n° 1782, 142 p + 111 p.
— 1968. — Etude quantitative de profils structuraux de forêts denses vénézuéliennes. Comparaison avec d'autres profils de forêts denses tropicales de plaine. *Adansonia*, 8(4): 523-549.
- WALTER (J. M.), 1974. — Arbres et forêts alluviales du Rhin. *Bull. Soc. Hist. Nat. Colmar*, 55° vol.: 37-88.

LE PEUPLEMENT HERPÉTOLOGIQUE D'*ASTROCARYUM PARAMACA* (ARECACÉES), UN PALMIER IMPORTANT DANS LA STRUCTURE DE LA FORÊT EN GUYANE FRANÇAISE

Jean-Pierre GASC

Laboratoire d'Anatomie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, 75005 PARIS.

SUMMARY

The spiny palm-tree *Astrocaryum paramaca* has an important place in French Guyana forests, it is relatively abundant and its peculiar trapping system of dead leaves locally increases the amount of organic matter.

Searching by careful dissection of 109 plants appeared the best method of obtaining quantitative data on the terrestrial herpetofauna. Of the 136 specimens collected (Anura, Apoda, Sauria, Serpentes) of 27 species, 6 diurnal species are easily the most abundant. They are the smallest in size in their respective groups (Anura, Sauria).

Analysis shows that, when a specific microhabitat is taken as a representative of the forest, the only useful data for comparison are the number of species by group and the number of individuals of each species in proportion to the whole sample.

Total diversity has no meaning, each species must be looked at separately, taking account of some features of its life history which may be related to the structural characteristics of the microhabitat. Concerning the litter dwelling lizards, it must be noted that probably 60 to 80 individuals are present per hectare of forest, many being species previously regarded as rare.

INTRODUCTION

Bien que considérés parfois comme des regroupements artificiels d'un secteur des écosystèmes, les ensembles constitués par les Amphibiens et les Reptiles ont fait l'objet de nombreux travaux aboutissant à des modèles écologiques (BARBAULT, 1967; HEYER, 1967; SCOTT, 1976) ou bien à des comparaisons de milieux homologues dans les divers continents (cf. SCOTT, 1982). La litière et les divers microclimats situés au voisinage du sol dans les forêts tropicales humides constituent globalement un secteur où les Amphibiens et les Reptiles représentent une communauté à valeur écologique. C'est ainsi que dans les forêts guyano-amazoniennes, quelques espèces de Sauriens peuvent servir d'indicateurs, soit en raison de la géométrie de l'espace partagé (GASC, 1981), soit pour des causes trophiques, certains de ces petits Vertébrés étant des consommateurs relativement spécialisés de la faune du sol (GASC, BETSCH et MASSOUD, 1983).

Pour parvenir à des comparaisons significatives, il est nécessaire, après le stade de l'inventaire systématique, d'effectuer des observations répétées de chaque espèce dans son cadre de vie, de situer ce dernier dans la structure générale du milieu et d'obtenir des données quantitatives au moins approchées sur la richesse spécifique. Il est bien connu que le milieu forestier est particulièrement ingrat pour ce genre d'approche, en raison de sa complexité structurale et de son hétérogénéité. Si la méthode des quadrats est applicable pour des animaux suffisamment grands pour être repérables, ou même soumis au radio-tracking, il n'en est pas de

même pour la majorité des Amphibiens et Reptiles de la litière qui comptent parmi eux les plus petits des Vertébrés terrestres. C'est pourquoi il paraît préférable d'utiliser une méthode de fouille systématique de sites remarquables par leur abondance dans le milieu et repérés au préalable comme favorables à la concentration des animaux recherchés (HEYER et BERVEN, 1973; VORIS, 1977).

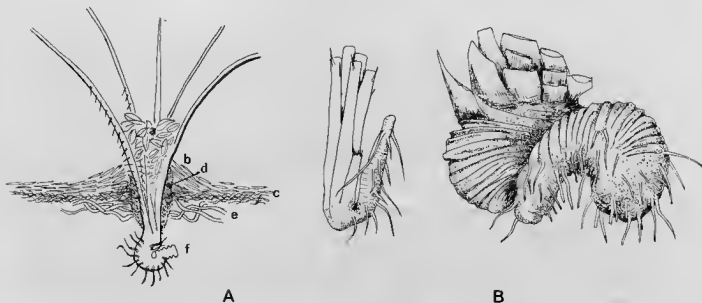
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des pièges constitués par des boîtes de 155 mm d'ouverture sur 250 mm de hauteur, placées au hasard dans le sol de la forêt et garnies de guides en étoile faits avec des rachis de palmes, n'ayant pas donné le résultat escompté (2 captures sur 40 pièges pour deux mois), nous avons concentré nos efforts sur la fouille totale de palmiers épineux et acaules, très fréquents dans la forêt de Guyane française. Ce travail a été réalisé au cours de deux missions (avril, mai 1979 et décembre, janvier 1980) dans la station du Saut Pararé (Arataye) du Muséum.

Sur la rive droite du fleuve, quelques kilomètres en aval de la zone réserve située sur l'autre rive, nous avons procédé à la dissection de 109 pieds d'*Astrocaryum paramaca*, en suivant deux layons de 2 km chacun. Chaque pied est d'abord soigneusement isolé de la végétation arbustive voisine et le sol balayé à la périphérie sur un rayon d'environ 4 m pour permettre de repérer la fuite d'animaux. Après une mesure approximative du rayon de la couronne et de sa hauteur, la circonférence à l'émergence des palmes hors du sol est prise à l'aide d'un mètre ruban, ainsi que la hauteur du manchon d'accumulation de feuilles mortes depuis le sol (fig. 1A). La dissection commence par la coupe des palmes au niveau du sommet du manchon d'accumulation. Puis le cône basal est débarrassé soigneusement de sa couverture de feuilles, les animaux débusqués étant recueillis au fur et à mesure. On procède ensuite à l'aide d'une bêche au creusement progressif, circulaire et centripète, d'un cratère jusqu'à découvrir complètement la tige souterraine, chaque pelletée étant triée. L'ensemble de la base

FIGURE 1. — A. Schéma du système constitué par un pied d'*A. paramaca*. a) réceptacle à feuilles; b) cône basal; c) litière formée de feuilles et du feutrage radiculaire; d) manchon d'humus; e) zone racinaire; f) tige souterraine du palmier.

B. Deux stades de développement du rhizome d'*A. paramaca*.



du palmier est enfin hissé sur le bord du cratère qui a été piétiné pour en rendre la surface impénétrable, et on procède à son débitage à la machete en petits tronçons. Le résidu de terre provenant des intervalles entre les bases des palmes doit encore être trié, car il constitue un ultime refuge pour les plus petits animaux. On a recueilli, parmi les Invertébrés, tous les spécimens de groupes en cours d'étude par les collègues (Onychophores, Myriapodes, Scorpions).

Parallèlement à ce travail de prélèvement, nous avons dénombré et cartographié les pieds d'*A. paramaca* présents dans les 6 hectares situés dans la réserve où l'ensemble du programme pluridisciplinaire du Muséum se déroule.

I. — PLACE D'*ASTROCARYUM PARAMACA* DANS L'ÉCOSYSTÈME FORESTIER

Le palmier «counana», *Astrocaryum paramaca* (Arecaceae) peut être localement très abondant dans la forêt guyanaise. DE GRANVILLE (1978) rattache son abondance au degré de perturbation de la forêt, mais il ne précise pas la nature de la «perturbation». En réalité, ils paraissent présents à peu près partout, car même dans une forêt en apparence équilibrée subsistent les anciennes cicatrices de la régénération naturelle par chablis. Il suffit d'abattre des palmiers épineux pour se rendre compte qu'ils occupent toujours le fond d'un puits de lumière, alors que, paradoxalement, leur présence rend la forêt beaucoup plus obscure au niveau du sol. Ils seraient donc plutôt liés à une discontinuité de la canopée. Sur la terrasse de l'Arataye, un relevé pratiqué par G. Dubost montre une répartition des chablis et des *Astrocaryum* qui est exclusive les uns des autres.

La région du Saut Pararé où se situe la station d'étude du Muséum offre un peuplement assez riche en *Astrocaryum*, sur les deux rives du fleuve et depuis la berge jusqu'au sommet des collines latéritiques. L'inventaire cartographique de tous les pieds d'une hauteur supérieure à 2 m sur les 6 hectares expérimentaux de la station donne une idée de cette densité. 818 pieds ont été dénombrés, soit 137 pieds en moyenne par hectare. En réalité, les 6 hectares ne sont pas homogènes, comme le confirment d'autres données botaniques, les deux extrêmes comportant respectivement 88 (n° 1) et 195 pieds (n° 6). Les grands arbres tombés ont aussi été portés sur cette carte (fig. 2) ainsi que le relief.

La morphologie très particulière de ces végétaux leur confère le rôle de fabricateurs d'humus (DE GRANVILLE, 1977). Or, on sait que la forêt tropicale humide de terre ferme ne réalise pratiquement pas d'accumulation organique, les débris végétaux étant très rapidement dégradés et réintroduits dans le cycle fonctionnel du système. L'absence d'à-coups saisonniers ou climatiques importants permet l'absence du volant régulateur d'une réserve d'humus en voie de dégradation. Il en résulte une grande fragilité lorsque le couvert est brutalement détruit sur de grandes surfaces par action de l'homme, ou bien lorsque des fluctuations climatiques modifient la pluviométrie en quantité et répartition, ce qui fut le cas à plusieurs reprises au quaternaire. On peut donc dire qu'un des facteurs limitants de la forêt est constitué par la pauvreté de son sol. C'est pourquoi la concentration locale en humus créée par les pieds d'*A. paramaca* apparaît comme une ébauche de volant régulateur du système forestier. Notre attention a été d'abord portée sur le végétal par la fréquence des rencontres de petits Vertébrés à son voisinage immédiat. On peut penser qu'il constitue une structure d'abri et de gîte, mais la découverte, d'une part, de nombreux Invertébrés détritivores dans ce lieu (Diplopedes, Péripatés) et d'autre part, de la prédation sélective des Lézards de plus petite taille sur les microarthropodes (GASC, BETSCH et MASSOUD, 1983), révèle que, plus qu'un simple espace, ce palmier représente une unité fonctionnelle de l'écosystème.

A partir des fruits venus à maturité en saison des pluies (mars-avril) consommés par divers oiseaux et l'écureuil, se développent des plantules qui sont d'abord proches de la surface. La tige plonge ensuite en profondeur et constitue un rhizome. Parvenu à l'état adulte, le rhizome s'épaissit et prend une forme caractéristique en S couché (fig. 1B). Sa profondeur est variable, pouvant atteindre jusqu'à 0,8 m, sans

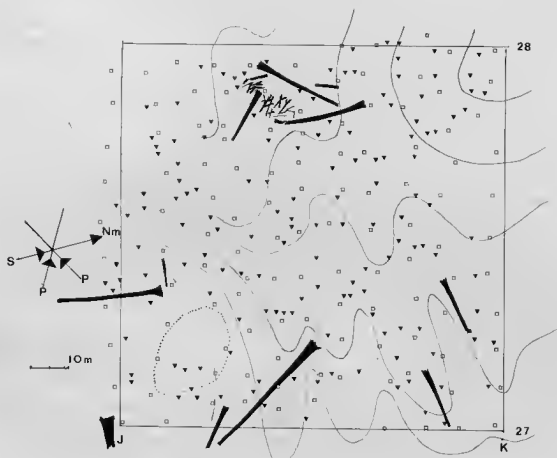


relation avec la taille du végétal, mais plutôt la nature du sol; il repose en effet le plus souvent sur une argile très compacte ou un lit de blocs rocheux provenant de la roche-mère. Les palmes se détachent directement d'un plateau, emboîtées étroitement par la base de leur rachis, puis s'élevant au-dessus du sol en une couronne régulière formant un gigantesque entonnoir (de 3 à 6 m de hauteur) qui recueille les feuilles mortes tombant de la couronne des arbres le surmontant.

Ces feuilles sont retenues prisonnières à la base de ce système (appelé ici réceptacle) par le piège que constituent les épines des rachis. En effet, chacun porte à sa face inférieure, qui est extérieure au niveau de la base, une succession d'épines disposées grossièrement selon une demi-hélice. D'abord appliquées pointes en haut dans une dépression de l'épiderme, ces épines s'écartent progressivement jusqu'à diriger leurs pointes vers le bas.

Ce renversement s'effectue au niveau du sol, de telle sorte qu'à la base du réceptacle l'ensemble des épines des palmes qui s'écartent alors les unes des autres constitue un réseau tridimensionnel où sont réunis les débris en cours de dégradation. Sur les individus de grande taille, il arrive que le col de l'entonnoir, juste au-dessus du sol, donne l'apparence d'un cylindre d'humus. La hauteur du réceptacle est faiblement corrélée à la

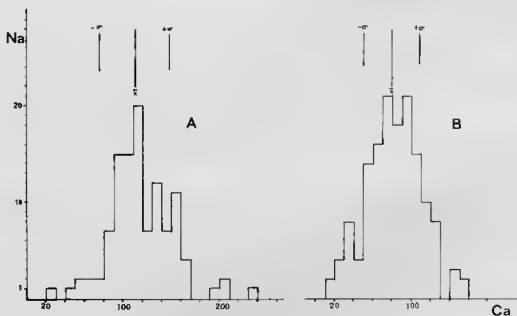
FIGURE 2. — Carte de l'un des 6 hectares de la station expérimentale du Saut Pararé. Les petits carrés représentent des collecteurs de fruits et de fleurs disposés en réseau; chaque triangle noir représente un pied d'*A. paramaca*. Nm, nord magnétique (1980); P, orientations dominantes du régime des pluies; S, orientation des vents dominants en régime sec. Les courbes de niveau sont approximatives, la dénivellation étant de 20 m entre les layons 27 et 28.



circonférence du pied que nous prendrons comme référence, car des raisons diverses en modifient l'allure et surtout la mesure en est beaucoup plus imprécise, sa limite supérieure étant constituée de feuilles récemment tombées. Elle est de $65 \text{ cm} \pm 25$ pour notre échantillon. La base du palmier est marquée sur le sol par un cône évasé recouvert des feuilles échappées au piège. La dissection complète du système révèle que ce cône représente la surface extérieure d'une épaisse lentille de débris et d'humus, feutrée des radicelles des arbres voisins dans laquelle le palmier est enchâssé (fig. 1 A). Plus profondément, on rencontre le plus souvent un lit de racines.

La température prise en novembre et décembre (fin de la saison sèche) dans le cône basal au début de la matinée (entre 6 et 7 heures, heure solaire) et dans l'après-midi (13 à 15 heures) est beaucoup plus constante (de $24,6^\circ$ à 25°) qu'à 1 m du sol dans les palmes ($22,6^\circ$ à 27°). Des données microclimatiques plus précises demanderaient à être effectuées.

FIGURE 3. — A. Histogramme des circonférences à la base des palmiers dans le lot fouillé.
B. Histogramme des circonférences mesurées dans un des hectares expérimentaux.
Ca, circonférences en centimètres; Na, nombre de pieds.



II. — RÉSULTATS

Avant d'analyser les résultats de captures effectuées dans les palmiers, il était nécessaire d'apprécier la représentativité de l'échantillon des pieds visités par rapport à un autre échantillon pris dans un des 6 hectares expérimentaux. En soi, l'échantillon fouillé au hasard des layons donne une répartition assez satisfaisante quand on considère la circonférence au niveau de sortie du sol des palmes (fig. 3A). En effet, 78 % des pieds se situent dans l'intervalle $\bar{x} \pm \sigma$.

La différence entre les deux échantillons, telle qu'elle ressort de la comparaison des histogrammes (fig. 3B), en particulier la meilleure répartition gaussienne et la plus faible moyenne des circonférences dans l'hectare témoin, peut s'expliquer par deux raisons. La première est d'ordre subjectif. Il se peut que la recherche de sites propices à la capture d'Amphibiens et de Reptiles ait fait négliger, lors de la prospection de part et d'autre des layons de prélèvements, les pieds de petite circonférence, qui n'ont généralement pas de cône basal. La

seconde, concernant le plus grand nombre de palmiers de grande circonférence, résiderait dans la différence entre un transect et une surface: l'hectare expérimental est situé sur le flanc d'une colline, tandis que l'échantillon de prélèvement s'étend sur deux fois deux kilomètres depuis la berge du fleuve jusqu'aux collines.

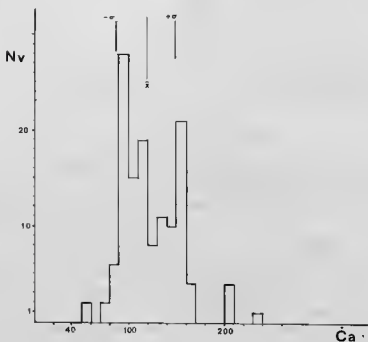
On peut évaluer l'importance prise par ce palmier dans la végétation de l'hectare expérimental en donnant la somme des aires basales au niveau du sol qui atteint 8,27 m².

Sur les 109 pieds disséqués, 75 ont donné des éléments de l'herpétofaune, soit 68,8 % de l'échantillon de palmiers. Les captures se répartissent ainsi: 52 Amphibiens de 9 espèces dans 44 pieds; 84 Reptiles, dont 68 Sauriens de 9 espèces dans 58 pieds, 16 Serpents de 9 espèces dans 15 pieds.

On peut remarquer que la répartition des pieds «positifs» est sensiblement identique à celle de l'ensemble de l'échantillon. La moyenne des circonférences est seulement légèrement supérieure (119 contre 111) et l'écart-type un peu plus serré (31 contre 37) (fig. 4).

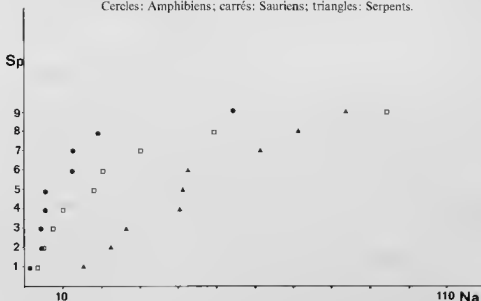
Le nombre cumulé d'espèces capturées selon le nombre d'*Astrocaryum* pour chacun des grands groupes, Amphibiens, Sauriens et Serpents, montre de façon claire que l'échantillon n'a pas la même signification selon les groupes (fig. 5). C'est ainsi que dès le 20^e pied, 6 des 9 espèces de Sauriens sont déjà rencontrées, la courbe du nombre cumulé montrant un plateau dans le cadre de l'échantillon. Les Amphibiens montrent une courbe des captures cumulées encore plus significative: trois des espèces les plus abondantes, *Adenomera andreae*, *Dendrobates pictus* et *Colosthetus beebei* apparaissent dès le 5^e pied d'*Astrocaryum*. On peut remarquer que le point déformant la courbe à ce niveau est dû au Gymnophione *Microcaecilia unicolor*, qu'il faudrait en toute rigueur traiter à part. Toutefois, une des espèces abondantes parmi les Anoures n'apparaît avec un individu qu'à partir du 54^e pied, c'est-à-dire à la fin de la première série fouillée en pleine saison des pluies. L'abondance (7 individus) de cette espèce ne s'est donc révélée qu'au cours de la mission effectuée tout au début de la saison des pluies, les individus étant relativement groupés (3 dans un même pied par deux fois). Il se peut donc que la base des *Astrocaryum* constitue un refuge pour ces microhylidés à tendance souterraine lors de la période sèche. Les captures de Serpents se disposent selon une droite qui révèle que les limites de l'échantillon sont beaucoup trop étroites pour atteindre une saturation.

FIGURE 4. — Répartition des captures des Vertébrés par rapport à la circonférence basale des palmiers.



Il se trouve en effet que, parmi les 35 espèces de Sauriens connus en Guyane, une dizaine environ est liée au sol du sous-bois forestier (GASC, 1981), tandis que les 76 espèces de Serpents (GASC ET RODRIGUES, 1980) comprennent un nombre très important de formes fréquentant cette zone, au moins à titre temporaire, les Serpents étant en général erratiques. Une analyse plus fine devrait d'ailleurs tenir compte de plusieurs catégories de Serpents dans les 9 espèces capturées. C'est ainsi que 4 espèces appartiennent aux Scoléophidiens, totalisant 50 % des individus. Ils représentent à notre avis le seul élément réellement comparable

FIGURE 5. — Nombre cumulé d'espèces capturées selon le nombre de pieds de palmiers fouillés.
Cercles: Amphibiens; carrés: Sauriens; triangles: Serpents.



à la majorité des espèces de Sauriens et d'Amphibiens capturés, révélant un lien important avec le microhabitat. Une seconde catégorie est constituée par des Colubridés à mœurs cachées, trouvés profondément entre les palmes ou dans l'humus (*Pseudoboa coronata*, *Geophis alasukai*). Enfin, pour d'autres, l'*Astrocarium* est un abri occasionnel, soit pour la chasse au guet (*Bothrops atrox* juvénile), soit pour la pause de jour d'espèces nocturnes (*Imantodes cenchoa*, à la surface du réceptacle des feuilles).

Pour les Sauriens, la même analyse conduit à penser que le lien avec le microhabitat est beaucoup plus étroit et général. Seules deux espèces sur les neuf (trois individus sur 68), doivent être considérées comme occasionnelles, compte tenu de leur mode de vie. *Anolis fuscoauratus kugleri* (un individu) vit sur les baliveaux du sous-bois. C'est un Lézard rapide, sauteur et grimpeur. Il peut se réfugier au sol lorsqu'il est inquiet, ce qui a sans doute été le cas lors de la préparation à la fouille du palmier. *Arthrosaura kockii* (deux individus) est un microteiidé vivant au sol, qui sort de son abri pour venir circuler dans les taches de soleil. L'autre espèce du genre, *A. reticulata* est par contre lucifuge et son absence peut paraître étonnante. Toutefois, nos observations semblent montrer que ce Lézard circule de préférence sous les feuilles et les grands troncs couchés.

Gonatodes annularis (deux individus) est souvent présent sur le rachis des palmes, en particulier lorsque l'*Astrocarium* est situé dans un ensemble comprenant des vestiges d'un ancien chablis avec un tronc couché sous lequel il trouve refuge. Le lien est beaucoup plus étroit pour les six espèces restantes. On doit remarquer que trois dominent, représentant 68 % des Sauriens capturés. Il s'agit de deux Sphaerodactylinés: *Coleodactylus amazonicus*, *Pseudogonatodes guianensis* et du microteiidé *Leposoma guianense*. Enfin, signalons que *Lepidoblepharis heyerorum*, inconnu de Guyane avant 1979 et décrit d'Amazonie seulement en 1978 par VANZOLINI, se tient ici au 6^e rang d'abondance pour les Lézards, au 12^e sur 27 pour l'ensemble de la herpétofaune trouvée dans *Astrocarium*, ce qui mesure l'importance des techniques de prélèvement pour la connaissance de la faune.

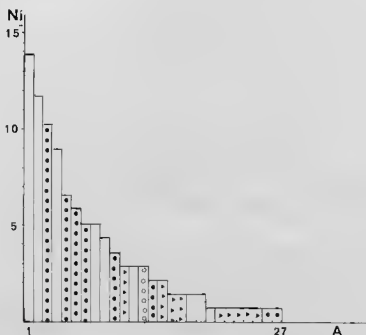
Richesse et diversité spécifiques

Plusieurs formules, dérivées de SHANNON et WEAVER (1963), ont été proposées pour parvenir à une comparaison quantitative de la diversité spécifique selon les types de milieu ou d'un continent à l'autre pour un même milieu, principalement pour les végétaux, mais aussi pour les éléments de l'herpétofaune en forêt tropicale (HEYER et BERVEN, 1973; VORIS, 1977; INGER, 1980; BENNETT, GIBBONS et GLANVILLE, 1980). La position de HEATWOLE (1982) nous paraît beaucoup plus prudente lorsqu'il écrit: «the concept of species diversity as expressed as an index is often biologically meaningless». En effet, un chiffre obtenu en combinant les trois variables du problème: nombre total d'individus, nombre d'espèces et nombre d'individus par espèce, ne permet pas de saisir toute l'information contenue dans la comparaison du nombre d'espèces pour chaque groupe (richesse spécifique) et du nombre d'individus pour chaque espèce par rapport à l'ensemble (équitabilité).

Une autre donnée nous paraît importante quand on prélève dans un seul habitat: les dimensions de l'échantillon nécessaires pour obtenir dans un habitat le nombre total d'espèces capturées pour chaque groupe (fig. 5). Ces données doivent être analysées et critiquées séparément et conjointement à la lumière des connaissances sur la biologie de chaque espèce et la structuration de l'habitat, avant de vouloir établir un modèle de stratégie globale qui correspondrait à un type de diversité.

Le nombre des espèces présentes dans chaque groupe est égal (fig. 5), mais en nombre d'individus les Amphibiens anoures et les Lézards dominent nettement (fig. 6). Pour les Lézards, deux *Sphaerodactylinés*, *Pseudogonatades guianensis* et *Coleodactylus amazonicus*, totalisent 25,6 % des Vertébrés capturés. Si on y ajoute la 4^e espèce par rang d'abondance des Vertébrés, le microtéliid *Leposoma guianense*, on atteint 33,6 %. Or, ces trois espèces sont les plus petites en taille pour l'ensemble des Sauriens présents dans la région et se partagent de manière sélective la faune de micro-arthropodes (rappelons que 70 % des proies ingérées par ces Lézards appartiennent à cinq espèces de Collemboles seulement — GASC, BETSCH et MASOUD, 1983). On

FIGURE 6. — Pourcentage d'individus (n_i) pour chacune des 27 espèces classées par degré d'abondance (A). Sauriens en blanc; Amphibiens anoures en points noirs et apodes en points blancs; Serpents en triangles.



notera que l'ordre d'abondance de ces Lézards de litière dans les *Astrocaryum* est inverse de celui communément accordé pour les captures à vue, qui d'ailleurs se reflète directement dans les collections où *Leptosoma* est de loin le mieux représenté. C'est ainsi que HOOGMOED (1973), dans sa revue générale des Lézards de Surinam, cite en référence de collections 61 *Leptosoma guianense*, 44 *Coleodactylus amazonicus*, 10 *Pseudogonatodes guianensis*.

Pour les Anoures, les quatre espèces les plus abondantes, *Adenomera andreae*, *Dendrobates pictus*, *Chiasmocleis sudikarensis* et *Colosthetus beebei* représentent 27,88 % des Vertébrés.

Le reste de la faune (20 espèces) constitué par les quelques Lézards et Anoures restant et par la totalité des Serpents se répartit plus également, c'est-à-dire donne l'image d'une plus grande diversité. Nous avons vu plus haut à propos des Serpents, que ceci peut traduire le lien plus ou moins étroit avec le microhabitat considéré, en rapport avec le domaine vital et le mode de vie de chaque espèce.

Densité des populations de Lézards de litière

Il nous a paru intéressant d'utiliser les résultats obtenus par la fouille systématique des *A. paramaca*, compte tenu de l'abondance de ce palmier et du rôle qu'il paraît jouer dans la dynamique forestière, pour tenter une évaluation de la densité des populations de petits Sauriens dans la litière.

Le relevé des palmiers sur 6 hectares nous indique 818 pieds, soit 137 pieds en moyenne par hectare. Notre échantillon de 109 pieds a donné 46 Lézards appartenant aux trois espèces dominantes, prédatrices de Collemboles, *P. guianensis*, *C. amazonicus* et *L. guianense*. Une extrapolation donne, sur la base de 0,42 Lézard par pied, une population de 60 Lézards de ces trois espèces par hectare. Nous pensons que ces données ne permettent pas de distinguer entre les trois espèces, dans la mesure où nous avons observé dans les *Astrocaryum* une abondance inverse de celle obtenue par la récolte à vue. Cette contradiction est vraisemblablement liée premièrement au fait qu'en explorant une surface, on intègre parfaitement des microhabitats différents, deuxièmement aux différences adaptatives de ces espèces. Ainsi, le microtéliidé *L. guianense* est un animal beaucoup plus actif sur le plan locomoteur que les deux Sphaerodactylinés et il circule sur le sol dans des secteurs séparant les souches ou les bases des troncs; *C. amazonicus*, le plus petit, s'aventure aussi dans la litière, en particulier dans les zones plus sèches et même en lisière de forêt; par contre, *P. guianensis* n'apparaît que rarement à la surface de la litière et seulement dans des zones où les feuilles recouvrent un réseau superficiel de racines (ou de pneumatophores en bordure des bas-fonds marécageux). En toutes saisons, les *Astrocaryum* constituent une zone d'intersection entre les domaines vitaux de ces espèces, privilégiant, semble-t-il, *P. guianensis*, la plus secrète et la plus liée à l'humidité.

On peut élargir l'extrapolation à l'ensemble des espèces que l'on sait liées à la litière, et non héliophiles, soit 63 individus pour 190 pieds, 0,58 individu par pied, environ 80 Lézards par hectare. Ce dernier résultat est certainement en dessous de la réalité, dans la mesure où il ne rend pas compte, ni de la surface de litière hors *Astrocaryum* sous laquelle circule et se cache une espèce comme *Iphisa elegans*, ni des contreforts et autres reliefs racinaires qui ménagent un espace complexe favorable au Lézard à membres réduits *Bachia cophias*. Enfin *Arthrosaura reticulata* paraît absent des *Astrocaryum*, alors qu'il appartient à la faune locale.

Comparaison avec d'autres microhabitats

HEYER et BERVEN (1973) ont utilisé l'espace délimité par les contreforts des grands arbres comme élément de comparaison entre les forêts sèches de Thaïlande et les forêts humides de l'Equateur. Leurs résultats sont difficilement comparables avec les nôtres et peut-être sont-ils en eux-mêmes délicats à interpréter (cf. VORIS, 1977). La plus grande diversité trouvée en Equateur traduit-elle la diversité globale de la faune environnante, ou bien l'absence de spécialistes des contreforts (en particulier de Lézards), comme il en existe en Thaïlande? Quoi qu'il en soit, l'ensemble herpétologique des *Astrocaryum* a plus de ressemblance avec le modèle offert par les contreforts de Thaïlande, par la dominance des Lézards, alors que par la diversité, il se situe à mi-

chemin. Je ne pense pas qu'il soit possible d'aller loin dans ce genre de comparaison si l'on n'analyse pas en même temps les caractéristiques structurales des microhabitats, la taille et le mode de vie (au sens large) des espèces capturées, les ressources offertes aux animaux et leur disponibilité, leurs moyens d'échapper aux prédateurs. Nous avons vu plus haut que les trois espèces dominantes de Lézards étaient les plus petites du groupe et sélectionnaient très étroitement leurs proies dans un même groupe (Collemboles) à l'intérieur d'une même gamme de taille, contrairement à ce qui est généralement admis. Le degré de diversité dans un microhabitat donné ne peut donc s'expliquer seulement par l'histoire phylogénétique des groupes et la richesse spécifique globale dans le milieu environnant (la forêt prise en totalité), puisque ces facteurs sont tout autant des conséquences que des causes.

CONCLUSIONS

Astrocaryum paramaca constitue un élément important dans la structure de la forêt guyanaise et peut-être dans sa dynamique si l'on prend en compte le rôle de pôle d'enrichissement organique du sol joué par ce palmier épineux. Ce dernier aspect demanderait une étude particulière de la part d'une équipe réunissant les spécialistes de tous les niveaux intervenants (microbiologie du sol, pédofaune, Arthropodes, Vertébrés).

C'est pourquoi l'évaluation de densité pour les espèces de Lézards de litière, comprise entre 60 et 80 individus à l'hectare, calculée sur la base des *Astrocaryum* seulement, ne peut être qu'un chiffre correspondant à une sous-estimation.

Une étude de ces ensembles composites de Vertébrés conduite dans le but d'évaluer la diversité spécifique et d'établir des comparaisons avec les forêts d'autres continents, ne paraît guère répondre à la réalité biologique. Il est en effet nécessaire de prendre en compte plusieurs paramètres de niveau différent: l'histoire du peuplement animal et l'histoire de la formation végétale, la structure comparée des microhabitats, la taille relative et le mode de vie de chacune des espèces, l'intégration du microhabitat dans la mosaïque forestière.

Ainsi, que pourrait nous apprendre la diversité globale de l'échantillon de Vertébrés capturés dans les *Astrocaryum*, lorsqu'on voit qu'elle résulte de la combinaison entre les données fournies par six à sept espèces dominantes, liées structurellement et trophiquement à cet habitat (faible densité et équitabilité) et les données correspondant à une vingtaine d'espèces peu abondantes en individus à forte diversité et équitabilité (image classique des peuplements tropicaux)? Les unes et les autres rencontrent probablement des explications différentes.

Avec la faune des couronnes, celle de la litière est la plus mal connue. Il paraît indispensable d'explorer divers secteurs structuraux de ce niveau pour rétablir, dès l'inventaire, une perspective plus conforme à la réalité. Rappelons, à titre d'exemple, que plus de 5 % des individus de notre échantillon appartiennent à trois espèces décrites récemment (*Leptotyphlops collaris*, *Geophis alaskai*, *Lepidoblepharis heyerorum*), ce qui, aujourd'hui, est considéré comme un signe de rareté.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBAULT (R.), 1967. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): le cycle annuel de la biomasse des Amphibiens et des Lézards. *Terre Vie* 21: 297-318.
- BENNETT (S. H.), GIBBONS (J. W.) et GLANVILLE (J.), 1980. — Terrestrial activity, abundance and diversity of amphibian in differently managed forest types. *Amer. Midl. nat.*, 103(2): 412-416.
- GASC (J. P.), 1981. — Quelques nouvelles données sur la répartition et l'écologie des Sauriens en Guyane française. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35: 273-325.

- GASC (J. P.) et RODRIGUES (M. T.), 1980. — Liste préliminaire des Serpents de la Guyane française. *Bull. Mus. Natn. Hist. nat.*, 4^e série, 2, Section A, 2: 559-598.
- GASC (J. P.), BETSCH (J. M.) et MASSOUD (Z.), 1983. — Prédation sélective des Collemboles par les Sauriens dans la litière de la forêt dense humide guyanaise. *Bull. Soc. Zool. France*, 108, 3: 467-476.
- GRANVILLE (J. J. de), 1977. — Notes biologiques sur quelques palmiers guyanais. *Cah. ORSTOM*, sér. Biol., 12: 347-353.
- 1978. — Recherches sur la flore et la végétation guyanaise. Thèse Doctorat d'Etat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 272 p.
- HEATWOLE (H.), 1982. — A Review of Structuring in Herpetofaunal Assemblages in Herpetological Communities, N. J. SCOTT (ed.). *Wildlife Research Report*, 13, Washington D.C.: 1-19.
- HEYER (W. R.), 1967. — A herpetofaunal study of an ecological transect through the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Copeia* 1967: 259-271.
- HEYER (W. R.) et BERVEN (K. A.), 1973. — Species diversity of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology* 54: 642-645.
- HOOGMOED (H. S.), 1973. — Notes on the herpetofauna of Surinam IV. The Lizards and Amphisbaenians of Surinam. W. Junk, Den Haag, 419 p.
- INGER (R. F.), 1980. — Relative abundance of frogs and lizards in forests of Southeast Asia. *Biotropica* 12: 14-22.
- SCOTT (N. J. Jr.), 1976. — The abundance and diversity of the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58.
- (ed.), 1982. — Herpetological communities. A symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and Herpetologists' League, August 1977. *Wildlife Research Report* 13, Washington D.C., 239 p.
- SHANNON (C. E.) et WEAVER (W.), 1963. — The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, 117.
- VANZOLINI (P. E.), 1957. — O gênero *Coleodactylus* (Sauria, Gekkonidae). *Pap. Av. Zool.*, 13(1): 1-17.
- 1967. — Sobre o gênero *Pseudogonatodes*, com a descrição de uma espécie nova da Amazônia (Sauria, Gekkonidae). *Pap. Av. Zool.*, 21(1): 1-12.
- 1978. — *Lepidoblepharis* in Amazônia (Sauria, Gekkonidae). *Pap. Av. Zool.*, S. Paulo, 31(13): 203-211.
- VORIS (H. K.), 1977. — Comparison of herpetofaunal diversity in tree buttresses of evergreen tropical forests. *Herpetologica* 33: 375-380.

À PROPOS DES CHABLIS EN FORÊT GUYANAISE PISTE DE ST. ÉLIE

Bernard RIÈRA

Laboratoire de Botanique tropicale, Université P. et M. Curie, 12 rue Cuvier, 75005 PARIS.

SUMMARY

In rain forests, the chablis phenomenon is defined as a liberation of biovolume due to tree falls. This phenomenon can be considered as the starting point of sylvigenesis.

During one year's observations in a French Guyana evergreen forest (21,5 ha), 16 clearing spots were surveyed, covering a total area of 2377 m².

The mean rate of chablis occurrence has been estimated at 0,74/ha/yr. Clearings estimated to be less than 5 years old in 2,5 ha forest plot, cover a 1,500 sq. meters area; their turn over rate, calculated with HARTSHORN's formula, is about 85 years. These values agree rather well with those known from Costa Rica, Panama, Gabon and Mexico.

La forêt tropicale se présente comme un ensemble d'éléments d'âge, de taille et de composition floristique variables, comparée à une mosaïque forestière par différents auteurs: AUBRÉVILLE (1938), RICHARDS (1958), OLDEMAN (1974), WHITMORE (1975).

Cette structure en mosaïque est la conséquence du remplacement progressif des arbres au fur et à mesure de leur disparition. Selon WHITMORE (1978), le cycle de croissance de la forêt en équilibre dynamique serait divisé en trois phases. La première, «gap phase», est constituée par la chute d'un arbre et les dégâts qu'elle occasionne, il s'agit du chablis tel que le définit OLDEMAN (1975); à cette phase se rattachent les germinations et l'installation des jeunes plantules. Elle est suivie par la «building phase» ou phase de reconstruction et enfin la «mature phase» ou phase de maturité.

Pour HALLÉ *et al.* (1978) les phases des cycles sylvigénétiques peuvent être plus nombreuses et divisées en stades dynamiques et homéostatiques.

Il est difficile de comparer ces deux théories, les phases décrites par ces auteurs étant différentes.

HALLÉ *et al.* (1978) mettent l'accent sur l'aspect floristique et architectural alors que WHITMORE (1978) s'attache davantage à des caractères physiologiques et structuraux.

Toutefois dans chaque cas, le chablis reste l'un des principaux éléments contribuant à l'hétérogénéité de cette forêt naturelle. Sa formation est le facteur déterminant l'agencement et l'avenir des différentes unités constitutives de la mosaïque forestière. Le dénombrement et la mesure de la surface des chablis sont donc fondamentaux avant toute étude sur la dynamique forestière. Il est donc nécessaire de bien définir le chablis et sa délimitation.

BROKAW (1982) définit le chablis comme une «trouée» s'étendant à partir de 2 m au-dessus du sol jusqu'à la canopée, la surface étant obtenue par la mesure au sol de la projection verticale de la trouée.

La définition que nous avons utilisée est très proche de celle-ci, nous considérons que le chablis correspond

à la libération d'un biovolume dans lequel la régénération sera possible (RIÉRA, 1982). L'estimation du biovolume libéré étant à l'heure actuelle délicate et subjective, il est préférable d'utiliser sa projection.

Sur ces bases, nous avons effectué des observations mensuelles, pendant dix-huit mois sur 7,5 km de layons, permettant ainsi d'observer une surface de 21,5 ha, au voisinage du kilomètre 15 de la piste de St. Elie (Guyane française), (Fig. 1).

Fig. 1. — Localisation de la zone d'étude.



RÉSULTATS ET DISCUSSION

Dénombrement

De février 1981 à janvier 1982, nous avons dénombré l'apparition de 16 chablis sur les 21,5 ha, soit une moyenne de 0,74 chablis/ha/an. Ces résultats sont très proches de ceux obtenus au Costa-Rica par HARTSHORN (1978), à Panama par BROKAW (1982), au Mexique par TORQUEBAU (1981) et au Gabon par FLORENCE (1981) (voir Tableau 1).

Du fait des différences de méthodologie, la comparaison de ces résultats doit être abordée avec prudence. L'estimation de l'âge d'un chablis est délicate. Suivant le type de chablis, la cicatrisation peut être plus ou moins rapide (TORQUEBLAU, 1981). On distingue en effet trois sortes de chablis :

- * les « volis » créés par la chute des branches,
- * les chablis élémentaires résultant de la chute d'un seul arbre,
- * les chablis multiples créés par la chute de plusieurs arbres. (MUTOJIA-KAZADI, 1977; FLORENCE, 1981)

Surfaces

Le calcul des surfaces des 16 chablis observés (2377 m²) nous a permis de dresser l'histogramme de répartition des chablis en fonction de leur surface (Fig. 2). Cet histogramme est trimodal avec des ensembles distincts, l'un constitué par les chablis multiples, le second par les chablis élémentaires et le dernier par les volis. La limite inférieure que nous avons choisie est identique à celle utilisée par BROKAW (1982). HARTSCHORN (1978) trouve pour sa part une valeur plus faible (8 m²), mais il ne précise pas les critères utilisés pour cette délimitation.

Les résultats obtenus à Panama par BROKAW (1982) sont présentés également sous la forme d'un histogramme trimodal. BROKAW n'ayant pas effectué de distinction entre les différents chablis observés, nous avons estimé les valeurs moyennes pour chaque type de chablis. Si l'on compare ces valeurs aux résultats obtenus par FLORENCE au Gabon (1981) et à ceux obtenus en Guyane (Tabl. 2), on constate une différence au niveau des chablis multiples. La surface moyenne des chablis observés à Barro Colorado au Panama peut s'expliquer par la « jeunesse » de cette forêt (70 et 200 ans) présentant une forte densité d'individus, mais peu

TABLEAU 1. — Dénombrement et calcul de la valeur moyenne par hectare et par an des chablis apparus dans quelques forêts tropicales humides.

LIEU	AUTEUR	PERIODE D' OBSERVATION	SURFACE OBSERVEE	NOMBRE DE CHABLIS APPARUS	MOYENNE /ha/an
PANAMA	BROKAW (1982)	38 mois			
Barro Colorado		" "	14,6 ha	45	0,98
Forêt de 70 ans		" "	13,4 ha	43	1,13
Forêt de 200 ans					
COSTA RICA	HARTSHORN (1978)	6 ans	4 ha	29	1,25
La Selva		5 ans	2 ha	7	0,83
		5 ans	2 ha	13	0,72
		5 ans	4 ha	17	0,74
MEXIQUE	TORQUEBLAU (1981)	1 an	5 ha	8	1,60
Los Tuxtlas					
GABON	FLORENCE (1981)	5 ans*	35 ha	111**	0,63
Forêt de M'Passa					
GUYANE	RIERA (présente étude)				
Piste de St Elie					
Layons		1 an	21,5 ha	16	0,74

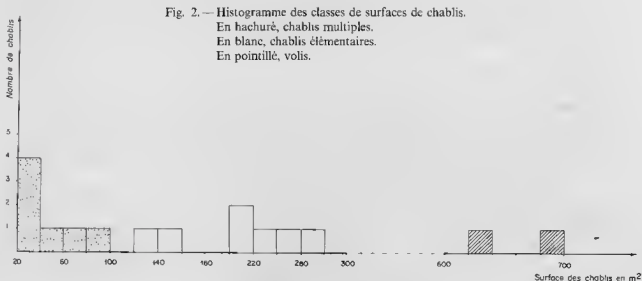
*A partir d'estimation.

**Obtenus par estimation sur une période de 5 ans.

de gros arbres, responsables des grands chablis. L'apparition de ces grands chablis étant une conséquence de la maturation d'une forêt (BROKAW, à paraître) constitue de ce fait l'un des critères possible de définition d'une forêt mature.

La plupart des travaux actuels sur les chablis portent sur des forêts n'ayant pas subi d'exploitation. Les auteurs donnent des valeurs maximales atteignant exceptionnellement 1000 m², le plus souvent elles ne dépassent pas 700 m².

Bien que ces grands chablis soient les moins nombreux, il semble que leur rôle dans la dynamique forestière soit particulièrement intéressant (WHITMORE, 1978; TORQUEBIAU, 1981). D'après BROKAW (1982), ils permettraient l'installation des espèces appelées cicatricielles par MANGENOT (1956) ou nomades biologiques par VAN STEENIS (1958).



Rôle du chablis dans la dynamique forestière

A la lumière de ces résultats, nous avons été amené à nous poser la question suivante :

— Peut-on utiliser ces différentes observations pour tenter d'expliquer la dynamique forestière ?

Plusieurs auteurs vont dans ce sens. HARTSHORN (1978) propose un taux de renouvellement (de la forêt) «turn over rate» défini comme étant la période nécessaire pour que la surface étudiée soit entièrement couverte par des chablis. Le «turn over» est égal à :

$$X = S/s \cdot dt$$

où S est la surface inventoriée et s la surface perturbée pendant le temps d'observation dt.

Pour 2377 m² perturbés par an sur une surface totale de 21,5 ha, nous obtenons une valeur de 90,5 ans. Cette valeur peut être comparée à celle obtenue lors d'une étude menée en collaboration avec H. de FORESTA, F. HALLÉ et M. F. PRÉVOST portant sur la réalisation d'une mosaïque forestière de 2,5 ha située dans la même région.

Les chablis dont l'âge estimé est inférieur à 5 ans occupent une surface de 1500 m², avec un «turn over» voisin de 85 ans. Ces valeurs très proches sont d'ailleurs comparables à celles obtenues par d'autres auteurs : HARTSHORN (1978), BONNIS (1980), FLORENCE (1981), BROKAW (1982) (Tabl. III).

LEIGH (1975) propose le calcul de la durée de vie moyenne des arbres par l'inverse de la proportion des individus suivis qui meurent chaque année; avec une mortalité supérieure à 1 % par an, cette valeur serait voisine des précédentes.

TABLEAU 2. — Valeurs moyennes des surfaces suivant les types de chablis observés, au Gabon, à Panama (d'après les données de BROKAW, 1982) au Gabon et en Guyane.

NATURE DU CHABLIS	AUTEURS	BROKAW (1982)	FLORENCE (1981)	RIERA (présente étude)
	SITES	Barro Colorado PANAMA	Makohou GABON	Piste de St Elie GUYANE FRANÇAISE
Volis		± 40 m ²	120 m ²	40 m ²
Chablis élémentaire		± 165 m ²	180 m ²	200 m ²
Chablis multiple		± 350 m ²	720 m ²	660 m ²

HLADIK (1982) observe que 10 % environ de la surface terrière et des individus de la forêt de M'Passa au Gabon, disparaissent et se renouvellent en 7 ans, sans que pour autant on puisse dire que la forêt se renouvelle en 70 ans. La mortalité s'observe aussi bien chez les «jeunes» que chez les vieux arbres, indépendamment de la durée de vie relative des espèces.

Ce que confirme HARTSHORN (1980) qui remarque que certaines parties de la forêt peuvent être exemptes de chablis pendant plus de 200 ans, alors que d'autres sont affectées par des perturbations plusieurs fois pendant une période allant de 80 à 138 ans.

Mais dans quelle mesure ces valeurs moyennes sont-elles significatives?

En effet la connaissance du milieu forestier tropical nous laisse sceptique devant la rapidité avec laquelle une forêt pourrait être recouverte par les chablis.

LESCURE (comm. pers.) remarque que ces valeurs, d'une centaine d'années, correspondent approximativement à la reconstitution d'une forêt de même biomasse, donc de physionomie identique. Mais cette reconstitution ne correspond pas au retour à la composition floristique initiale qui nécessite beaucoup plus de temps.

D'autre part, la vitesse de cicatrisation varie d'un chablis à l'autre, et au sein d'un même chablis, du centre à la périphérie. Suivant les cas, elle peut être de l'ordre de quelques années pour certains volis, à une vingtaine et même plus pour les chablis de bas-fonds.

Le milieu joue aussi un rôle très important dans cette cicatrisation, notamment par sa composition floristique et les agents disséminateurs présents. Ces deux facteurs associés à la surface des chablis sont ceux qui influencent le plus la régénération.

Ceci nous amène à ne plus considérer la forêt tropicale comme une forêt homogène (de type monospécifique) ainsi que cela a été fait trop souvent. Certes, les premiers stades de régénération, après

TABLEAU 3. — Comparaison des taux de renouvellement forestiers pour quelques forêts tropicales humides.

AUTEURS	LIEU	VALEUR
FLORENCE, 1981	GABON	60
HARTSHORN, 1978	COSTA RICA	180 à 1380
BROKAW, 1982	PANAMA	112,7
BONNIS, 1980	COTE D'IVOIRE	75 à 417
RIERA (présente étude)	PISTE DE ST ELIE Transect	90,5
	PISTE DE ST ELIE Mosaïque	85

déboisement de très grandes surfaces, sont dominés par un petit nombre d'espèces. Mais il s'agit là de conditions très particulières qui ne correspondent pas à la régénération naturelle de la forêt. Celle-ci est constituée d'un ensemble d'unités dont les proportions varient d'un site à l'autre. Mais cette forêt, lorsqu'elle n'est pas soumise à une influence abusive, garde, plus ou moins, dans son ensemble et à travers les âges, la même physionomie.

Alors que le taux de renouvellement forestier («turn over rate») semble mal adapté pour caractériser la dynamique forestière, HLADIK (1982) estime que les mesures du taux de croissance et de mortalité, au même titre que le pourcentage annuel de chablis (1,1 % pour la piste de St. Elie), paraissent plus adéquats.

Les précisions apportées sur l'âge et la dynamique d'une forêt tropicale par l'étude des chablis en démontrent tout l'intérêt.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE (A.), 1938.— La forêt coloniale de l'Afrique Occidentale française. *Annales de l'Académie des Sciences Coloniales*, Paris, IX: 1-245.
- BONNIS (G.), 1980.— Etude des chablis en forêt dense humide sempervirente naturelle de Taï (Côte d'Ivoire). Rapport ORSTOM, Adiapodoumé.
- BROKAW (N. V. L.), 1982.— The definition of a treefall gap and its effects on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 14(2): 158-160.
- A paraitre.— Tree falls: frequency, timing and consequences in E. G. LEIGH JR., D. M. WINDSOR et A. S. RAND (eds.) *The ecology of a tropical forest*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- FLORENCE (J.), 1981.— Chablis et sylvigénèse dans la forêt dense humide sempervirente du Gabon. Thèse de 3^e cycle, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 261 p.
- HALLÉ (F.), OLDEMAN (R. A. A.) et TOMLINSON (P. B.), 1978.— Tropical trees and forests. An architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin, 441 p.
- HARTSHORN (G. S.), 1978.— Tree falls and tropical forest dynamics in P. B. TOMLINSON et M. H. ZIMMERMAN (eds.), *Tropical trees as living systems*, pp. 617-638, Cambridge University Press.
- 1980.— Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, Tropical succession supplement, 12: 23-30.
- HLADIK (A.), 1982.— Dynamique d'une forêt équatoriale africaine: mesures en temps réel et comparaison du potentiel de croissance des différentes espèces. *Acta Oecologica/Oecologica generalis*, vol. 3, n° 3: 373-392.
- LEIGH (E. G.), 1975.— Structure and climate in tropical rain forest. *Annual review of ecology and systematics*, 6: 67-86.
- MANGENOT (G.), 1956.— Recherches sur la végétation dans les régions tropicales humides de l'Afrique Occidentale in *Study of tropical vegetation*, pp. 212-215. Proceedings of Kandy Symposium, UNESCO.
- MUTOJ-A-KAZADI, 1977.— Notes de sylvigénèse pour la Guyane: Transect et photographies aériennes. D.E.A. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 35 p.
- OLDEMAN (R. A. A.), 1974.— L'architecture de la forêt guyanaise. *Mémoire ORSTOM*, n° 73, éd. ORSTOM, Paris, 204 p.
- 1975.— Bioarquitectura y florística en el bosque tropical. Rapport M.A.G., ORSTOM, Quito, 21 p.
- RICHARDS (P. W.), 1952.— The tropical rain forest. Cambridge University Press, 450 p.
- RIÈRA (B.), 1982.— Observations sur les chablis, Piste de St Elie, Guyane. *Bulletin de liaison du groupe de travail sur l'écosystème forestier guyanais*, 6: 165-183, ORSTOM, Cayenne.
- STEENIS (C. G. J. van), 1956.— Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory in *Study of tropical vegetation*, pp. 212-215. Proceedings of Kandy Symposium, UNESCO.
- TORQUEBIAU (M.), 1981.— Analyse architecturale de la forêt de Los Tuxtlas (Vera Cruz), Mexique. Thèse de 3^e cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 185 p.
- WHITMORE (T. C.), 1975.— Tropical rain forest of the Far East. Clarendon Press, Oxford, 282 p.
- 1978.— Gaps in the forest canopy in P. B. TOMLINSON et M. H. ZIMMERMAN (eds.), *Tropical trees as living systems*, pp. 639-659. Cambridge University Press.

ÉCOPHYSIOLOGIE DES HOMÉOTHERMES DE LA FORÊT TROPICALE HUMIDE: LEUR STRATÉGIE ÉNERGÉTIQUE

Yvon LE MAHO

Laboratoire de Physiologie Respiratoire (associé à l'Université Louis Pasteur), Centre National de la Recherche Scientifique, 23 rue Becquerel, 67087 STRASBOURG.

SUMMARY

A review of existing literature shows that many mammals and birds living in tropical rain forests possess a low basal metabolic rate, a feature which seems to belong to a thermal strategy in which energy saving takes priority. It may be noticed that the ability of a drastic decrease in basal metabolic rate — down to a torpor state — is also found among tropical homeotherms. Heat loss in many tropical mammals occur by thermal polypnea. The case of *Aotus* suggests that tropical homeotherms may have a very narrow thermoneutral zone.

Il est bien évident que pour comprendre la stratégie adaptative d'un animal, une analyse de son bilan énergétique est un complément indispensable de l'étude éco-éthologique. Cependant, au regard de ce que nous savons des homéothermes des régions tempérées, désertiques ou polaires, nos connaissances sur la stratégie adaptative des homéothermes vivant en forêt tropicale humide sont encore relativement réduites.

Néanmoins, les données dont nous disposons maintenant permettent de faire d'intéressantes comparaisons entre des homéothermes de niches écologiques très différentes. Ces comparaisons possibles pour certaines espèces concernent l'évolution du métabolisme de repos en fonction de la température ambiante et le niveau du métabolisme de repos à neutralité thermique. Enfin, on commence à disposer de quelques informations sur le coût énergétique de la locomotion.

Dans ce travail, nous étudierons précisément comment le niveau du métabolisme de repos ou sa variation, peuvent, aussi bien que le mécanisme de lutte contre la chaleur humide ou le mode de vie (diurne ou nocturne), s'intégrer dans une stratégie adaptative des homéothermes tropicaux.

I. — RAPPELS

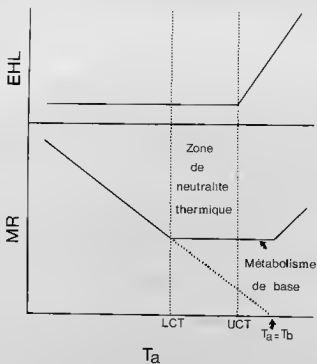
Les «homéothermes» sont des animaux dont la température interne est maintenue à un niveau élevé et plus ou moins constant. On les appelle aussi «endothermes» par opposition aux «ectothermes», animaux dont la température interne est essentiellement liée à celle de l'environnement. La température interne des «poikilothermes» étant élevée lorsqu'ils se trouvent exposés à une température ambiante élevée, c'est pour cela que l'on préfère maintenant les appeler ectothermes.

Lorsqu'un homéotherme est en situation d'équilibre thermique, sa production de chaleur (son «méta-

bolisme») est égale à sa déperdition thermique totale, celle-ci étant la somme des pertes de chaleur par convection, conduction, rayonnement et évaporation. Bien qu'il soit très simplifié, un modèle, le modèle dit «de Scholander» (SCHOLANDER et coll., 1950), s'est révélé très utile pour comparer le niveau métabolique, au repos, de nombreux homéothermes. D'après ce modèle, le métabolisme de repos reste constant et à une valeur minimale (celle correspondant au «métabolisme de base») pour une gamme déterminée de températures ambiantes dite la «zone de neutralité thermique» (Fig. 1). En dessous d'une certaine température ambiante, appelée la «température critique inférieure», la température interne de l'animal ne peut être maintenue constante que par une augmentation du métabolisme de repos. Cette température critique inférieure marque donc la limite inférieure de la zone de neutralité thermique. En dessous de la température critique inférieure, le métabolisme de repos (MR) augmente linéairement en fonction de la température ambiante et, lorsque cette droite est extrapolée pour $MR = 0$, la température ambiante correspondante est égale à la température interne de l'animal (Fig. 1).

Lorsque la température ambiante augmente, la limite supérieure de la zone de neutralité thermique est marquée par la «température critique supérieure» (voir Fig. 1); c'est la température ambiante au-dessus de laquelle la déperdition thermique par évaporation (la «perte de chaleur évaporative»), c'est-à-dire la perte de chaleur liée à la sudation ou à la polypnée thermique, augmente (BLIGH et JOHNSON, 1973).

FIG. 1. — Modèle dit «de Scholander» pour l'étude de la relation entre le métabolisme de repos (MR) et la température ambiante (T_a); LCT = température critique inférieure, UCT = température critique supérieure, T_b = température interne. Est indiquée également l'évolution schématique de la perte de chaleur évaporative (EHL) en fonction de T_a . Noter que T_a décroît vers la gauche.



II. — VALEUR ADAPTATIVE DU MÉTABOLISME DE BASE

Lorsque l'on étudie un homéotherme et que l'on cherche à déterminer un possible aspect adaptatif de sa régulation thermique, le plus simple *a priori* est évidemment de rechercher l'existence d'un éventuel niveau particulier de son métabolisme de base. Pour cela, on compare bien sûr le niveau du métabolisme de base de cet homéotherme à celui d'autres espèces de même masse corporelle. Si ce niveau est significativement différent, on peut alors se demander si cette particularité est propre à l'espèce considérée et/ou à sa niche écologique. Qu'en est-il des homéothermes de la forêt tropicale humide ?

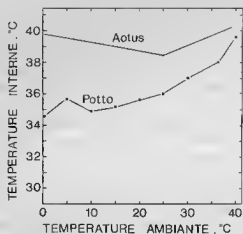
Chez la plupart des mammifères diurnes tropicaux, y compris les grands singes, le métabolisme de base entre dans la même relation allométrique que pour l'homme et les mammifères des régions tempérées (voir Fig. 6 dans HILDWEIN et GOFFART, 1975). Par contre, un métabolisme de base réduit a été observé chez des espèces appartenant à dix ordres mammaliens différents vivant en milieu tropical ou bien dans les régions désertiques chaudes (voir HILDWEIN et GOFFART, 1975; LE MAHO et coll., 1981). La première observation importante que l'on peut faire est que ce métabolisme de base réduit n'est donc pas, de toute évidence, une caractéristique exclusive du milieu tropical humide.

Le fait que ce niveau de métabolisme réduit puisse être retrouvé non seulement chez des mammifères dits « primitifs », par exemple chez les prosimiens et marsupiaux (voir DAWSON, 1973; HILDWEIN et GOFFART, 1975; McNAB, 1978; MÜLLER, 1979; WHITTOU et coll., 1977), mais aussi chez des rongeurs, des carnivores et même chez un simien (voir HILDWEIN et GOFFART, 1975; LE MAHO et coll., 1981; NOLL-BANHOLZER, 1979) montre qu'il n'a pas un simple caractère évolutif. De même, ces homéothermes sont aussi bien des insectivores, foliovores, frugivores ou carnivores que des animaux à locomotion très lente ou au contraire très rapide, leur métabolisme de base réduit n'est donc pas la simple conséquence d'un régime alimentaire particulier ni d'un caractère métabolique associé à une lente locomotion (voir HILDWEIN et GOFFART, 1975; LE MAHO et coll., 1981).

Selon les espèces animales considérées, les homéothermes que l'on peut ranger dans la catégorie de ceux ayant un métabolisme de base réduit ont un métabolisme de base inférieur de 20 à 60 % à celui des autres homéothermes de même taille et généralement une température inférieure de quelques degrés (voir HILDWEIN et GOFFART, 1975; LE MAHO et coll., 1981).

On a souvent considéré comme un caractère primitif l'existence d'un métabolisme de base réduit. En fait, on pense maintenant que cette caractéristique entre au contraire dans une stratégie où l'économie d'énergie

FIG. 2. — Evolution de la température interne en fonction de la température ambiante chez l'Aotus (*Aotus trivirgatus*) et le Potto (*Perodicticus potto*). D'après HILDWEIN et GOFFART, 1975; LE MAHO et coll., 1981.

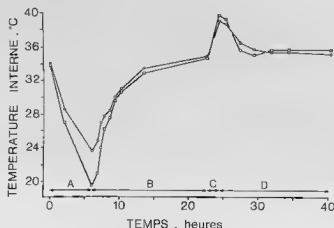


peut apparaître comme une priorité.

Par ailleurs, si l'existence d'un métabolisme de base réduit était interprétée comme un signe d'«infériorité» du point de vue évolutif, il faudrait considérer que les passereaux, qui, parmi les oiseaux, ont un métabolisme de base supérieur à celui des mammifères de même taille (LASIEWSKI et DAWSON, 1967), sont au sommet de l'échelle évolutive!

Enfin, un métabolisme de base réduit n'implique pas nécessairement une température interne réduite, puisque l'on connaît quelques espèces à faible métabolisme de base, qui ont malgré cela une température interne comparable à celle des autres mammifères (ainsi *Aotus*, voir Fig. 2).

FIG. 3.— Evolution de la température interne de deux Paresseux lors de variations de la température ambiante (A = 10°C, B = 30°C et C = 40°C). D'après BRITTON et ATKINSON, 1938, et GOFFART, 1971.



III. — DIMINUTION DU MÉTABOLISME

Lors de l'exposition au froid ou bien lorsqu'il y a restriction alimentaire, certains homéothermes peuvent avoir une diminution considérable de leur métabolisme de base et de leur température interne. Cette possibilité de réduction importante du métabolisme de base et de la température interne peut d'ailleurs être observée chez des homéothermes ayant déjà un métabolisme de base réduit.

Il est remarquable que cette aptitude qu'ont certains homéothermes à réduire considérablement leur niveau de dépense énergétique, à «entrer en torpeur», se retrouve parmi des animaux tropicaux, aussi bien d'ailleurs chez des mammifères que des oiseaux.

Ainsi la température interne peut atteindre 20°C chez les paresseux *Bradypus* et *Choloepus* exposés au froid (voir Fig. 3). Comme l'existence d'un métabolisme de base réduit, cette attitude à entrer en torpeur ne semble pas correspondre à un caractère primitif mais traduire en fait une excellente adaptation de l'animal à l'épargne énergétique.

Une illustration de cette stratégie est fournie par les observations pourtant déjà anciennes de MORRISON (1945) et WISLOCKI (1933) chez les paresseux. En effet, la température interne de la femelle exposée au froid diminue beaucoup moins lorsqu'elle est gravide (Fig. 4).

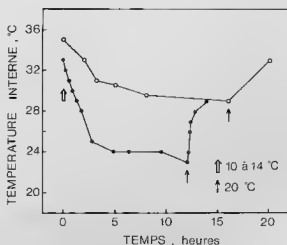
Si l'évolution de la température interne provoquée par l'exposition au froid diffère selon l'espèce et les conditions physiologiques, il faut bien voir que cette baisse de la température interne n'est pas un simple phénomène passif comme cela le serait pour un poïkilotherme. En fait, il y a bien augmentation de métabolisme de repos en dessous de la température critique (voir Fig. 5), mais cette augmentation est plus ou moins importante.

L'intérêt d'une baisse importante du métabolisme de base est considérable pour les homéothermes de petite taille. En effet, plus l'animal est petit et plus son métabolisme de repos par unité de masse est considérable. Ainsi, chez les oiseaux-mouches le métabolisme de repos par unité de masse est environ 25 fois plus élevé que pour les plus gros oiseaux, comme l'autruche. Cela veut dire que, pour simplement vivre, ces oiseaux de petite taille doivent s'alimenter pratiquement en permanence. Or, tous les oiseaux-mouches qui ont été étudiés jusqu'ici sont précisément capables de réduire considérablement leur métabolisme de base; cette réduction est de 60 à 90 %. Cette torpeur survient durant la nuit, quelles que soient la température ambiante et la situation nutritive de l'oiseau-mouche (KRUSER et coll., 1982). Néanmoins, on peut provoquer l'entrée en torpeur de l'oiseau en le privant de nourriture (voir LYMAN, 1982). La température interne de l'animal en torpeur est égale à la température ambiante et diminue avec celle-ci, du moins jusqu'à 18-20°C. En dessous d'une température ambiante de 18-20°C, la température interne est maintenue à cette valeur (KRUSER et coll., 1982).

En dehors des oiseaux-mouches, le phénomène de torpeur a été observé chez des martinets, engoulevents, podargues, colibis (voir KRUSER et coll., 1982; LYMAN, 1982; PRINZINGER et coll., 1981) et des soui-mangas comme *Nectarina mediocris* (CHEKE, 1971).

Du point de vue physiologique, rien ne permet actuellement de différencier la torpeur des oiseaux de celle

FIG 4. — Evolution de la température interne lors de l'exposition au froid chez la femelle de Paresseux, gravide ou non (le début de la période d'exposition à telle ou telle température est indiqué par une flèche). D'après MORRISON, 1945; WISLOCKI, 1933, et GOFFART, 1971.



des mammifères, ni de l'hibernation. Il est donc probable que les mécanismes fondamentaux permettant l'épargne énergétique sont communs à ces différentes situations.

Au froid, on peut aussi observer seulement une très faible augmentation du métabolisme sans qu'il y ait pour cela une baisse de la température interne de l'animal.

Ainsi, chez *Aotus*, alors que la température interne a même tendance à augmenter, on note seulement une faible augmentation du métabolisme de repos aux basses températures ambiantes. A tel point que la température interne extrapolée pour un métabolisme nul est de l'ordre de 50°C (voir Fig. 6). Dans des cas similaires, on a interprété l'existence d'une faible augmentation du métabolisme de repos aux basses températures ambiantes par une baisse importante de la conductance thermique de l'animal en dessous de la température critique. En fait, il semble, comme cela a été montré pour *Aotus* (LE MAHO et coll., 1981), que la faible augmentation du métabolisme de repos aux basses températures ambiantes, puisse résulter tout simplement du comportement de l'animal qui se met «en boule» au froid.

IV. — LUTTE CONTRE LE CHAUD

Chez de nombreux mammifères vivant en forêt tropicale humide, la perte de chaleur évaporative ne se fait pas par sudation mais par polypnée thermique. Comme, au contraire, ce mécanisme n'existe pas chez l'homme et les grands singes, on a pu le considérer comme correspondant à un mode moins parfait de thermorégulation. En fait, la polypnée thermique est un remarquable mécanisme de déperdition thermique. C'est chez le chien et l'oiseau que ce mécanisme a été le mieux étudié. Il permet à un pigeon de supporter sans difficulté des températures ambiantes de l'ordre de 50°C (voir CALDER et SCHMIDT-NIELSEN, 1967). En zone tropicale humide, il présente l'avantage sur la sudation que les surfaces où se fait l'évaporation se trouvent sous ventilation forcée. Bien sûr, ce mécanisme implique un travail musculaire non négligeable; néanmoins, il a été montré chez le chien comme chez le pigeon que la fréquence habituelle de polypnée correspond à la fréquence de résonance mécanique de l'animal, ce qui réduit évidemment le travail musculaire (voir CRAWFORD, 1962; CRAWFORD et KAMPE, 1971).

FIG. 5. — Evolution du métabolisme de repos des Paresseux *Choloepus hoffmani* (cercles ouverts) et *Bradypus griseus* (croix), à des températures ambiantes variées. La valeur 100 correspond au métabolisme de base de chaque espèce. D'après SCHOLANDER et coll., 1950; ENSER, 1957, et GOFFART, 1971.

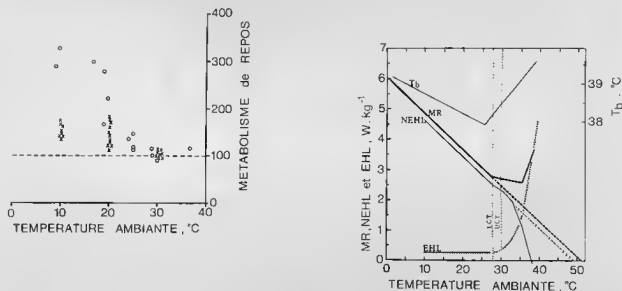


FIG. 6. — Evolution de la température interne (T_b), du métabolisme de repos (MR), de la perte de chaleur non évaporative (NEHL) et de la perte de chaleur évaporative (EHL) en fonction de la température ambiante (T_a) chez *Aotus*.

V. — NEUTRALITÉ THERMIQUE ET STRATÉGIE ÉNERGÉTIQUE

Comme on peut le voir pour *Aotus* (Fig. 6), la zone de neutralité thermique des mammifères tropicaux peut être très réduite. Cette caractéristique signifie que l'animal doit augmenter son métabolisme pour une baisse même très légère de la température ambiante ou bien, au contraire, qu'il se trouve très rapidement dans une situation d'hyperthermie lorsqu'il se déplace. Ainsi, indépendamment de tous les autres aspects de son écologie, comme celui de la prédation par exemple, un mammifère tropical peut avoir un avantage certain à être nocturne, cela même si les variations de température ambiante entre le jour et la nuit sont peu élevées dans son biotope.

VI. — CONCLUSIONS

L'existence d'un métabolisme de base réduit et/ou la possibilité de le réduire considérablement ne s'observent pas seulement chez des homéothermes des régions tempérées et désertiques chaudes. Ce sont de remarquables adaptations que l'on retrouve aussi bien chez de nombreux mammifères et oiseaux de la forêt tropicale humide. Comme le mode de vie nocturne pour les homéothermes tropicaux à zone de neutralité thermique étroite, ces adaptations permettent de définir une stratégie énergétique particulière à de nombreuses espèces.

BIBLIOGRAPHIE

- BLIGH (J.) et JOHNSON (K. G.), 1973.—Glossary of terms for thermal physiology. *J. Appl. Physiol.*, 35: 941-961.
- BRITTON (S. W.) et ATKINSON (W. E.), 1938.—Poikilothermism in the sloth. *J. Mammal.*, 19: 94-99.
- CALDER (W. A.) et SCHMIDT-NIELSEN (K.), 1967.—Temperature regulation and evaporation in the pigeon and the roadrunner. *Am. J. Physiol.*, 213: 883-889.
- CHEKE (R. A.), 1971.—Temperature rhythms in African montane sunbirds. *Ibis*, 113: 500-506.
- CRAWFORD (E. C.) Jr., 1962.—Mechanical aspects of panting in dogs. *J. Appl. Physiol.*, 17: 249-251.
- CRAWFORD (E. C.) Jr. et KAMPE (G.), 1971.—Resonant panting in pigeons. *Comp. Biochem. Physiol.*, 40A: 549-552.
- DAWSON (T. J.), 1973.—Primitive mammals. In: *Comparative Physiology of Thermoregulation*, G. C. WHITTON (ed.), Academic Press, New York, vol. III.
- ENGER (P. S.), 1957.—Heat regulation and metabolism in some tropical mammals and birds. *Acta Physiol. Scand.*, 40: 161-166.
- GOFFART (M.), 1971.—*Function and Form in the Sloth*. Pergamon Press, Oxford.
- HILDWEIN (G.) et GOFFART (M.), 1975.—Standard metabolism and thermoregulation in a Prosimian *Perodicticus potto*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50A: 201-213.
- KRUEGER (K.), PRINZINGER (R.) et SCHUCHMANN (K. L.), 1982.—Torpor and metabolism in hummingbirds. *Comp. Biochem. Physiol.*, 73A: 679-689.
- LASIEWSKI (R. C.) et DAWSON (W. R.), 1967.—A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor*, 69: 13-23.
- LE MAHO (Y.), GOFFART (M.), ROCHAS (A.), FELBABEL (H.) et CHATONNET (J.), 1981.—Thermoregulation in the only nocturnal simian: the night monkey *Aotus trivirgatus*. *Am. J. Physiol.*, 240 (*Regulatory Integrative Comp. Physiol.* 9): 156-165.
- LYMAN (C. P.), 1982.—Who is who among the hibernators. In: *Hibernation and Torpor in Mammals and Birds*, C. P. LYMAN, J. S. WILLIS, A. MALAN et L. C. H. WANG (eds.), Academic Press, New York.
- McNAB (B. K.), 1979.—The comparative energetics of neotropical marsupials. *J. Comp. Physiol.*, 125B: 115-128.
- MORRISON (P. R.), 1945.—Acquired homeothermism in the pregnant sloth. *J. Mammal.*, 26: 272-275.
- MULLER (E. F.), 1979.—Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris (*Nycticebus coucans*, Boddaert 1785). *Comp. Biochem. Physiol.*, 64A: 109-119.
- NOLL-BANHOLZER (U.), 1979.—Body temperature, oxygen consumption, evaporative water loss and heart rate in the fennec. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62A: 585-592.
- PRINZINGER (R.), GOPPEL (R.), LORENZ (A.) et KULZER (E.), 1981.—Body temperature and metabolism in the redbacked mousebird (*Colius castanotus*) during fasting and torpor. *Comp. Biochem. Physiol.*, 69A: 689-692.
- SCHOLANDER (P. F.), HOCK (R.), WALTERS (V.), JOHNSON (F.) et IRVING (L.), 1950.—Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. *Biol. Bull. Woods Hole Mass.*, 99: 237-258.
- WISLOCKI (G. B.), 1933.—Location of the testes and body temperature in mammals. *Quart. Rev. Biol.*, 8: 385-396.
- WHITTON (G. C.), SCAMMEL (C. A.), MANUEL (J. K.), RAND (D.) et LEONG (M.), 1977.—Temperature regulation in a hypometabolic primate, the slow loris (*Nycticebus coucans*). *Arch. Int. Physiol. Biochem.*, 85: 139-151.

DISPONIBILITÉS TROPHIQUES ET RYTHMES DE REPRODUCTION CHEZ TROIS MARSUPIAUX DIDELPHIDÉS DE GUYANE

Martine ATRAMENTOWICZ¹

Laboratoire d'Écologie tropicale (ECOTROP), CNRS et Laboratoire d'Écologie générale, MNHN, 4 avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

SUMMARY

An investigation of the reproductive cycle of three Didelphid marsupials of French Guyana was conducted during a 26 months field study from september 1978 to october 1982. Animals were live trapped, marked and then released. *Caluromys philander*, *Philander opossum* and *Didelphis marsupialis* are nocturnal, with a mixed frugivorous and insectivorous diet. The first species is arboreal, the others mainly terrestrial, but may be seen climbing to the canopy. The percentage of lactating females in the studied population has been compared to food supply in terms of the availability of fruiting food plants.

The collected data show a direct relation between these two factors. Breeding occurs throughout the year but food scarcity may interrupt reproduction, either with no births, or «pouch-abortion» (death of pouch-young).

La survie d'un groupe zoologique suppose une adaptation optimale dans un écosystème naturel. Cette adaptation est la résultante des nombreuses inter-relations plantes-animaux permettant le développement et la reproduction de chaque espèce.

L'étude du rythme des reproductions d'une espèce animale en fonction des fluctuations saisonnières du milieu qu'elle exploite permet d'aborder l'un des aspects fondamentaux de son adaptation au milieu.

Cette étude a été réalisée dans une forêt tropicale humide de Guyane française, sur trois Marsupiaux Oidelphidés sympatriques, *Caluromys philander*, *Philander opossum* et *Didelphis marsupialis*. Les résultats rapportés ici portent sur 26 mois d'observations sur le terrain : de septembre 1978 à octobre 1979, de mai 1981 à janvier 1982 et de mai à octobre 1982.

I. — LIEU ET TECHNIQUES D'ÉTUDE

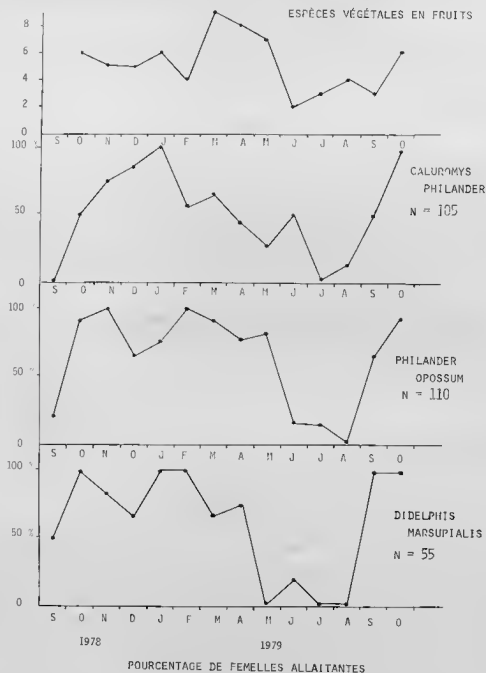
Les observations ont été effectuées dans une forêt secondaire ancienne (environ 80 ans), située à proximité de la ville de Cayenne (Guyane française : 2° à 6° Nord, 52° à 53° Ouest). Les animaux étaient capturés au piège, marqués puis relâchés. L'abondance des Oidelphidés dans cette zone, 2 à 4 individus à l'hectare selon les espèces (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981) s'est traduite par le contrôle d'un grand nombre d'individus : 450 au total pour les trois espèces considérées au cours des trois séjours. Les techniques de radio-télémetrie ont permis d'une part, la localisation des animaux au cours de leurs déplacements et d'autre part, de quantifier leur activité locomotrice à distance au cours de la nuit complète (ATRAMENTOWICZ, 1982).

¹ Cette étude a été réalisée dans le cadre de l'ATP CNRS-DGRST n° 81 G 0144 sous la responsabilité de P. CHARLES-DOMINIQUE.

II. — LES DIDELPHIDÉS

La famille des Didelphidés est l'une des deux familles de Marsupiaux présentes actuellement en Amérique du Sud (HUNSAKER, 1977). Ils sont représentés en Guyane par 6 genres différents groupant 9 espèces, dont les poids s'échelonnent de 10 g (*Marmosa parvidens*) à 2 kg (*Didelphis marsupialis*). Six espèces seulement ont été répertoriées sur le terrain d'étude, les trois les plus abondantes ont fait l'objet de cette étude.

FIG 1. — Nombre d'espèces végétales en fruits et pourcentage de femelles allaitantes par mois (1978-79).



Caluromys philander

Cette petite sarrigue d'environ 300 g est nocturne et arboricole. Elle se nourrit essentiellement de fruits mûrs à pulpe charnue, d'insectes de toutes sortes, et occasionnellement de gommés et de nectar de fleurs (ATRAMENTOWICZ, 1982; JANSON *et al.*, 1981; STEINER, 1981).

Philander opossum

Communément appelé «Quatre yeux» en raison des deux taches blanches qu'il a au-dessus des yeux, son poids est de 400 g en moyenne. Egalement nocturne, il est à la fois terrestre et arboricole mais se déplace le plus souvent au sol. Son régime alimentaire comprend les fruits mûrs à pulpe charnue, divers Arthropodes ainsi que des petites proies telles que vers de terre, Batraciens, etc.

Didelphis marsupialis

C'est le plus gros Didelphidé sud-américain. Il peut atteindre 2 kg. Nocturne, il est essentiellement terrestre, mais on peut l'observer dans la couronne des arbres où il se déplace avec agilité. Son régime alimentaire est identique à celui de *Philander opossum*.

III. — RYTHMES DE REPRODUCTION ET DISPONIBILITÉS TROPHIQUES

Comme tous les Marsupiaux, les Didelphidés sont polyœstriens. La gestation est très courte, de 11 à 14 jours (BARNES, 1968; REYNOLDS, 1952; TYNDALE-BISCOE, 1973). Les jeunes naissent à un stade de développement extrêmement précoce: on parle de stade larvaire (GRASSÉ, 1955). Ils poursuivent leur croissance dans la poche marsupiale, fixés à une tétine pendant 75 à 80 jours. Pendant cette période, il est possible de les observer et de contrôler leur développement. Les jeunes lâchent ensuite la tétine et ont une vie nidicole qui dure de 15 jours chez *Philander opossum* à 6 semaines chez *Caluromys philander*, au cours de laquelle la femelle sort s'alimenter seule, les jeunes restant au nid. Ce stade est également bien identifiable chez la femelle qui a les tétines gonflées de lait. Lors des captures d'animaux au piège, on peut ainsi déterminer le nombre de femelles allaitant des jeunes dans la poche marsupiale ou au nid.

Les Didelphidés étant frugivores et insectivores, on peut estimer les disponibilités trophiques du milieu par le nombre d'espèces végétales en fruits simultanément, n'étant considérées que les espèces qu'ils consomment. Nous avons comparé pour chaque mois d'observation: a) le pourcentage de femelles allaitantes dans la population contrôlée; b) le nombre d'espèces végétales en fruits.

Les résultats obtenus lors des différents séjours à la même période ont été comparés entre eux.

IV. — RÉSULTATS

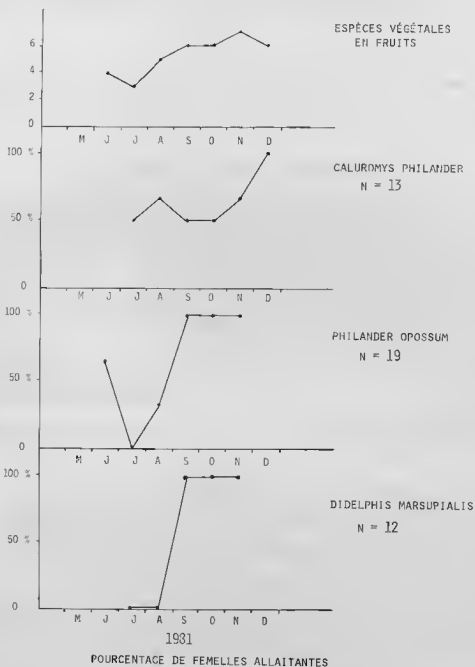
De septembre 1978 à octobre 1979 (Fig. 1), les naissances se sont succédé chez les trois espèces, *Caluromys philander*, *Philander opossum* et *Didelphis marsupialis*, avec un arrêt caractéristique des reproductions de juin à septembre 1979. Pendant cette période, un grand nombre de femelles ont perdu leurs jeunes, morts dans les poches marsupiales avant d'avoir achevé leur développement. Parallèlement à ces pseudo-avortements, on note une nette diminution du nombre d'espèces végétales en fruits.

Une femelle *C. philander* peut avoir deux portées successives de septembre à juin, alors que certaines femelles *Philander opossum* ont eu trois portées pendant le même intervalle de temps. Cette différence s'explique par la durée plus brève du stade nidicole chez les jeunes *P. opossum*. Chez les trois espèces, les jeunes nés alors que les ressources trophiques diminuaient n'ont pas survécu et il n'y a pas eu de nouvelles

naissances avant septembre 1979, alors que le nombre d'espèces végétales fructifiant simultanément augmentait (CHARLES-DOMINIQUE, 1983).

Les observations effectuées de mai à décembre 1981 ont montré des résultats sensiblement différents (Fig. 2). De mai à septembre 1981, le nombre d'espèces végétales en fruits a été plus élevé qu'en 1979 à la même période. En revanche, s'il y a effectivement eu un arrêt des reproductions chez *Philander opossum* et *Didelphis marsupialis*, il ne s'est guère produit chez l'espèce arboricole *C. philander*, dont les jeunes nés à cette période se sont développés normalement jusqu'au sevrage.

FIG 2. — Nombre d'espèces végétales en fruits et pourcentage de femelles allaitantes par mois (1981).



De même qu'en 1979, une saison de reproduction a débuté en septembre 1981. La survie et le développement des jeunes *Caluromys philander* nés entre mai et août 1981, est probablement liée à la fructification massive de deux légumineuses : *Inga peitzifera* en mai et juin et *Inga alba* en août. *C. philander* consomme les arilles sucrées qui entourent les graines à l'intérieur des gousses mûres. Très peu de ces gousses parviennent entières au sol alors que *P. opossum* et *D. marsupialis* recherchent principalement leur nourriture au sol ou dans le sous-bois. Les productions fruitières échelonnées de ces deux espèces d'*Inga* ont constitué un apport nutritif important favorisant les reproductions de *C. philander*, alors qu'elles n'ont pas influencé les deux autres espèces.

Fig 3. — Nombre d'espèces végétales en fruits et pourcentage de femelles allaitantes par mois (1982).

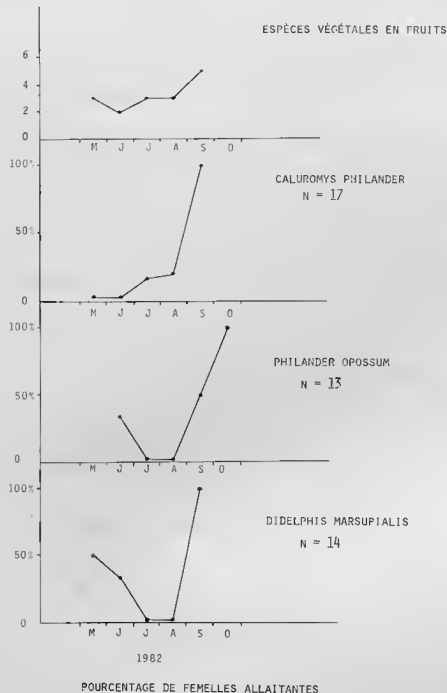
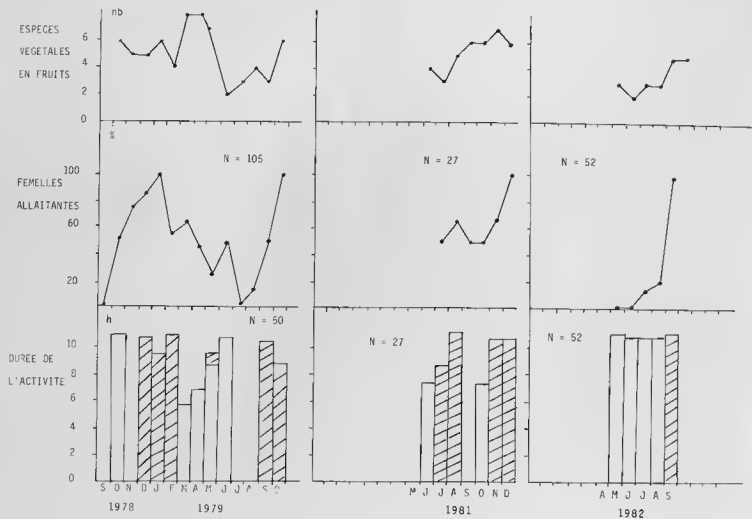


FIG. 4. — Nombre d'espèces végétales en fruits, pourcentage de femelles allaitantes et moyenne de l'activité nocturne (femelles allaitantes en hachuré) pour l'espèce *Caluromys philander*.



De mai à octobre 1982 (Fig. 3), la situation a été comparable à celle observée de mai à octobre 1979: peu d'espèces végétales en fruits, et un très faible pourcentage de femelles allaitantes. Dès septembre, de nouvelles portées sont nées et se sont développées dans les poches marsupiales.

Parmi les facteurs climatiques intervenant sur les rythmes phénologiques, la pluie est aisément quantifiable. On note ainsi qu'en 1981, pour les neuf premiers mois de l'année, de janvier à septembre, il n'est tombé que 2130 mm d'eau alors qu'on a relevé 2508 mm en 1979 et 2830 mm en 1982, hauteurs sensiblement plus élevées.

V. — ACTIVITÉS LOCOMOTRICES ET REPRODUCTION

Les émetteurs radio à double rythme ont permis de quantifier l'activité locomotrice des animaux au cours de la nuit complète (voir ATRAMENTOWISZ, 1982). Cette technique a principalement été utilisée chez *C. philander* pour qui elle est la mieux adaptée. Nous avons comparé le pourcentage des femelles allaitantes avec le nombre d'espèces en fruits et la durée moyenne de l'activité nocturne, mois par mois, au cours des 26 mois d'observations (Fig. 4).

Lorsque le nombre d'espèces végétales en fruits est élevé, les femelles qui ne sont pas allaitantes ne circulent en moyenne que 6 h 30 par nuit (mars, avril 1979 — juin et octobre 1981) alors que les autres femelles qui allaitent des jeunes dans les poches marsupiales se déplacent 10 h par nuit en moyenne (décembre à février et septembre-octobre 1979, juillet-août, novembre-décembre 1981). Rappelons qu'à cette latitude, la photopériode ne varie que de 30 mn au cours de l'année et la durée totale de la nuit reste pratiquement constante.

Lorsque peu de fruits mûrs sont disponibles, une faible proportion de femelles ont des jeunes qu'elles allaitent, et elles sont actives en moyenne 11 h par nuit (mai et juin 1979, mai à août 1982).

En règle générale, les femelles allaitantes consacrent davantage de temps à la quête alimentaire que les autres femelles. Lorsque les ressources nutritives se raréfient, devenant peu abondantes et dispersées, elles ne peuvent plus subvenir à leurs besoins accrus par la lactation, et les reproductions sont interrompues.

CONCLUSION

L'étude comparée sur trois années des rythmes de reproduction de trois Didelphidés de Guyane a mis en évidence une étroite dépendance aux disponibilités trophiques du milieu. Les naissances se succèdent au long de l'année et les reproductions ne s'arrêtent que si les ressources du milieu deviennent insuffisantes. Cette interruption se manifeste par l'absence de reproduction ou bien, comme on l'a observé en 1979, par la brusque disparition d'une reproduction déjà avancée (pseudo-avortements).

Il s'agit là d'une régulation directe par le milieu, ce dernier favorisant ou interrompant le développement des portées.

BIBLIOGRAPHIE

- ATRAMENTOWICZ (M.), 1982. — Influence du milieu sur l'activité locomotrice et la reproduction de *Caluromys philander* (L.). *Rev. Ecol.*, 36: 373-395.
- BARNES (R. D.), 1968. — Small marsupials as experimental animals. *Laboratory of animal care*, 18: 251-280.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), ATRAMENTOWICZ (M.), CHARLES-DOMINIQUE (M.), GÉRARD (H.), HLADIK (A.), HLAOIK (C. M.) et PRÉVOST (M. F.), 1981. — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol.*, 35: 341-435.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), 1983. — Ecological and social adaptations in Didelphid Marsupials: comparison with Eutherians of similar ecology. In *Advances in the Study of Mammalian Behavior*, J. F. EISENBERG et D. G. KLEIMAN (eds.), 750 p., pp. 395-422.
- GRASSE (P. P.), 1955. — Marsupiaux in *Traité de Zoologie*, Tome XVII, Premier fasc. P. P. GRASSE (éd.), Masson, Paris, pp. 93-142.
- HUNSAKER (D.), 1977. — *Biology of Marsupials*, Academic Press, New York, XV, 537 p.
- JANSON (C. H.), TERBORGH (J. W.) et EMMONS (L. H.), 1981. — Non flying mammals as pollinating agents in the Amazon forest. *Reproductive Botany*, Suppl. to *Biotropica*, 13: 1-6.
- REYNOLOS (H. C.), 1952. — Study on reproduction in the opossum (*Didelphis virginiana*). *Univ. Calif. Pub. Zool.*, 2: 223-28.
- STEINER (K. E.), 1981. — Nectarivory and potential pollination by a neotropical Marsupial. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 68: 505-513.
- TYNDALE-BISCOE (C. H.), 1973. — *Life of Marsupials*, Arnold, London, VIII, 254 p.

SIGNIFICATION DE LA COLORATION DES FRUITS EN FONCTION DE LA VISION DES VERTÉBRÉS CONSOMMATEURS

Howard M. COOPER *, Pierre CHARLES-DOMINIQUE * et Françoise VIENOT **

*Laboratoire d'Ecologie générale du Museum et ECOTROP (CNRS), 4 avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

**Laboratoire de Physique appliquée du Muséum, 43 rue Cuvier, 75321 PARIS cedex.

SUMMARY

The color of fruits was studied by reflectance photometry in over 42 species from a tropical forest in French Guyana. Two classes of fruits were distinguished. *Cryptically* colored fruits show reflectance spectra which are similar to the background (leaves, trunk or forest) and/or similar to immature fruits. Most fruits do not undergo any color change during maturation. Fruits which are *contrasting* colored show reflectance spectra which differ from that of the background. Most of these fruits change color at maturity. Immature fruits are mainly cryptic, but some already display bright contrasting colors. Contrast can be increased in several ways, for example, by other non-edible colored parts of the plant (bract, peduncle, or stems) or by successive color changes during development.

Observations on the consumption of food plants showed that cryptically colored fruits are eaten mainly by nocturnal vertebrates (especially bats), whereas colored fruits are eaten mainly by diurnal birds and primates. Comparison of reflectance spectra of different fruits and the visual discrimination capacities of vertebrates suggest that fruit color characteristics can increase (or decrease) their potential visibility, and thus favorise consumption and dispersion of seeds by certain animals. The results are discussed in terms of mutual selective influences between fruit color and vertebrate color vision, and other possible environmental effects.

INTRODUCTION

Les fruits représentent une importante ressource alimentaire pour de nombreux groupes de vertébrés de la forêt tropicale: chauves-souris (VAN DER PUL, 1957; CHARLES-DOMINIQUE et COOPER, ce volume), oiseaux (SNOW, 1971), primates (HLADIK et HLADIK, 1967; MITTERMEIER et ROOSMALEN, 1981), rongeurs (SMYTHE, 1970). Certaines espèces trouvent la quasi-totalité des éléments nutritifs dont elles ont besoin à partir des fruits (frugivores spécialisés), tandis que pour d'autres, les fruits ne constituent qu'un complément à leur régime alimentaire (frugivores opportunistes, McKEY, 1975). Par ailleurs, l'animal consommateur peut avoir un impact variable sur les végétaux producteurs de fruits: négatif lorsque les graines sont détruites ou le potentiel de germination réduit, positif lorsque les graines sont disséminées ou le potentiel de germination amélioré. En conséquence, les fruits présentent des caractéristiques adaptatives morphologiques, chimiques, phénologiques, etc. qui favorisent leur consommation par certains disséminateurs et limitent la destruction des graines.

Quel que soit le type d'inter-relations entre la plante et l'animal, la consommation d'un fruit nécessite d'abord la détection d'un signal d'origine végétal. A distance, ces signaux sont soit visuels, soit odorants. En ce qui concerne la vision, la couleur d'un fruit constitue l'un des paramètres visuels prépondérants.

L'hypothèse que la couleur facilite le repérage du fruit — et donc la dissémination des graines — a déjà été proposée par des naturalistes comme MAYAUD (1928), CORNER (1949), VAN DER PUL (1969) et SNOW (1971). Cependant, ces observations se limitent le plus souvent à une simple description subjective des couleurs: «bleu», «orange», «rouge», etc. Les fruits qui ont une couleur verte à maturité n'ont en outre suscité que peu d'intérêt. Bien que ces études posent le problème du rôle joué par la couleur en tant que stimulus visuel, un certain nombre de points d'ordre méthodologique et conceptuel n'ont pas été suffisamment abordés.

En effet, une première difficulté réside dans la définition même de la couleur et son effet sur le système visuel des vertébrés consommateurs. Puisqu'il existe des différences importantes entre les capacités visuelles des animaux, la perception qu'ils auront des fruits sera également différente. Ceci se traduit par le fait que la même couleur peut être perçue différemment par deux espèces ou que deux couleurs différentes peuvent produire la même sensation chez un individu. En outre, un mélange de deux couleurs spectrales peut paraître identique à une autre couleur pure (GOURAS et ZRENNER, 1961).

Cette variabilité perceptuelle s'explique d'une part par les types de pigments présents dans les photorécepteurs, et d'autre part par le fait que le fonctionnement du système visuel dépend des différences de contraste. Ce contraste peut être uniquement lumineux pour une rétine à bâtonnets ou/et chromatique pour une rétine à cônes. Le fond qui fournit le contraste nécessaire peut influencer notre perception de l'objet, perception qui peut aussi être modifiée par les conditions d'éclairage.

Il s'ensuit que la première étape vers la compréhension des caractéristiques visuelles d'un fruit commence par la définition de sa courbe de réflexion spectrale, et de celle du fond contre lequel le fruit doit être discriminé. Ces données, quantifiées physiologiquement, permettent ensuite une comparaison avec les données psycho-physiologiques et physiologiques de la vision. A l'exception des travaux de SNODDERLY (1979), peu d'études ont abordé le problème dans ce sens.

Un autre aspect dont il faut tenir compte est la situation du problème au niveau de la communauté écologique. Par sa position spatiale, un fruit est potentiellement accessible et visible pour plusieurs espèces de consommateurs. Par exemple, si l'on considère l'hypothèse selon laquelle la couleur améliore la probabilité de détection par certains vertébrés, il faut également envisager l'inverse: cette probabilité est-elle diminuée pour d'autres? De même, la couleur d'un fruit ne constitue qu'une caractéristique parmi un ensemble d'adaptations de la plante, soumise à des pressions sélectives biologiques et physiques.

Se pose également le problème de l'échantillonnage. La couleur des fruits peut être étudiée en fonction de tous les fruits consommés par une seule espèce de vertébré considérée, ou bien en fonction de tous les frugivores qui interviennent dans la consommation d'une ou de quelques espèces de fruits. Dans le premier cas, il est difficile de généraliser, par manque d'une connaissance suffisante de la proportion de couleurs de l'ensemble des fruits disponibles, et dans l'autre cas, il est également difficile d'apprécier le degré de variabilité d'associations entre fruits et disséminateurs.

Notre étude tente, par un équilibre entre ces deux approches, d'expliquer la signification de la coloration des fruits comme stimulus visuel pour les vertébrés consommateurs. Nous présentons ici une première étude sur l'analyse de la réflexion spectrale des fruits, principalement de forêt secondaire. La consommation et la dissémination de certains fruits sont présentées ailleurs (CHARLES-DOMINIQUE et COOPER, ce volume). Nous allons d'abord envisager la relation entre la couleur d'un fruit et sa courbe de réflexion, puis entre elle-ci et les capacités visuelles des consommateurs, et enfin l'influence d'autres paramètres visuels de la plante et de l'environnement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons de fruits ont été cueillis le jour du départ sur le site d'étude près de Sinnamary, Guyane (Piste de St Elie) et rapportés au frais dans une glacière (missions de 1981 et 1982). Les mesures

photométriques ont été effectuées 24 à 48 heures après la cueillette avant que la couleur des fruits n'ait pu se modifier. Pour la plupart des échantillons, les feuilles ont également été mesurées. Plus de 42 espèces de fruits ont été examinées et dans le cas des fruits comportant plusieurs couleurs, chaque zone différente a été analysée.

Les mesures de réflexion spectrale ont été faites avec un photomètre (SPECTRA PRITCHARD) au Laboratoire de Physique appliquée du Muséum. Le principe de mesure était le suivant : à partir d'une source de lumière située à l'extrémité d'un banc optique, un faisceau est dirigé sur l'échantillon, placé à l'autre extrémité du banc. La source de lumière était une ampoule au tungstène halogène de 100 W sous tension stabilisée. Le photomètre, visant l'échantillon, est orienté selon un angle de 45° par rapport à l'axe du banc. Un morceau de carbonate de magnésium peut être mis à la place de l'échantillon, pour constituer le blanc de référence. Le système optique du photomètre permettait de focaliser des mesures dans un angle réduit (2', 6' ou 20') qui, dans les conditions de l'expérience, correspondait à un diamètre de 1,66 mm, 5,0 mm ou 16,0 mm. Afin d'obtenir des mesures comparables, les échantillons et le blanc de référence ont été placés à la même distance de la source à l'aide d'un faisceau laser.

Quatorze filtres interférentiels permettaient d'analyser la réflectance dans des bandes étroites du spectre visible entre 400 et 700 nm. La réflectance¹ d'une surface est définie comme le pourcentage de lumière réfléchi par une surface donnée (dans ce cas, l'échantillon) par rapport à une surface de référence. La luminance du blanc de référence a été vérifiée environ toutes les cinq mesures afin de contrôler les variations éventuelles de la source de lumière.

La réflectance d'une surface peut être le résultat de plusieurs composantes. Selon l'angle d'illumination, la lumière est réfléchi de façon différente : la *réflexion spéculaire* est le reflet blanc non sélectif de toutes les longueurs d'onde comparables à un effet de miroir (SNODDERLY, 1978); par contre, la lumière qui pénètre à travers la surface est modifiée par des pigments qui en absorbent une partie et en réfléchissent une autre. Cette *réflexion diffuse* est responsable de la couleur que nous observons (WRIGHT, 1969; SNODDERLY, 1979). En pratique, ces deux composantes (réflexion spéculaire, réflexion diffuse) ne peuvent pas être complètement séparées. C'est pourquoi nous avons toujours pris nos mesures en dehors de la zone de réflexion spéculaire.

D'autres phénomènes naturels peuvent aussi contribuer à la perception d'une couleur comme par exemple les interférences (certaines plumes d'oiseaux, ailes de papillon, etc.) mais elles ne semblent pas jouer un rôle dans le cas des fruits. Cependant, la nature de la surface du fruit (présence de poils, aspérités, etc.) peut, dans une certaine mesure, modifier la couleur (SNODDERLY, 1979).

RÉSULTATS

Nous avons essayé d'établir une classification du fruit selon la couleur en tenant compte de plusieurs paramètres. Ces paramètres sont essentiellement la couleur du fruit par rapport au fond, et la modification de sa couleur au cours de la maturation. Le «fond» constitué par l'environnement proche du fruit peut être, selon le cas, défini comme : feuillage, tronc, tige, pédoncule ou bractée, d'autres fruits immatures ou matures, ou bien le fond lumineux de la forêt en général. La morphologie et la phénologie de la plante interviennent donc comme des facteurs importants. Deux catégories de fruits sont ainsi nettement différenciées :

— *Fruits de coloration cryptique*. La courbe de réflectance des fruits à maturité diffère peu ou pas de celle du fond. En général, pas de changement de couleur au cours de la maturation.

— *Fruits de coloration contrastée*. La courbe de réflectance spectrale des fruits matures est différente de celle du fond. En général, cela implique un changement de couleur au cours de la maturation.

Ces définitions sont basées en particulier sur les caractéristiques des fruits à maturité au moment de leur consommation. Nous allons présenter des exemples de fruits de chaque catégorie. Nous verrons que, malgré

¹ Le terme «réflectance» est utilisé dans le même sens que SNODDERLY (1979).

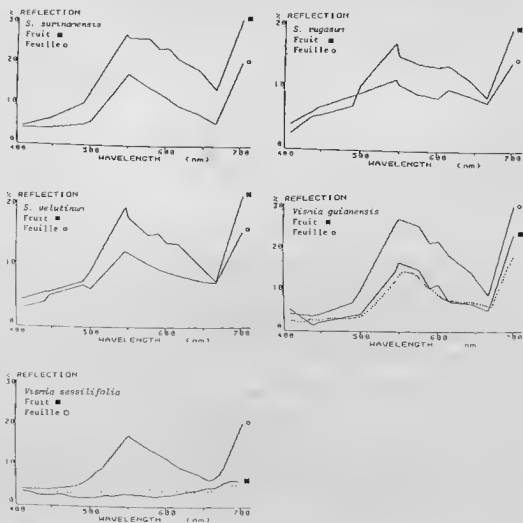
une coloration *a priori* différente de celle du fond, certains fruits sont néanmoins cryptiques. Par ailleurs, bien que les fruits immatures soient pour la plupart cryptiques, certains possèdent déjà une couleur très différente de celle du fond.

Fruits de coloration cryptique

Nous avons observé trois types de fruits de coloration cryptique qui sont distingués soit par leur coloration par rapport au feuillage et/ou aux autres fruits immatures, soit seulement par rapport aux autres fruits immatures.

Les figures 1 et 2 montrent quelques exemples de fruits de coloration cryptique définis par rapport au feuillage et aux fruits immatures (*Solanum surinamensis*, *S. velutinum*, *S. rugosum* (Solanaceae), *Vismia guianensis* (Ipericaceae); voir aussi *C. obtusa*, Fig. 2). Une comparaison de la réflectance spectrale des fruits et des feuilles montre que dans tous les cas les courbes sont semblables. Ces fruits sont, à maturité, de couleur verte, plus ou moins saturée. Les courbes montrent un pic de réflectance autour de 550 nm. Il y a un minimum

Fig. 1.— Courbe de réflectance de quelques fruits cryptiques. Les fruits de couleur verte montrent la même courbe de réflectance que les feuilles (*Solanum surinamensis*, *S. rugosum*, *S. velutinum*, *Vismia guianensis*). Chez *Vismia sessilifolia*, bien que la courbe de réflectance du fruit diffère de celle des feuilles, les fruits matures et immatures sont de la même couleur, marron (pointillé: courbe des fruits immatures).

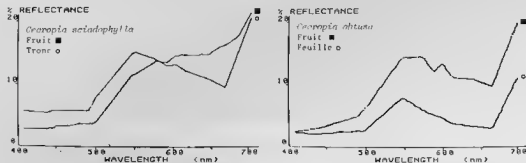


caractéristique autour de 670 nm suivi par une remontée après cette valeur. Ce minimum correspond au pic d'absorption de certaines chlorophylles (SELIGER et McELROY, 1965), ce qui laisse penser que ce pigment serait responsable, au moins en partie, de la courbe de réflectance. Dans certains cas, les feuilles reflètent plus de lumière que les fruits (*S. surinamensis*) ou l'inverse (*V. guianensis*). Il n'y a en outre, chez ces espèces, aucune modification de la couleur au cours de la maturation: la courbe de réflectance des fruits immatures est identique à celle des fruits matures (voir *V. guianensis*). L'effet cryptique est d'ailleurs accentué par rapport au fond lumineux de la forêt. Les mesures spectrales que nous avons effectuées sur le plan horizontal dans le milieu où se trouvent ces espèces montrent le même pic de réflexion dans le vert autour de 550 nm suivi par une absorption dans le rouge à 670 nm.

Une autre espèce du genre *Vismia*, *V. sessilifolia* (Fig. 2) montre un type de coloration cryptique tout à fait différent. Chez cette espèce, la courbe de réflectance des fruits est différente de celle des feuilles (Fig. 1). Cependant, les fruits immatures et matures montrent la même coloration (violacé marron pour l'observateur humain). Dans ce cas, c'est uniquement l'impossibilité d'une discrimination spectrale entre fruits immatures et matures qui, selon notre définition, rend le fruit cryptique.

Un fruit peut conserver le caractère cryptique malgré une variation de la couleur entre fruits immatures et matures. Dans le genre *Piper* (Piperaceae), nous avons observé deux espèces dont l'une, *Piper sp. 1*, subit cependant des modifications de la couleur au cours de la maturation. Chez cette espèce lianescente, plusieurs infrutescences à différents stades de maturation, insérées au niveau d'une feuille, sont dressées verticalement sur une tige horizontale. Au cours de la maturation, les infrutescences grandissent et changent de couleur: de vert clair au stade immature à vert-olive à maturité (Fig. 3). De nouvelles infrutescences apparaissent au fur et à mesure de la croissance sur la partie distale de la tige, ce qui crée ainsi une gradation de la couleur de l'extrémité vers la base. Les feuilles subissent les mêmes modifications de couleur, ce qui fait que chaque infrutescence reste cryptique par rapport à sa feuille correspondante. A distance, cet effet cryptique est accentué par le fait que les feuilles et infrutescences immatures vert clair sont situées en périphérie, en pleine lumière, tandis que les plus foncées se trouvent vers l'intérieur, dans un environnement lumineux plus sombre, ceci selon une gradation.

FIG. 2. — Deux espèces de *Cecropia*, l'une cryptique, l'autre contrastée: chez *C. obtusa*, les fruits et les feuilles vertes montrent la même courbe de réflectance; les fruits de *C. sciadophylla*, de couleur orange, montrent une différence de contraste chromatique avec le tronc vert. Cette dernière espèce ne change pas de couleur au cours du développement, mais subit un gonflement de la partie comestible à maturité.



Fruits de coloration contrastée

La plupart des fruits de coloration contrastée changent de couleur au cours de la maturation. Cette modification peut s'effectuer à travers un ou plusieurs stades spectraux successifs. Dans certains cas, les fruits immatures montrent déjà une coloration contrastée. D'autres structures non comestibles de la plante, elle-même colorée, peuvent augmenter l'effet de contraste.

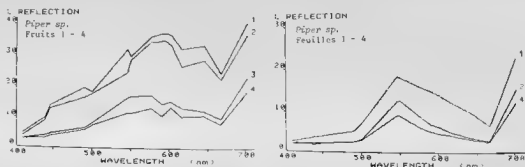
Les fruits colorés sont présentés ensemble selon leurs caractéristiques spectrales pour illustrer l'évolution de

la couleur perçue par rapport à la courbe de réflectance.

La figure 4 montre quelques exemples de fruits rouges. Les courbes de réflectance sont caractérisées par de faibles valeurs jusqu'à environ 600 nm, puis la réflectance augmente de façon plus ou moins importante. Le degré de saturation et l'aspect rougeâtre varient selon le début et l'angle de la pente de la courbe. Par exemple, *Passiflora* aff. *miseria*, *Psychotria* sp. (au stade immature) sont d'un rouge très intense, tandis que *Solanum stramonifolium* est d'un rouge orangé. Cette espèce de *Solanum* ainsi que *S. argenteum* sont, sur notre lieu d'étude, les deux seules espèces du genre à développer une coloration contrastée à maturité.

Les fruits de couleur orange montrent une courbe semblable à celle des rouges, mais dont la pente commence déjà à s'accroître autour de 550 nm (Fig. 4). Comme pour les fruits rouges, la transition entre différentes nuances d'orange se fait de manière progressive: par exemple du rouge-orangé chez *Geophila* sp. à l'orange vif d'*Astrocarion vulgare*. Chez *Cecropia sciadophylla*, la couleur orange désaturé correspond à une courbe de réflectance plus large et plus plate. Cette espèce ne montre pas de changement de la coloration au cours de la maturation. Sa courbe doit être comparée à celle de l'autre espèce, *Cecropia obtusa*, de couleur vert. cryptique (Fig. 2).

FIG. 3. — Exemple d'un fruit cryptique (*Piper* sp. lianescent) présentant un changement de couleur au cours de la maturation: les infrutescences passent progressivement d'une couleur vert clair au stade immature (1) à vert foncé à maturité (4). Les feuilles insérées au niveau de chaque infrutescence subissent les mêmes modifications de couleur.



La seule espèce de couleur jaune, mesurée au cours de cette étude (*Astrocarion paramaca*, Fig. 4) montre une courbe de réflectance typique de cette couleur. La courbe monte brutalement à partir de 500 nm pour atteindre un pourcentage de réflectance important dans les longueurs d'onde supérieures.

Dans ces transitions entre rouge-orange-jaune, les courbes peuvent être considérées comme des filtres, avec le début de la pente déplacé progressivement vers les courtes longueurs d'onde. La conséquence en est à la fois une modification de la couleur et une augmentation de la luminosité, le jaune étant le plus lumineux.

À l'autre bout du spectre visible, se trouvent les fruits à prédominance bleue. Ces fruits sont assez rares. La courbe de réflectance de *Coccocypselum gulanensis* (Fig. 4) montre que la plus grande partie de la lumière réfléchi se situe dans les courtes longueurs d'onde avec un pic autour de 450 nm. La petite remontée de la courbe après 650 nm ne signifie rien, mais la présence d'un peu de lumière réfléchi vers 500 nm donne à ces fruits une teinte particulièrement vive.

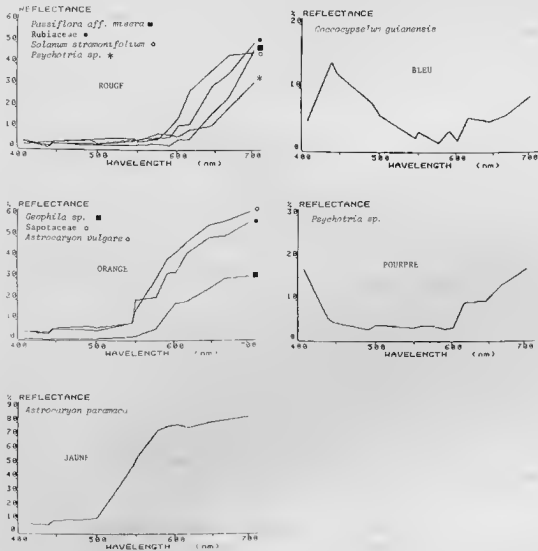
Toutes les courbes présentées ci-dessus peuvent être décrites par une réflectance principale dans une seule partie du spectre. Par contre, les fruits de couleur pourpre sont le résultat d'une réflectance à la fois dans les courtes (violet) et les grandes (rouge) longueurs d'onde. *Psychotria hoffmansii* en montre un exemple (Fig. 4). Le pourpre est complémentaire (additif) au vert et présente donc un très bon contraste spectral.

Les fruits de couleur noire ou blanche constituent un autre groupe de «couleurs» qui offre à la fois une différence spectrale mais surtout lumineuse avec le fond de feuillage. Le noir est le résultat d'une absorption importante de toutes les longueurs d'onde (*Kopsia* sp., *Ouratea* sp.) alors que le blanc (arille de *Protium* sp.) est, au contraire, le résultat d'une réflexion importante de toutes les longueurs d'onde (Fig. 5). La courbe de réflectance du fruit de couleur grise (*Heisteria* sp., non illustré) se situe entre les deux. Les fruits de ces

couleurs possèdent souvent d'autres propriétés morphologiques qui accentuent leur contraste (voir plus loin).

Les fruits de couleur marron montrent, comme les précédents, une courbe de réflectance très large (*Licania sp.*, *Protium sp.*, Fig. 5). Ce sont en fait des rouges, oranges ou verts désaturés et dont la réflectance est relativement réduite. Selon le degré de saturation et d'autres caractéristiques morphologiques, les fruits marron peuvent être soit cryptiques, soit contrastés.

Fig 4. — Les fruits dont la coloration contraste avec celle du feuillage présentent une réflectance dans la partie du spectre autre que le vert. Les courbes de réflectance correspondant aux couleurs jaune, orange et rouge montrent une transition progressive vers les grandes longueurs d'onde. Les fruits bleus, assez rares, montrent une réflectance dans les courtes longueurs d'onde. La couleur pourpre est le résultat d'une réflectance à la fois dans le bleu violet et dans le rouge.



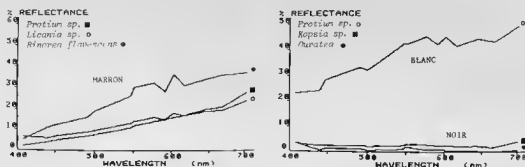
DISCUSSION

Consommation des fruits

Les observations sur la consommation et la dispersion des graines de certains fruits analysés ici ont été présentées ailleurs (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; CHARLES-DOMINIQUE et COOPER, ce volume). Nous ne ferons qu'un bref résumé des quelques tendances qui semblent se dégager des observations en cours.

Les fruits de coloration cryptique sont, pour la plupart, ou bien consommés par des vertébrés disséminateurs nocturnes, et en particulier les chauves-souris, ou alors ne dépendent pas d'un disséminateur animal (autochorie ou anémochorie). Parmi les fruits consommés par les chauves-souris, tous sans exception sont de coloration cryptique. Certains dégagent une odeur particulière à maturité (*Piper spp.*, *Vismia spp.*) qui peut constituer un signal attractif. Il n'est d'ailleurs pas exclu que les chauves-souris frugivores Phyllostomatidae utilisent l'écholocation pour détecter certains fruits mûrs.

FIG 5. — Couleurs de fruits avec une courbe de réflectance très large: alors que les noirs absorbent toute la lumière de façon non sélective, les fruits de couleur blanche réfléchissent toutes les longueurs d'onde. Un fruit de couleur marron correspond en fait à des rouges ou oranges désaturés.



Nos observations sur les fruits caractérisés par un contraste spectral avec l'environnement montrent qu'ils sont consommés principalement par les animaux diurnes: oiseaux, singes et écureuils.

Ces différences dans la sélection du fruit selon la couleur sont particulièrement nettes chez les Solanaceae. Toutes les espèces de coloration cryptique du genre *Solanum* (*S. surinamensis*, *S. rugosum*, *S. asperum*, *S. velutinum*, *S. subinerme*) sont consommées presque exclusivement par les chauves-souris (genres *Carollia*, *Sturnira*). Par contre, sur le même terrain d'étude, les deux espèces qui changent de coloration à maturité, *S. stramonifolium*, orange-rouge et *S. argenteum*, violacée, sont consommées exclusivement par les oiseaux. La même situation existe chez les espèces de *Cecropia*: *C. sciadophylla*, de couleur orange est consommée par les oiseaux tandis que *C. palmata* et *C. obtusa* (verts) sont consommées par les chauves-souris du genre *Artibeus*. Cette dernière espèce de *Cecropia* est d'ailleurs exploitée en partie par les oiseaux (17 % du total) mais seulement après que les chauves-souris aient entamé les infrutescences mûres, ce qui modifie leur morphologie.

Cette distinction entre fruits cryptiques — consommation nocturne, et fruits contrastés — consommation diurne, doit être envisagée seulement d'un point de vue relatif. En effet, certains fruits colorés (Sapotaceae) sont mangés par le Kinkajou nocturne, et un faible pourcentage de la consommation de certains fruits cryptiques est dû aux oiseaux. Les singes incluent régulièrement dans leur régime des fruits à tendance cryptique (*Inga spp.*) et certaines espèces (*Chiropotes*, *Pithecia*) consomment une proportion importante de graines provenant de fruits immatures et dont la coloration est encore cryptique (MITTERMEIER et ROOSMALEN, 1981).

Vision

A cette dichotomie entre fruits cryptiques et fruits colorés correspond la dichotomie entre les capacités du système visuel des vertébrés frugivores nocturnes et celle des frugivores diurnes. Chez les premiers, seules les différences de luminance peuvent être discriminées, tandis que chez les seconds, les différences à la fois spectrales et de luminance interviennent dans la discrimination de l'objet par rapport au fond (TANSLEY, 1965). Cependant, l'efficacité lumineuse de l'œil nocturne à bâtonnets et la discrimination spectrale d'un œil diurne à cônes, varient selon la partie du spectre (Fig. 6).

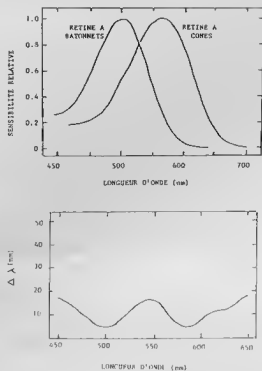
Pour une rétine à bâtonnets, la sensibilité maximale est située à 500 nm. La vision est beaucoup moins efficace dans les courtes longueurs d'onde, et les rouges au-delà de 650 nm n'ont que peu d'effet.

La capacité de discrimination spectrale entre deux longueurs d'onde proches est illustrée pour un Primate (JACOBS *et al.*, 1981). La meilleure discrimination se trouve dans la partie bleu-vert du spectre (490 nm) et dans la partie orange (580 nm). L'efficacité de la discrimination qui diminue aux deux extrémités du spectre est également diminuée dans la région mi-spectrale pour les couleurs vertes (550 nm). Les oiseaux diurnes montrent une courbe de discrimination semblable (HAMILTON et COLEMAN, 1933). La connaissance des caractéristiques visuelles de chaque groupe de vertébrés frugivores permet une meilleure interprétation de la signification des courbes de réflectance des fruits.

L'effet cryptique qui diminue la probabilité de détection par rapport au fond pour un animal diurne est le résultat de plusieurs facteurs. Les courbes de réflectance des fruits mûrs et des feuilles à proximité ne diffèrent que dans les niveaux de luminance (voir *Solanum rugosum* et *Vismia guianensis*, Fig. 1). La qualité

FIG 6. (en haut) — Sensibilité relative d'une rétine à bâtonnets et d'une rétine à cônes en fonction de la longueur d'onde. Le pic de sensibilité d'une rétine à cônes est déplacé vers 550 nm.

(en bas). — Discrimination spectrale typique des oiseaux et primates diurnes. La meilleure discrimination entre deux couleurs proches se fait dans la zone de 490 nm (bleu-vert) et dans celle de 580 nm. Cette discrimination est diminuée pour les couleurs vertes, autour de 550 nm.



chromatique de la couleur est exactement la même. Lorsque le pic de réflexion a une forme légèrement différente pour les fruits ou pour les feuilles (voir *Solanum surinamensis* et *Solanum velutinum*, Fig. 1), ce pic étant situé autour de 550 nm, il se trouve donc dans la région du spectre où les oiseaux et les Primates montrent une discrimination spectrale relativement diminuée. Ce camouflage est en outre accentué par le fond lumineux de la forêt, dont la courbe de réflectance est très semblable. Dans les cas où les courbes de réflectance des fruits immatures sont identiques, une discrimination entre elles, basée uniquement sur des paramètres colorés est d'ailleurs exclue.

Les fruits de coloration contrastée présentent des propriétés inverses. Les fruits et les feuilles peuvent réfléchir la même quantité de lumière, mais dans des parties différentes du spectre. Les fruits de coloration contrastée montrent une réflectance soit dans les courtes longueurs d'onde (bleu), soit dans les longueurs d'onde élevées (jaune, orange, rouge), soit dans les deux (pourpres). Toutes ces couleurs contrastent avec celles des feuilles dont la courbe de réflectance se situe dans le vert. Si ces différences spectrales permettent aux animaux diurnes de repérer les fruits, pour les animaux nocturnes, au contraire, le contraste peut être diminué. Ceci serait le cas par exemple si l'énergie réfléchi par un fruit rouge avait la même efficacité pour la rétine que l'énergie réfléchi par le feuillage vert. Ce point sera examiné plus en détail ailleurs.

Caractéristiques morphologiques et maturation: autres caractéristiques visuelles

D'autres caractéristiques morphologiques de la plante contribuent soit à augmenter le contraste visuel, soit à le diminuer. Pour les fruits de type cryptique, certains de ces aspects ont déjà été discutés. En ce qui concerne les fruits de coloration contrastée, le potentiel de visibilité du stimulus peut être la résultante de plusieurs facteurs:

1) Taille des fruits

L'importance de la taille du fruit a déjà été signalée par SNODDERLY (1979). En effet, un fruit de taille importante est en principe plus visible qu'un fruit de petite taille. Cependant, pour les fruits de petite taille, la formation de grappes composées (*Smilax*, par exemple) peut être un moyen d'augmenter leur visibilité.

2) Modifications morphologiques

Des modifications morphologiques observées chez certaines espèces au cours de la maturation, avec ou sans changement de la couleur, peuvent accentuer le signal visuel du fruit.

a) Un exemple de modification sans changement significatif de la couleur existe chez *Cecropia sciadophylla*, chez qui les infrutescences subissent un gonflement à la maturité. Ce caractère visuel semblerait être utilisé par des oiseaux qui consomment les fruits à ce moment précis. Un changement morphologique peut aussi être provoqué par l'action d'autres consommateurs (*C. obtusa* — CHARLES-DOMINIQUE et COOPER, ce volume).

b) La déhiscence est un autre type de modification morphologique qui agit de plusieurs façons. L'ouverture du fruit à maturité peut faire apparaître brutalement une graine ou un arille chez un fruit qui auparavant était de coloration cryptique. Un contraste peut être établi soit par un effet lumineux (arille blanc chez certains *Prothum*, Burceraceae, ou *Swartzia*, Caesalpinaceae), soit par une différence spectrale (arille rouge chez *Virola spp.*, Myristicaceae). Généralement, les parties comestibles deviennent accessibles après la déhiscence d'une coque dure. Un cas particulier existe chez *Bocoa prouacensis*, Caesalpinaceae, chez qui la graine est suspendue sous la masse du feuillage par un pédoncule pouvant atteindre 1 mètre de long.

3) Polychromie

La polychromie est un moyen très efficace d'augmenter la visibilité du stimulus par association de deux ou plusieurs couleurs. Le contraste spectral peut impliquer une ou plusieurs parties du spectre et peut être la résultante de plusieurs mécanismes.

a) Dans certains cas, la déhiscence d'un fruit déjà coloré expose à l'ouverture d'autres parties colorées. C'est le cas de certaines Burceraceae du genre *Protium*, à coque rouge et arille blanc, *Renealmia* (Zingiberaceae) dont l'extérieur du fruit est rouge et l'intérieur orange avec des graines noires. Enfin, signalons *Pithecellobium spp.* (Mimosaceae) dont la gousse est rouge sur sa partie supérieure, jaunâtre sur sa partie inférieure et qui, à la déhiscence, expose des graines violettes et blanches, sur un fond orange vif.

b) D'autres parties non comestibles de la plante peuvent aussi s'ajouter pour créer un stimulus polychrome, et ainsi attirer l'attention du disséminateur. Chez *Heisteria sp.* (Olacaceae), le fruit gris bleu est entouré par des bractées rouge vif. Au stade immature, les bractées et le fruit sont de coloration verte. Le support des fruits peut également être coloré. Par exemple, *Miconia ceramcarpa* (Melastomaceae) porte des fruits bleutés sur des tiges rouge orange; *Ouatea spp.* (Ochnaceae) a des fruits bleu noir sur un pédoncule rouge. Dans ces cas, les fruits ont un spectre de réflectance qui se situe dans les courtes longueurs d'onde, alors que le support ou les bractées sont situés dans les grandes longueurs d'onde.

c) Les modifications de la couleur subies au cours de la maturation constituent encore un autre moyen de produire un stimulus polychrome. Chez *Desmoncus sp.* (Palmeaceae), la maturation du fruit passe par différents stades de couleur. Sur une même grappe portant environ cinquante fruits, on peut en observer certains qui sont immatures (verts), d'autres en cours de maturation (jaunes, oranges) et d'autres enfin qui sont mûrs (rouges). Ce stimulus multicolore est très visible à distance. Les modifications de couleur allant progressivement du jaune au rouge concernent la même partie du spectre.

4) Fruits immatures colorés

Une autre catégorie concerne certaines espèces dont les fruits immatures montrent déjà une coloration contrastée. A maturité, ces fruits prennent une couleur différente qui est souvent le résultat d'un changement total du spectre. En outre, la maturation est étalée dans le temps, de telle sorte que des fruits mûrs et des fruits immatures peuvent être observés ensemble. C'est le cas d'*Heliconia sp.* (Musaceae) chez qui les fruits immatures jaunes se trouvent à côté de fruits mûrs bleu foncé. Chez *Miconia ceramcarpa*, les fruits mûrs sont bleutés et les fruits immatures oranges, tandis que chez *Psychotria sp.* (Rubiaceae), les fruits immatures sont rouges et deviennent pourpres à maturité, par addition d'une composante bleue.

Cette coloration précoce permet un premier repérage à distance, suivi par un choix du fruit mûr à proximité.

Enfin, l'existence chez la plante d'une couleur contrastée des fruits immatures, des tiges ou des bractées, pose un problème particulier. Dans les deux cas, le mécanisme est semblable, c'est-à-dire qu'à la couleur des fruits mûrs se rajoute une couleur supplémentaire. La fonction de cette signalisation spectrale contrastée avant la maturité peut être liée à la localisation à distance d'une source potentielle de nourriture. Ces espèces possèdent d'ailleurs souvent les caractéristiques communes suivantes: présence d'une couleur avant la maturation des fruits, maturation étalée dans le temps, plantes pionnières (HALLE *et al.*, 1978), fruits consommés par des oiseaux. Les exemples les plus frappants existent chez *Heliconia spp.*, *Palicourea spp.* et certains *Miconia*.

Ce principe de signalisation est probablement analogue à celui décrit par STILES (1982) sous le nom de «fruit flags». Dans le cas cité par cet auteur, il s'agit de certaines plantes des régions tempérées dont les feuilles développent en automne une couleur rouge précoce qui, au milieu de la végétation environnante encore verte, signale aux oiseaux migrateurs la présence de fruits.

Influence de l'environnement

Les facteurs sélectifs exercés mutuellement entre la plante et l'animal sont des variables de type dépendant puisqu'une variation chez l'un influence l'autre en retour. En revanche, l'environnement physique est une variable indépendante puisqu'elle n'est pas modifiée par la population biologique sur laquelle elle agit (SMITH,

1975). Bien que la lumière qui provient de la source solaire soit indépendante, la canopée de la forêt agit comme un filtre qui modifie la quantité et la qualité de la lumière disponible dans le sous-bois (COOPER, en prép.). Dans quelle mesure les modifications de ces conditions lumineuses peuvent-elles influencer la perception? Autrement dit, cette influence détermine-t-elle en partie la répartition spatiale des couleurs selon les conditions lumineuses particulières à chaque biotope? Malgré le nombre d'échantillons limité dont nous disposons actuellement, certaines corrélations sont néanmoins suggérées.

Les fruits ayant une composante bleue dans leur spectre de réflectance se trouvent toujours dans des zones à luminosité élevée (découverts, chablis, bord de forêt ou de rivière, etc.). Cette répartition peut être liée au fait que le système de cônes sensibles à la lumière bleue demande, pour fonctionner, beaucoup plus d'énergie lumineuse (environ 100 fois plus) que les cônes «rouges» ou «verts» (ZRENNER et GOURAS, 1981). D'ailleurs, pour l'homme, à faibles niveaux lumineux, les bleus ont tendance à être perçus comme des noirs (SEGUY, 1936).

Les fruits noirs sont également typiques des milieux ensoleillés; ils donnent un effet de contraste causé par la réflectance spéculaire. Ces fruits ont le plus souvent une surface très lisse qui réfléchit la lumière; le reflet obtenu forme une tache blanche brillante qui crée ainsi un contraste lumineux très accentué.

Dans les milieux plus sombres, on peut constater l'inverse: en sous-bois de forêt mature, les fruits de couleur jaune sont assez fréquents. La réflectance importante associée à cette couleur contribue à augmenter leur visibilité dans cet environnement lumineux plus sombre. Il semblerait que ce soit le même phénomène qui se manifeste pour les fruits qui ont un arille blanc visible après déhiscence du fruit.

Les fruits de couleur orange ou rouge sont très communs dans des milieux assez différents. Pour ces fruits, comme pour ceux présentant d'autres couleurs, il est encore prématuré de tirer des conclusions.

Ce problème mérite d'être examiné plus en détail. En effet, l'existence d'une telle répartition sélective en fonction des conditions lumineuses ambiantes particulières viendrait renforcer l'idée d'une évolution mutuelle entre les caractéristiques de pigmentation des fruits et la physiologie de la vision des couleurs chez les vertébrés consommateurs.

BIBLIOGRAPHIE

- CHARLES-DOMINIQUE (P.) et COOPER (H. M.). — Frugivorie et transport des graines de *Cecropia* par les Chauves-souris en Guyane, (ce volume).
- CORNER (E. J. H.), 1949. — The Durian theory of the origin of the modern tree. *Ann. Bot.*, 13: 367-414.
- GOURAS (P.) et ZRENNER (E.), 1981. — Color vision: A review from a Neurophysiological perspective. In *Progress in sensory physiology* I, H. AUTRUM *et al.*, (eds.), Springer Verlag Berlin, pp. 139-179.
- HALLÉ (F.), OLDEMAN (R. A. A.) et TOMLINSON (P. B.), 1978. — Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer Verlag, 441 p.
- HAMILTON (W. F.) et COLEMAN (T. B.), 1933. — Trichromatic vision in the pigeon as illustrated by the spectral discrimination curve. *J. Comp. Psychol.*, 15: 183-191.
- HLADIK (C. M.) et HLADIK (A.), 1967. — Observations sur le rôle des primates dans la dissémination des végétaux de la forêt gabonaise. *Biol. Gabon.*, 3: 43-58.
- JACOBS (J. H.), BOWMAKER (J. K.) et MOLLON (J. D.), 1981. — Behavioral and microspectrophotometric measurements of color vision in monkeys. *Nature*, 292: 541-543.
- MAVAUD (N.), 1928. — La propagation du gui par les oiseaux. *R.F.O.*, 235:1-8.
- McKEY (D.), 1975. — The ecology of coevolved seed dispersal systems. In *Coevolution of Animals and Plants*, L. E. GILBERT et P. H. RAVEN (eds.), Univ. of Texas Press, Austin, pp. 59-191.
- MITTERMEIER (R. A.) et VAN ROOSMALEN (M. G. M.), 1981. — Preliminary observations on habitat utilization and diet in

- eight Surinam Monkeys. *Folia Primatol.*, 36: 1-39.
- PUL (L. van der), 1957. — The dispersal of plants by bats. *Acta Bot. Neerlandica*, 6: 291-315.
- 1969. — Principles of dispersion in higher plants. Springer Verlag Berlin.
- SEGUY (E.), 1936. — Code universel des couleurs. Lechevalier, Paris.
- SELIGER (H. H.) et McELROY (W. D.), 1965. — Light: Physical and biological action. Academic Press, New York, 388 p.
- SMITH (C. C.), 1975. — The coevolution of plants and seed predators. In *Coevolution of Animals and Plants*, L. E. GILBERT et P. H. RAVEN (eds.), Univ. of Texas Press, Austin, pp. 53-77.
- SMYTHE (N.), 1970. — Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Amer. Nat.*, 104: 25-35.
- SNOW (D. W.), 1971. — Evolutionary aspects of fruit eating by birds. *Ibis*, 113: 194-202.
- SNODDERLY (D. M.), 1978. — Eggshell removal by the laughing gull (*Larus atricilla*) normative data and visual preference behaviour. *Anim. Behav.*, 26: 487-506.
- 1979. — Visual discriminations encountered in food foraging by a neotropical primate: implications for the evolution of color vision. In *The Behavioral significance of color*, E. H. BURTT (ed.), Garland STPM Press, New York, pp. 239-287.
- STILES (E. W.), 1982. — Fruit flags: two hypothesis. *The American Naturalist*, 120: 500-509.
- TANSLEY (K.), 1965. — *Vision in Vertebrates*, Cox-Wyman, London, 132 pp.
- WRIGHT (W. D.), 1969. — The measurement of color. Van Nostrand, New York.
- ZRENNER (E.) et GOURAS (P.), 1981. — Characteristics of the blue sensitive cone mechanism in primate retinal ganglion cells. *Vis. Res.*, 21: 1605-1609.

FRUGIVORIE ET TRANSPORT DES GRAINES DE *CECROPIA* PAR LES CHAUVES-SOURIS EN GUYANE

Pierre CHARLES-DOMINIQUE et Howard M. COOPER

Laboratoire d'Ecologie générale du Muséum et ECOTROP (CNRS), 4 avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

SUMMARY

The consumption of fruits by diurnal or nocturnal vertebrates has been shown to be correlated with certain fruit characteristics. Fruits which remain green at maturity (cryptic) are consumed mainly by nocturnal vertebrates whereas fruits which contrast with the environment are eaten by diurnal vertebrates. As an example, species of the genus *Cecropia* have been analysed. *C. sciadophylla*, eaten mainly by birds, has pale orange colored fruits which at maturity change morphologically by swelling. In *C. obtusa* and *C. palmata* the infructescences are cryptically green colored and undergo no visual change at maturity. These last two species are mainly eaten by bats. The feeding behavior of *Artibeus lituratus*, principal consumer and seed disseminator of *C. obtusa*, has been studied using a new technique of radio telemetry and automatic data acquisition (micro-computer) in the forest. This method allowed a detailed description of the frequency of flights and feeding around the feeding sites. *A. lituratus* makes a large number of feeding flights per night (~ 40) correlated with a rapid digestive transit (five minutes). This type of feeding behavior implies that certain nutrients (sugars and amino acids) should be directly assimilated. Chemical analysis of *C. obtusa* has shown that this fruit contains at least 19 free amino acids (~ 2 mg/gm pulp, dry weight) and soluble sugars (~ 45 mg/gm pulp, dry weight). These characteristics of *C. obtusa* are discussed in terms of the coevolution of this fruit with dispersal of seeds by *A. lituratus*. The pattern of seed dispersal has been studied by collectors in different biotopes. Variations in dispersal between *C. obtusa* and *C. sciadophylla* are related to both the ecology of the two plant species and to the behavior of their principal dispersal agents, bats or birds.

Aussi bien en Afrique (ALEXANDRE, 1980; HLADIK, comm. pers.) qu'en Amérique du Sud (CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981; PRÉVOST, 1981), les forêts humides comportent un grand nombre d'espèces à fruits zoochores (de l'ordre de 70 %) et, pour la majorité des cas, ce sont des vertébrés, oiseaux et mammifères, qui interviennent dans la dissémination des graines. Les tailles et types morphologiques de ces fruits sont très diversifiés et, comme le montre D. SABATIER dans sa thèse (1983), de nombreux phénomènes de convergences ont abouti, souvent à partir d'organes différents, à la formation de structures analogues.

Si l'on considère les vertébrés non frugivores : folivores, granivores, insectivores ou carnivores, ils doivent, pour s'alimenter, faire face à des phénomènes défensifs d'ordres morphologiques, physico-chimiques et/ou comportementaux développés par les organismes végétaux ou animaux qui constituent leurs ressources alimentaires. La découverte et l'assimilation de leurs aliments ne peuvent se faire que par l'acquisition d'adaptations morphologiques, physiologiques et comportementales soumises à une pression sélective exercée par les organismes consommés, eux-mêmes évoluant sous la pression sélective de leurs prédateurs. La situation des vertébrés frugivores est fondamentalement différente, probablement du fait des «bénéfices réciproques» existant entre végétaux producteurs de fruits et vertébrés consommateurs, disséminateurs de

graines. Les parties comestibles des fruits entourant la ou les graines ne contiennent pratiquement jamais de substances toxiques (même dans des familles réputées dangereuses comme les Solanacées ou les Apocynacées) et, de façon générale, les fruits mûrs sont signalés par des signaux visuels et/ou chimiques facilitant leur repérage par un certain nombre de consommateurs. Cette situation est d'ailleurs analogue à celle qui existe entre les animaux nectarivores (insectes et quelques vertébrés) et les fleurs.

On se trouve donc en face de processus évolutifs pour lesquels les adaptations morphologiques et comportementales des vertébrés sont observables, tout comme le sont les réponses adaptatives des végétaux producteurs de fruits : morphologie, composition chimique, couleurs, situation spatiale, cycles phénologiques, etc. Ce schéma dont les premiers éléments ont été clairement formulés pour la première fois par CORNER (1949) sous le nom de «théorie du Durian» est cependant souvent utilisé de façon abusive pour tenter d'expliquer tous les phénomènes afférents à la frugivorie. Des observations de terrain, il apparaît que plusieurs systèmes différents ressortant du mutualisme plantes-animaux frugivores existent côte à côte dans un même écosystème, à des degrés de complexité différents, mais nombreuses sont les espèces animales «gravitant» autour de ces systèmes et il est souvent difficile de démêler le rôle qu'elles peuvent y jouer. En effet, les modalités de consommation des fruits ont une importance capitale sur le devenir des graines, et il est certain que les espèces animales détériorant les graines, les laissant tomber au pied de l'arbre ou bien même les disséminant dans des zones inadéquates aux conditions de germination de la plante ne pourront pas être considérées comme «partenaires» de ces espèces végétales. Une étude s'impose donc pour préciser l'impact des différentes espèces animales au sein de chaque système basé sur le mutualisme.

Nos observations se sont déroulées en Guyane française, dans une zone de forêt primaire, au kilomètre 15 de la piste de St. Elie (région de Sinnamary).

I. — LA CONSOMMATION DIURNE ET LA CONSOMMATION NOCTURNE DES FRUITS

Les fruits à pulpes comestibles revêtent des formes extrêmement variées et, pour la forêt guyanaise, sur près de 400 espèces, 21 classes de fruits ont pu être dégagées sur la base d'une classification morphologique fonctionnelle (SABATIER, 1983). Cependant, si l'on considère la coloration comme seul critère, deux catégories se dégagent :

- 1) les fruits qui, à maturité, changent de couleur, généralement par contraste par rapport au fond vert ;
- 2) les fruits qui, à maturité ne changent pas (ou peu) de couleur et sont «cryptiques» soit par rapport au fond vert du feuillage, soit par rapport aux autres fruits immatures (se reporter à l'article de H. M. COOPER et CHARLES-DOMINIQUE, ce volume).

Quand on sait que seuls certains vertébrés diurnes ont une bonne vision des couleurs et que le fonctionnement des cônes nécessite des fortes intensités lumineuses, on est tenté de faire le parallélisme entre ces deux catégories de fruits et les deux catégories de vertébrés frugivores : diurnes et nocturnes. En Guyane, les vertébrés frugivores¹ diurnes sont constitués, pour la majeure partie, par les Oiseaux (une dizaine de familles recouvrant une cinquantaine d'espèces dont les poids s'échelonnent de 10 à 50 g), les Primates (8 espèces), dans une moindre mesure, les Ecureuils (2 espèces) qui consomment plus de graines que de pulpe ; et quelques espèces terrestres qui consomment les fruits tombés au sol. Les vertébrés frugivores nocturnes sont constitués par des Chauves-souris Phyllostomatidés (une quinzaine d'espèces sur notre site d'étude), le kinkajou (*Potos flavus*, Procyonidé de 2 kg), les Marsupiaux (8 espèces plus ou moins frugivores) et quelques espèces terrestres. Ce sont probablement les oiseaux et les primates d'une part, et les chauves-souris et le kinkajou d'autre part qui ont le plus gros impact sur la dissémination des espèces à fruits à pulpes en forêt primaire.

L'hypothèse que les fruits colorés seraient davantage consommés par les vertébrés diurnes et les fruits de couleur verte à maturité davantage consommés par les vertébrés nocturnes, devait donc être testée bien que

¹ Ne sont considérés comme frugivores que les vertébrés consommateurs de pulpe. Les espèces s'attaquant aux fruits (immatures ou mûres) pour consommer la graine (perroquets, certains rongeurs...) sont considérées comme granivores.

plusieurs auteurs comme VAN DER PUL (1957, 1969) et SNOW (1971) aient déjà souligné cette dichotomie. Pour cela, nous avons sélectionné 7 espèces bien représentées dans un jeune recré de 6 ans (ARBOCEL)² dans lequel des frugivores de la forêt primaire viennent faire des incursions (ou s'implantent) pour se nourrir. Cette végétation pionnière représente un stade transitoire de la régénération forestière constituée en fait une situation simplifiée par rapport à la forêt primaire adjacente et ce sont pratiquement uniquement les oiseaux de petite à moyenne taille qui s'y nourrissent de jour et presque uniquement des chauves-souris de nuit. Pour ces 7 espèces végétales, nous avons sélectionné un certain nombre de plants portant des fruits et avons relevé par dessin et numérotage l'emplacement de chaque fruit sur certaines branches qui étaient vérifiées chaque matin et chaque soir. La durée des observations (notamment le matin) laissait le temps à quelques oiseaux de consommer certains fruits qui risquaient d'être comptabilisés avec la « prise de nuit » mais, même affectée de ce biais, la méthode permet d'avoir une assez bonne idée sur les modalités de consommation nocturne et diurne (Tab. I). Il faut souligner qu'à part *Loreya mespiloides* dont une partie des fruits tombe au sol ou certains sont ensuite consommés, la majeure partie des fruits des autres espèces sont mangés au fur et à mesure de leur maturation et que très peu tombent au sol (= maturation étalée dans le temps, propre à beaucoup d'espèces pionnières visitées quotidiennement par leurs consommateurs). Sur le tableau I, nous avons indiqué par le symbole «0» les fruits dont la maturation était accompagnée par l'émission d'une odeur, «C» d'un changement de coloration et «F» d'une modification morphologique (cas du *Cecropia sciadophylla*). Ces données chiffrées ont été complétées par des observations sur l'alimentation des oiseaux et des chauves-souris montrant de façon claire qu'également sur d'autres espèces comme *Vismia sessilifolia*, *V. latifolia* (Clusiacées), *Solanum asperum*, *S. surinamensis*, *S. subinerme* (Solanacées), *Piper sp.* 2 arbuste (Piperacée), les fruits verts à maturité étaient principalement consommés par les chauves-souris alors que pour *Isertia coccinea*, *I. spiciformis*, *Palcourea guianensis*, *P. quadrifolia* (Rubiacées), *Solanum argenteum* (Solanacée), *Miconia spp.* (Melastomacées) dont les fruits changent de couleur à maturité, les oiseaux sont les consommateurs principaux.

TABLEAU I. — Disparition diurne et nocturne des fruits de 7 espèces pionnières.

N = nombre de pieds suivis, N' = nombre de fruits ou d'infrutescences disparus, O = signal odorant à maturité, F = signal morphologique à maturité, V = changement de couleur à maturité.

	N	N'	Signal de maturation	% disparition diurne	% disparition nocturne
<i>Vismia guianensis</i> Clusiacées	2	79	0	3	97
<i>Piper sp.</i> Piperacées	3	31	0	6	94
<i>Solanum rugosum</i> Solanacées	5	233	0	6	94
<i>Cecropia obtusa</i> Moracées	7	60	0 (+F)	17	83
<i>Cecropia sciadophylla</i> Moracées	3	15	F	100	0
<i>Loreya mespiloides</i> Melastomacées	3	37	V + 0	43	57
<i>Miconia surinamensis</i> Melastomacées	3	73	V	85	15

² Il s'agit de la parcelle expérimentale ARBOCEL de 500 × 500 m coupée en forêt primaire et laissée en régénération spontanée (SARRAILH, 1980; DE FORESTA, 1981).

Ces différentes espèces plus celles du Tableau I constituent environ 70 % de la végétation d'ARBOCEL (PREVOST, 1979). Cependant, par les mesures biquotidiennes (Tabl. I) on s'aperçoit que les fruits restant verts à maturité, bien que consommés en priorité de nuit, sont également consommés en petite partie par les oiseaux. Ces derniers sont souvent obligés, pour reconnaître les parties mûres, de les tester en les tâtant du bec (cas de *Ramphocelus carbo* vis-à-vis de *Solanum rugosum* et *Piper sp.* 1) ou bien de se fonder sur des repérages visuels autres que la couleur (cas des *Cecropia*).

Nous nous sommes particulièrement intéressés au genre *Cecropia* qui occupe une place importante dans les cycles de la régénération forestière en Guyane.

II. — LES *CECROPIA* ET LEURS CONSOMMATEURS DE FRUITS

Sur notre terrain d'étude, deux espèces, *C. sciadophylla* et *C. obtusa*, entrent en compétition pour la colonisation des chablis et des reclus (PREVOST, 1982). L'espèce *C. sciadophylla* a des infrutescences (4 à 6 doigts) portées par un court pédoncule, les parties comestibles étant directement accessibles à partir des gros pétioles ou des digits eux-mêmes (Fig. 1). Sans qu'il y ait changement de la coloration, à maturité, les parties comestibles, sur chaque digit augmentent de volume et se décollent de l'axe rigide. Ce sont ces parties plus ou moins « gonflées » que les oiseaux viennent consommer. Nous n'avons jamais vu de chauves-souris prélever les fruits de *C. sciadophylla*.

Pour l'espèce *C. obtusa*, les digits, au nombre de quatre, sont portés par un long pédoncule et pendent hors de portée des pétioles. La maturation des digits est progressive, commençant par l'extrémité qui ne se déforme que faiblement. Les oiseaux qui viennent s'en nourrir (*Thraupis spp.*, *Ramphocelus carbo*, *Pteroglossus spp.*, etc.) s'attaquent presque toujours aux infrutescences déjà entamées par les chauves-souris la (ou les) nuits précédentes (ce qui constitue alors un repère visuel); ils le font d'ailleurs surtout en fin d'après-midi. Par contre, de nuit, les chauves-souris commencent par quelques tours rapides en vol autour de l'arbre en fruit puis, par une montée en chandelle, elles viennent happer en une fraction de seconde un morceau d'infrutescence mûre qu'elles emportent plus loin. Ce comportement fait penser à un repérage olfactif³. Un digit entamé par son extrémité est généralement consommé en trois à quatre jours par petits fragments de 3 à 6 cm de longueur.

Signalons qu'une troisième espèce, *Cecropia palmata*, colonise actuellement, à partir de la région côtière, les bordures de la piste de St. Elie; les individus producteurs de fruits les plus proches de la parcelle d'étude ARBOCEL sont à 3 km, au kilomètre 11. Cette troisième espèce présente les mêmes caractéristiques que *C. obtusa*, à part des pédoncules encore plus longs et une maturation des fruits, semble-t-il moins étalée dans le temps, ce qui provoque des concentrations de chauves-souris plus importantes (jusqu'à une cinquantaine) autour du même arbre porteur dans la première heure de la nuit. Les mêmes espèces d'oiseaux consomment également quelques fragments d'infrutescences en fin de journée.

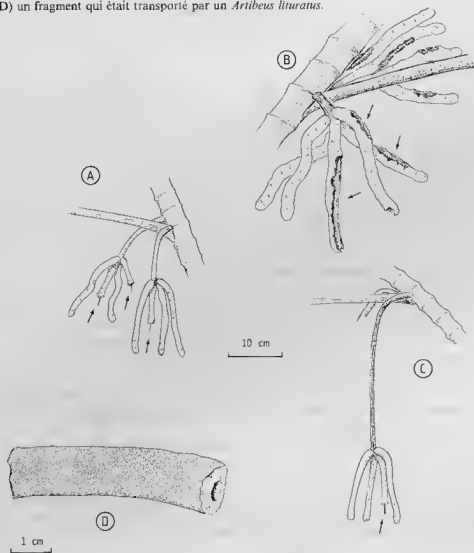
III. — LA CONSOMMATION DES FRUITS DE *CECROPIA OBTUSA* PAR LES CHAUVES-SOURIS

Sur la zone d'étude, 83 % des infrutescences de cette espèce disparaissent de nuit dans des zones où seules les chauves-souris sont susceptibles d'intervenir. Cependant, dans des zones à végétation plus ancienne et plus diversifiée, d'autres frugivores nocturnes (Kinkajou, Marsupiaux...) ont été vus mangeant des fruits de *Cecropia obtusa*, mais leur impact reste faible par rapport à celui des chauves-souris qui, par le vol, accèdent rapidement aux parties mûres.

³ A maturité, l'infrutescence de *Cecropia obtusa* dégage, surtout quand on la triture, une odeur très proche de celle de la baie du mûrier blanc (*Morus*).

Pour les 25 espèces de Phyllostomatidés recensées (dont 15 sont frugivores), 83 % des captures au filet (N = 717) concernaient trois espèces frugivores: *Carollia perspicillata* (350, soit 50 %), *Sturnira lillium* (123, soit 17 %) et *Artibeus lituratus* (52, soit 7 %) et une espèce frugivore-nectarivore-pollinivore: *Glossophaga soricina* (61, soit 8 %). L'examen de 212 fèces des trois premières espèces a révélé la présence de graines de *Cecropia obtusa* dans 10 cas sur 19 pour *Artibeus lituratus*, 1 cas sur 41 pour *Sturnira lillium* et jamais sur les 152 échantillons de *Carollia perspicillata* examinés. D'autre part, sur les 43 échantillons issus des autres espèces frugivores, qui sont moins abondantes, un seul (*Vampyrops helleri*) contenait des graines de *Cecropia obtusa*. Ces données, plus celles venant d'observations directes très nombreuses, montrent qu'*Artibeus lituratus* est, dans notre secteur, le principal consommateur de fruits de *Cecropia obtusa*: ses alarmes, émises dans le registre audible, sont facilement reconnaissables, ainsi que son vol et les observations par radio tracking ont permis de les suivre avec précision autour des *C. obtusa* en fruit (voir FLEMING *et al.*, 1977; FLEMING et HEITHAUS, 1981; MORRISON, 1978, 1980; HEITHAUS, 1982; HEITHAUS et FLEMING, 1978; HEITHAUS *et al.*, 1975... pour le comportement de dissémination d'espèces pionnières par des chauves-souris néotropicales).

FIG 1. — Infrutescence de *Cecropia* spp. Les parties mûres prélevées par les vertébrés (flèches) sont situées aux extrémités des digits — *C. obtusa* (A); *C. palmata* (C) — accessibles par le vol alors qu'elles sont situées à des emplacements plus variables chez *C. sciadophylla* (B). Chez *C. obtusa*, la partie mûre se décolle de l'axe et peut être détachée d'une faible traction: en (D) un fragment qui était transporté par un *Artibeus lituratus*.



1. — Comportement alimentaire d'*Artibeus lituratus*

Artibeus lituratus est une chauve-souris d'assez grande taille : avant-bras de 60 à 68 mm et poids de 40 à 80 g. Relativement abondante, elle est cependant difficile à capturer au filet car elle vole assez haut, souvent au-dessus de la végétation, faisant des «piqués» ou des cercles au niveau des arbres émergents porteurs de fruits. Son vol assez lourd ne permet pas un passage facile dans la végétation dense comme c'est le cas pour les espèces frugivores plus petites, *Sturnira lillium* et *Carollia perspicillata*. Les *Artibeus lituratus* ne descendent dans le sous-bois que pour rejoindre la zone où elles vont se poser pour consommer les fruits qu'elles ont cueillis en vol. Par la méthode du radio-tracking, nous avons pu déterminer les zones qui, en forêt primaire, sont le plus souvent situées sous le couvert de palmiers où l'espace peu encombré facilite le vol. Ces zones sont toujours à 20-30 m d'un chablis qui offre une voie de passage entre le sous-bois et le dessus de la forêt (17 observations d'emplacements en forêt primaire). C'est le plus souvent entre 3 et 6 m de hauteur, sous une feuille de palmier «isolée» du reste de la végétation que les *Artibeus lituratus* viennent se pendre pour consommer les fruits ou pour se reposer. De là, elles peuvent surveiller l'environnement et s'enfuir par un vol plongeant au moindre danger. Quand elles vont s'alimenter dans les zones de forêt secondaire, par exemple la parcelle d'étude ARBOCEL, après avoir saisi un fragment d'inflorescence de *C. obtusa* dans la gueule, elles vont rejoindre un abri situé entre 100 et 300 m de l'arbre soit en forêt primaire (dans la bordure), soit en forêt secondaire. Dans ce cas, l'abri correspond à la même situation qu'en forêt primaire, c'est-à-dire sous le couvert d'une végétation épaisse, après une branche fine «isolée» du reste de la végétation (souvent dans les layons passant sous une voûte de végétation épaisse — 7 observations sur 10 à ARBOCEL). Nous appellerons ces abris «gîtes d'alimentation».

Quand ils viennent se nourrir des fruits de *C. obtusa* sur la parcelle d'ARBOCEL, les *Artibeus l.* sont très nombreux, convergeant de la forêt primaire dans un rayon d'au moins 2-3 km, en particulier en saison sèche quand les fruits sont rares en forêt primaire et que la fructification des *Cecropia o.* est importante. Dans ce cas, les 9 individus que nous avons suivis par radio-tracking dans ce secteur avaient chacun un seul gîte d'alimentation pendant toute la durée de fonctionnement de l'émetteur radio (8 à 14 jours). Des observations d'*Artibeus l.* en chassant un autre tout en faisant des vols en cercle avant de replonger dans la végétation font penser à une compétition pour ces lieux de repos nécessaires à la consommation des fruits. Par contre, en forêt primaire où la population est généralement plus disséminée, 4 à 14 individus suivis en saison des pluies entre mars et avril 1983 avaient, par zone d'activité, entre 2 et 4 gîtes d'alimentation chacun. Pendant cette période, les arbres porteurs de fruits étaient très abondants, les *Artibeus l.* pouvaient se nourrir sans avoir à faire de grands déplacements à partir du gîte, et, en l'absence de fortes concentrations autour d'un pôle d'attraction, elles devaient trouver suffisamment d'emplacements favorables libres.

En forêt primaire, les fruits consommés sont d'un type particulier: grosse graine ou gros noyau entouré d'une pulpe juteuse couverte d'un épiderme mince de couleur vert à gris vert: *Symphonia globulifera* (Clusiaceae), *Parinari spp.*, *Licania spp.*, *Couepia spp.* (Chrysobalanaceae), *Dipteryx odorata* (Légumineuse).

Dans certains cas (*Swarzizia panacoca*, Cesalpiniaceae), l'arille n'entoure qu'une faible partie de la grosse graine qui pend par son funicule de la gousse déhiscente. Ce sont ces graines nettoyées de leur pulpe que l'on retrouve sous les gîtes d'alimentation dans un rayon de 200 à 300 m autour de l'arbre porteur, parfois même dans la zone d'ARBOCEL qui se trouve ainsi ensémentée en espèces de la grande forêt (voir GREENHALL, 1965; VASQUEZ-YANES *et al.*, 1975; JANZEN *et al.*, 1976; HEITHAUS, 1982 pour d'autres espèces de Phyllostomatidés à comportement identique).

Sur ARBOCEL ou les bordures de la piste de St. Elie, vieille de huit ans, les *Artibeus lituratus* n'exploitent que *Cecropia obtusa*. A chaque vol, ils prélèvent un fragment de l'inflorescence (Fig. 1) et vont le manger au gîte d'alimentation. Quatre fois, nous avons pu capturer au filet des *A. lituratus* portant un fragment d'inflorescence qui pesait 3,9; 4,6; 4 et 1,9 g chacun, ce qui fait une moyenne de 3,6 g et 665 graines par repas. Le fragment est avalé avec toutes ses graines; il est peu mastiqué et son aspect change très peu après le transit digestif. Cependant, les substances qui maintenaient la cohésion des graines et de la pulpe perdent leur

propriété si bien que pendant leur chute, après défécation, les graines s'éparpillent et arrivent au sol sur une traînée d'environ 30 cm à 4 m de long et 5 cm à 30 cm de large selon la hauteur du vol. Dans les collecteurs, nous avons recueilli en moyenne 25 graines par fèce (max. 108, min. 3) mais la totalité d'une fèce n'est pas forcément recueillie à chaque fois dans le collecteur (voir plus loin).

TABLEAU II — Rythme d'activité d'une femelle *Artibeus lituratus* suivie par radio-télémetrie sur ARBOCEL où elle venait se nourrir de *Cecropia obtusa*.

Date (1982)	Heure d'arrivée ARBOCEL	Heure départ ARBOCEL	Durée séjour ARBOCEL	Nombre de vols	Total temps en vol	Durée des vols			
						Moy.	Ecart type	Max.	Min.
24/09	18h46'	2h32'	7h46'	54	1h 10'30"	1'18"	2'6"	15'0"	30"
25/09	18h46'	5h41'	10h55'	53	1h 19'20"	1'30"	1'20"	6'30"	20"
26/09	18h45'	4h55'	10h10'	47	1h 27'30"	1'52"	2' 8"	13'30"	30"
27/09	18h44'	3h36'	7h52'	30	1h 04'00"	2'08"	2'26"	14'	50"
28/09	19h01'	5h10'	10h09'	43	1h 23'20"	1'56"	2'50"	18'	30"
29/09	19h01'	5h16'	10h15'	36	1h 15'10"	2'05"	1'01"	5'	40"
30/09	19h01'	5h33'	10h32'	32	1h 7'40"	2'07"	1'35"	8'30"	30"
01/10	18h57'	5h25'	10h28'	27	1h 4'50"	2'03"	1'48"	8"	30"
02/10	18h47'	5h16'	10h29'	40	2h 10'50"	3'16"	7'09"	43'	30"
03/10	18h45'	5h05'	10h20'	34	1h 6'10"	1'57"	0'53"	3'30"	50"
04/10	18h54'	5h12'	10h18'	39	1h 14'30"	1'55"	0'53"	5'30"	30"
				N = 435	51 220" 14h 13'40"	117,7" 1'58"	168" 2'48"	43'00"	0'30"
Moy.				40/ nuit	4656" 1h 17'36"	1'58"	2'48"		

2. — Rythme d'activité d'*Artibeus lituratus*

Le rythme d'activité, notamment le nombre de vols par nuit et la durée de ces vols, est d'un intérêt majeur si l'on veut essayer d'établir des relations entre la nature biochimique des fruits et le budget énergétique des chauves-souris. L'activité nocturne et les grands déplacements de ces animaux excluent l'observation directe et seule la méthode de radio-télémetrie pouvait apporter un moyen d'étude. MORRISON (1980) en se basant sur les variations d'intensité du signal radio a, le premier, fait des estimations du rythme d'activité d'*Artibeus jamaicensis* à Panama, mais bien que les résultats qu'il apporte soient de première importance, nous avons pu vérifier que cette méthode n'était qu'approximative. En effet, au moment du toilettage ou pendant les changements de position au gîte d'alimentation, l'antenne prend des positions diverses qui font également varier l'intensité du signal. Souvent, le moment exact de l'envol et du poser ne peut être déterminé à plus de 30 ou 60 secondes près et l'observateur est condamné à rester à proximité de l'animal la nuit entière.

Pour pallier ces inconvénients, nous avons construit des émetteurs radio à double rythme sur le principe de ceux déjà utilisés pour l'étude du marquage urinaire des galagos (CHARLES-DOMINIQUE, 1977). Les émetteurs miniaturisés sont construits sur la base du plan donné par COCHRAN (1967) mais en utilisant un condensateur au tantal de forte valeur (33 μ F) qui permet d'obtenir des pulses espacés de 2 à 4 secondes selon la valeur des résistances. Ce système puissant, qui porte à 2-3 km en terrain libre, a une autonomie de 12 à 14 jours avec une pile de 350 mA/h. Ici, le contacteur de position permet d'obtenir un rythme lent lorsque la chauve-souris est pendue à sa branche et un rythme rapide quand elle vole. Le contacteur est constitué d'un «microswitch» magnétique (Miti 2 de HAMLIN, une ampoule de 5 x 1 mm) accolé à un

petit tube de verre de 11×4 mm. Un fragment d'aimant coulisse dans ce tube de verre et il n'actionne le contacteur magnétique que quand il se trouve à l'une des extrémités (Position V, Fig. 2, 3). Le tube est placé sur le bloc émetteur-pile, en réglant la distance de façon à ce que l'aimant «flotte» entre la masse magnétique du bloc et celle du contacteur magnétique; ainsi positionné, une inclinaison de 10 à 15° , intermédiaire entre la position de vol et celle du repos suffit pour obtenir un changement du rythme d'émission. L'ensemble émetteur-pile-contacteur est inclus dans de l'araldite (EPOXY) et collé sur le dos de la chauve-souris par une goutte de cyano-acrylate.

La radio qui pèse 4 ou 8 g, selon la taille de la pile, tombe d'elle-même après 8 à 15 jours et peut être récupérée si elle est encore en fonctionnement. Un individu recapturé 2 jours après la perte de sa radio n'avait pas changé de poids, ce qui permet de penser que l'heure, à la seconde près, de chaque envol et de chaque poser était enregistrée pour un animal à la fois (première version), puis pour trois animaux simultanément (dernière version).

Après réception des signaux par une antenne omnidirectionnelle et un appareil AVM, nous avons adapté un discriminateur de rythme relié, pour l'acquisition et le traitement des données, à un microordinateur New Brain alimenté par une batterie de voiture. Il serait trop long de décrire ici ce système qui fera l'objet d'une publication séparée. Mentionnons que l'heure, à la seconde près, de chaque envol et de chaque poser était enregistrée pour un animal à la fois (première version), puis pour trois animaux simultanément (dernière version).

Sur un total de 17 *Artibeus l.* équipées de radios entre septembre 1981 et avril 1983, 5 n'ont jamais été retrouvées (4 ♂♂, 1 ♀), 3 ont été retrouvées transitant peu de temps dans la zone d'étude et continuant leur parcours hors des limites de portée du récepteur radio, à plus de 3 km d'ARBOCEL (3 ♂♂), enfin 9 individus ont été suivis sur ARBOCEL ou dans les environs proches (1 ♀, 8 ♂♂). Les *Artibeus* quittent leur gîte diurne (le plus souvent un palmier) en fin de journée, chaque individu ayant un horaire régulier, tout au moins durant la période où il porte l'émetteur radio. Certains individus quittent le gîte diurne 1 heure avant la fin du jour (vers 18 h), la majorité entre 18 h 40 et 19 h, un peu avant le crépuscule. On peut en voir à cette heure faisant de longs parcours au-dessus de la forêt pour rejoindre les zones d'alimentation. Là, les chauves-souris attendent que la nuit soit presque complète pour commencer à exploiter les arbres en fruits. Ces zones d'alimentation sont situées dans un rayon supérieur à 3 km autour du gîte diurne; les chauves-souris y séjournent entre 1 h et 10 h en fonction des ressources alimentaires.

Tous nos résultats concernant l'activité alimentaire des *Artibeus l.* feront l'objet d'une publication séparée; nous avons retenu ici les données concernant une femelle équipée d'une radio qui, en saison sèche, est venue se nourrir 13 nuits consécutives presque exclusivement sur ARBOCEL où elle n'avait à sa disposition que des fruits de *Cecropia obtusa*. Sachant que les deux premiers jours, le comportement peut être affecté par la capture et la pose de la radio, nous les avons éliminés et avons considéré les 11 nuits successives du 24.09.82 au 4.10.82 pour nos calculs. Tous les soirs, cette femelle arrivait de son dortoir situé à plus de 2 km à l'ouest

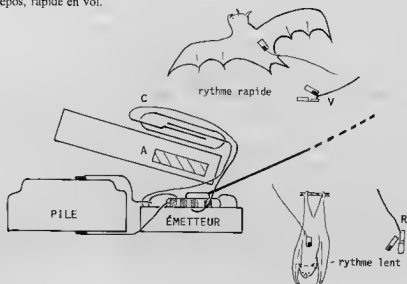


FIG. 2.—Schéma de l'émetteur radio avec adaptation «double rythme». L'aimant (A) se trouve entre les deux masses attractives piles-quartz et contacteur magnétique (C). Un changement d'orientation permet de faire changer le rythme des impulsions: lent au repos, rapide en vol.



FIG 3.—*Arrebeus lituratus* équipé d'un émetteur radio à double rythme collé sur le milieu du dos par une goutte de Cyanolyte (cyano-acrylate).

d'ARBOCEL pour rejoindre son gîte d'alimentation situé dans une zone en recré âgée de 8 ans (bordure de la piste). Les heures d'arrivée ainsi que le nombre de vols par nuit sont assez réguliers (Tabl. II); en moyenne, cette femelle a fait 40 vols par nuit. Si l'on ajoute les temps de vol jusqu'au gîte diurne, on peut estimer à 1h25-1h30 la durée consacrée au vol par 24 heures. En général, les vols sont de courte durée: 47 % < 1 minute, 50 % entre 1 minute et 5 minutes, et seulement 3 % au-delà de 5 minutes. Ces quelques vols longs (8 en 11 nuits pour la femelle étudiée du 24.09 au 4.10.82) représentent tout de même à eux seuls 16 % du temps de vol; nous pensons qu'ils correspondent à des circuits d'exploration comme cela se passe pour de nombreux mammifères frugivores. Quand une chauve-souris part pour l'un de ces longs vols, elle s'éloigne rapidement du secteur et le signal radio est vite perdu. Les autres vols sont toujours dirigés vers les arbres en fructification avec un retour direct au gîte d'alimentation, ce qui nous fait penser qu'ils correspondent tous à une prise alimentaire. Si l'on estime à 3,6 g (poids frais) le fragment moyen d'inflorescence de *Cecropia o.* collecté à chaque vol, cela fait environ 144 g de fruit mangés par nuit par cette femelle, soit près du double de son poids.

Les autres *Artibeus l.* étudiés dans la zone d'ARBOCEL y restaient un temps variable (1 heure à 10 heures) selon les disponibilités en autres fruits dans les environs.

3. — Transit digestif, composition chimique du fruit de *Cecropia obtusa*

Les données obtenues en captivité aussi bien sur *Artibeus lituratus* que sur *Sturmira lillium* ou *Carollia perspicillata* montrent que le transit digestif des fruits (banane, pomme, raisin, *Solanum*, *Vismia*) est de 5 mn à 5 mn 20 s (observations personnelles et stage de maîtrise de M. Théry). Ce temps a été mesuré à partir du premier repas, quand l'animal est très actif. Plus tard, les fèces peuvent s'accumuler dans le rectum, pendant le repos, et n'être évacuées qu'au vol suivant. *Artibeus l.* défèque le plus souvent au vol, cependant, quand il a à sa disposition un gros fruit, il peut déféquer plusieurs fois de suite, en position pendue, au cours de la consommation du fruit.

On peut penser qu'au cours d'un transit digestif aussi rapide, aucune digestion complexe n'a le temps de s'opérer et que ce sont surtout des substances directement assimilables, à petites molécules, qui sont absorbées. Nous avons donc, après trituration de la pulpe de *Cecropia o.* pendant 5 minutes dans de l'eau à 37°, séparé la fraction hydrosoluble par centrifugation pour analyse. Après séparation des acides aminés sur résine, nous avons d'une part, dosé les sucres solubles totaux (colorimétrie) et d'autre part, les acides aminés libres par chromatographie sur résine (Technicon — Tabl. III)⁴.

Les résultats sont les suivants:

- Acides aminés libres : 2,2 mg/1 g de pulpe (poids sec) (= 0,22 %)
- Sucres solubles : 45,5 mg/1 g de pulpe (poids sec) (= 4,55 %)

Ces teneurs sont faibles, comparées à celles en glucides et protéines de beaucoup d'autres fruits (de l'ordre de 10 à 50 % de sucre et 4 à 5 % de protéines, HLADIK, 1977). Ces fruits « riches » qui sont mangés généralement par des vertébrés dont le transit digestif est de 30 minutes à plusieurs heures contiennent des éléments polymérisés qui vont subir une hydrolyse par digestion et apporter ainsi des acides aminés (digestion des protéines), des sucres solubles (digestion des hydrates de carbone) et des acides gras (digestion des lipides). Ces fruits à haute teneur en éléments nutritifs doivent donc séjourner un temps relativement long dans le tube digestif, ce qui favorise la dissémination des graines assez loin de l'arbre producteur.

Dans le cas de *Cecropia o.*, le principe est complètement différent. La pulpe contient des éléments directement assimilables, mais en petite quantité. *Artibeus l.* compense donc la faible teneur en nutriments par un grand nombre de prises alimentaires qui transitent très rapidement. Les particularités du comportement alimentaire des chauves-souris frugivores (consommation loin de l'arbre producteur, défécation en vol) font que, malgré un transit rapide, les graines peuvent être disséminées assez loin.

⁴ Analyses réalisées au Laboratoire d'Entomologie d'Orsay avec l'aide de A. M. MAINGUET et A. BOUGHAD.

Notons qu'*Artibeus l.* ne chasse pas d'insectes comme cela se passe pour quelques espèces de Phyllostomatidés frugivores-insectivores; c'est seulement dans les fruits qu'elle doit trouver les éléments azotés.

TABLEAU III. — Composition en acides aminés fibres extraits de la pulpe de *Cecropia obtusa* après 5 minutes de macération dans l'eau à 37°.

	mg 1g pulpe P.S.	mg 100g pulpe fraîche	% total	
Acide Aspartique	0,233	8,05	10,6	} 72,5
Thréonine	1,282	44,339	58,3	
Sérine				
Glutamine	0,078	2,697	3,6	
Proline	-	-		
Glycine	0,016	0,553	0,7	} 17,1
Alanine	0,028	0,968	1,3	
Valine	0,059	2,041	2,6	
Cystine + Méthionine	traces	traces	traces	
Isoleucine	0,013	0,450	0,6	
Leucine	0,032	1,107	1,5	
Tyrosine	0,060	2,075	2,7	
Phénylalanine	-	-		
Lysine	0,048	1,660	2,2	
Histidine	0,054	1,868	2,5	
Arginine	0,065	2,248	3,0	} 10,4
C	0,100	3,459	4,6	
O	0,020	0,692	0,9	
E	0,036	1,245	1,6	
F	0,073	2,525	3,3	
T O T A L	2,197	75,986		

IV. — CONCLUSION — DISCUSSION

Si l'on cherche à trouver des avantages réciproques (plantes-animaux) dans ce système, on peut mettre en évidence les phénomènes suivants:

— Par un faible investissement énergétique, la plante arrive à attirer un vertébré frugivore qui est obligé de faire un grand nombre de petits repas et dissémine donc ainsi en vol les graines par petites fractions (alimentation de la « banque de graines » du sol en particulier). Les caractéristiques morphologiques du fruit (pas de changement de coloration à maturité, long pédoncule et situation favorisant la prise en vol, maturation étalée dans le temps...) ainsi que la faible teneur en matières énergétiques en font un aliment peu intéressant pour de nombreux vertébrés mais favorisant les chauves-souris qui sembleraient être les meilleurs disséminateurs.

— Les chauves-souris, qui, à cause du vol ne peuvent absorber de trop grandes quantités d'aliments à la fois, choisissent les fruits apportant des éléments directement assimilables, même si ces éléments sont en faible concentration; en contrepartie, elles peuvent par le vol accéder rapidement aux fruits mûrs et en manger une grande quantité, ce qui compense la faible taux d'éléments assimilables. Il est actuellement prématuré de

discuter des bilans énergétiques d'*Artibeus l.* en fonction de son alimentation sur *Cecropia o.* ainsi que sur d'autres espèces, mais le travail est en cours et les techniques que nous employons permettront vraisemblablement d'aborder ce problème avec précision.

Un autre aspect mérite d'être discuté, concernant la biologie des deux espèces de *Cecropia* (*C. obtusa* et *C. sciadophylla*) qui sont sympatriques et entrent en compétition pour la colonisation des chablis et des recrus. D'après PRÉVOST (1982) et le travail de B. RIÉRA (1983), il s'avère que *C. sciadophylla* est moins exigeant en lumière que *C. obtusa*. Le premier peut pousser dans des zones légèrement ombragées, là où le second ne peut se développer; *C. obtusa* ne pouvant se développer que dans les zones très ensoleillées, le plus souvent à «ciel ouvert». De plus, d'après B. RIÉRA, la «banque de graines» du sol (PRÉVOST, 1981) n'interviendrait pas seule pour la régénération des *Cecropia*, un apport de graines postérieur à la perturbation du milieu pouvant également intervenir.

Des évaluations de la «pluie de graines» ont donc été faites par 9 collecteurs disposés dans différents types de milieu, à proximité de jeunes recrus (CHARLES-DOMINIQUE, sous presse).

- 1 collecteur placé au centre d'une carrière, à plus de 50 m des bordures de la forêt en terrain nu;
- 4 collecteurs placés à ciel ouvert, à 5 ou 10 m de la végétation (= découvert);
- 2 collecteurs placés sous couvert léger (quelques grands arbres couvrant un sol où le sous-bois avait été coupé);
- 2 collecteurs placés sous couvert touffu.

Sur un total de 1013 m²/24 heures, nous avons collecté 1927 graines (environ 19/10 m²/24 heures) dont 478 de *Cecropia obtusa* et 79 de *Cecropia sciadophylla*.

Tout d'abord, si l'on considère les quantités qui arrivent de jour et de nuit, les proportions sont les suivantes:

- *C. obtusa*, 75 % de nuit; 25 % de jour;
- *C. sciadophylla*, 0 de nuit; 100 % de jour.

Si l'on considère les différents biotopes (jour et nuit cumulés), les valeurs sont les suivantes:

- *C. obtusa*: carrière, 0; découvert, 33 %; couvert léger, 59 %; couvert touffu, 8 %;
- *C. sciadophylla*: carrière, 0; découvert, 0; couvert léger, 56 %; couvert touffu, 44 %.

Ces différences peuvent être corrélées avec le fait que les petits oiseaux sont les principaux consommateurs de *C. sciadophylla* et qu'ils défèquent le plus souvent à partir d'un perchoir. Les *Artibeus l.* qui défèquent en vol passent le plus souvent au-dessus de zones peu encombrées ou dégagées, non loin de la végétation qui peut leur offrir un refuge, ce qui explique l'absence de graines dans le collecteur situé au milieu de la carrière. Ces différences de répartition sont donc corrélées avec les possibilités de germination des deux espèces de *Cecropia*, ce qui pourrait constituer l'un des facteurs sélectifs orientant l'évolution morphologique (et probablement biochimique) des infrutescences de ces deux espèces.

La comparaison des Phyllostomatidés frugivores, en Amérique tropicale, avec les Mégachiroptères d'Afrique tropicale devrait permettre de mieux comprendre les phénomènes évolutifs touchant les espèces végétales consommées par ces animaux. Les recherches sont peu avancées dans ce sens, mais on peut tout de même retenir un certain nombre de faits importants.

Comme en Amérique, certaines espèces africaines à fruits contenant un grand nombre de graines minuscules (espèces pionnières ou espèces épiphytes) sont disséminées de façon privilégiée par les chauves-souris (BRADBURY, 1976; THOMAS, 1982). Cependant, la corrélation entre la coloration des fruits et la consommation diurne et nocturne ne semble pas aussi évidente qu'en Amérique.

D'après la thèse de D. THOMAS (1982), le transit digestif des espèces étudiées en Côte d'Ivoire serait de l'ordre de 30 minutes, et il y aurait digestion de protéines. En effet, OKON (1977) a mis en évidence chez *Eidolon helvum* une production d'enzymes protéolytiques depuis l'œsophage jusque dans le colon (par contre, il n'y a pas de lipases). Des informations de cet ordre manquent pour les Phyllostomatidés, mais la différence des durées du transit digestif évoque la possibilité de l'existence de deux systèmes différents pour la recherche et l'assimilation des éléments azotés.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE (D. Y.), 1980. — Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte d'Ivoire. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34: 335-359.
- BRADBURY (J. W.), 1976. — Lek mating behavior of the Hammer-headed bat. *Z. Tierpsychol.*, 45: 225-255.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), 1977. — Urine marking and territoriality in *Galago alleni* (Waterhouse, 1837 — Lorisioidea, Primates) — A field study by radio-telemetry. *Z. Tierpsychol.*, 43: 113-138.
- sous presse. — Dissémination des graines par certaines espèces pionnières par les chauves-souris. *Bull. ECEREX*.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), ATRAMENTOWICZ (M.), CHARLES-DOMINIQUE (M.), GÉRARD (H.), HLADIK (A.), HLADIK (C. M.) et PRÉVOST (M. F.), 1981. — Les Mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35: 341-435.
- COCHRAN (W. W.), 1967. — 145-160 MHz beacon transmitter for small animals. B.I.A.C. - module M15.
- CORNER (E. J. H.), 1949. — The Durian theory on the origin of the modern tree. *Ann. Botany (N.S.)*, 13(52): 367-414.
- FLEMING (T. H.), HEITHAUS (E. R.) et SAWYER (W. B.), 1977. — An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology*, 58: 616-627.
- FLEMING (T. H.) et HEITHAUS (E. R.), 1981. — Frugivorous bats, seed shadows and the structure of tropical forests. *Biotropica 4, Suppl.: Reproductive Botany*: 5-53.
- FORESTA (H. de), 1981. — Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide; ARBOCEL (Guyane française). Thèse de 3^e cycle, oct. 1981, U.S.T.L. Montpellier.
- GREENHALL (A. M.), 1965. — Sapucaia nut dispersal by greater spear-nosed bats in Trinidad. *Caribbean J. Sci.*, 5: 167-171.
- HLADIK (C. M.), 1977. — Le régime alimentaire des Primates et son adaptation aux ressources du milieu forestier. Thèse d'Etat, 14 juin 1977, Paris VI.
- HEITHAUS (E. R.), 1982. — Coevolution between bats and plants. In *Ecology of Bats*, T. H. KUNZ (ed.), Plenum P. corp., 327-367.
- HEITHAUS (E. R.) et FLEMING (T. H.), 1978. — Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecological Monographs*, 48: 127-143.
- HEITHAUS (E. R.), FLEMING (T. H.) et OFLER (P. A.), 1975. — Foraging patterns and resources utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56: 841-854.
- JANZEN (D. H.), MILLER (G. A.), HACKFORTH-JONES (J.), POND (C. P.), HOOPER (K.) et JANOS (O. P.), 1976. — Two Costa Rican bat generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology*, 57: 1068-1075.
- MORRISON (D. W.), 1978. — Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Ariteus jamaicensis*. *Ecology*, 59: 716-723.
- 1980a. — Foraging and day roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *J. Mammal.*, 61: 20-29.
- 1980b. — Efficiency of food utilization by fruit bats. *Ecologia*, 45: 270-273.
- OKON (E. E.), 1977. — Functional anatomy of the alimentary canal in the fruit bat, *Idolopus helvum* and the insect bat, *Tadarida nigeriae*. *Acta Zool.*, 58: 83-93.
- PRÉVOST (M. F.), 1979. — Végétation secondaire de 6 ans. *Bulletin ORSTOM Cayenne*.
- 1981. — Mise en évidence d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba*, 31: 121-127.
- 1982. — Comportement de *Cecropia obtusa* et de *Cecropia sciadophylla* dans les premiers stades de la régénération forestière, Piste de Saint-Elie, en Guyane. In *Bull. de liaison du groupe de travail sur l'écosystème forestier guyanais*, vol. 6.
- RIÉRA (B.), 1983. — Chablis et cicatrization en forêt guyanaise. Thèse 3^e cycle, Toulouse, 1983.
- SABATHIER (D.), 1983. — Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses. Thèse 3^e cycle, Univ. Montpellier, Juillet 1983.
- SARRAILH (J. M.), 1980. — L'écosystème forestier guyanais, étude écologique de son évolution sous l'effet des transformations en vue de sa mise en valeur. *Bois et Forêts des Tropiques*, 189: 31-36.
- SNOW (D. W.), 1971. — Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113: 194-202.
- THOMAS (D. W.), 1982. — The ecology of an African savanna fruit bat community: resource partitioning and role in seed dispersal. PhD Thesis, Univ. Aberdeen, fev. 1982.
- PUL (L. van der), 1957. — The dispersal of plants by bats. *Acta Bot. Neerl.*, 6: 291-315.
- 1969. — Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin.
- VASQUEZ-YANES (C.), OROZCS (A.), FRANCOIS (G.) et TREJO (L.), 1975. — Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. *Biotropica*, 7: 73-76.

PÉRIODICITÉ DE L'ACCROISSEMENT CHEZ QUELQUES ARBRES DE GUYANE

Henri PUIG* et Marie-Françoise PRÉVOST**

* Laboratoire de Botanique tropicale, 12 rue Cuvier, 75005 PARIS.

** Centre ORSTOM, B.P. 165, 97305 CAYENNE.

SUMMARY

Diameteric growth of trees in tropical rain forest and degraded vegetation was measured.

The periodicity of diameter growth is analysed and discussed in correlation with rain fall, specific and annual differences and soil variations.

The periodicity is highly related to rainfall: growth and rain show the same cyclic pattern, but the former always precedes the latter. Excess ($P > 400$ mm) or lack ($P < 200$ mm) of water reduce growth.

In primary forest mean growth appears lower than in secondary forest.

Ce travail fait suite aux observations préliminaires (PRÉVOST et PUIG, 1981) réalisées dans un site localisé aux abords du kilomètre 16 de la piste de St. Elie, au sud-ouest de Sinnamary, au sud des savanes côtières de la Guyane française. Elles constituent un des aspects botaniques d'une étude pluridisciplinaire réalisée dans le cadre de l'action concertée DGRST «Etude et mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais».

I. — MÉTHODOLOGIE

Nos mesures portent sur l'accroissement en diamètre des arbres abordé dans une étude plus large sur la productivité de la forêt. Les travaux antérieurs de ce type ont été faits le plus souvent en forêt dense non perturbée (SCHULZ, 1960 au Surinam; HUTTEL et BERNHARD-REVERSAT, 1975 en Côte d'Ivoire) ou portent sur des essences économiquement intéressantes (NICHOLSON, 1958; HOPKINS, 1968; FRANSON, 1970).

Les observations utilisées sur des espèces de forêts secondaires sont plus rares; on peut citer celles de BROWN (1919) rapportées par RICHARDS (1952) et celles de MURPHY (1970). Seul HOMBERT (1958) a étudié au Zaïre des essences de forêt primaire et secondaire; il ne s'agit cependant que de mesures manuelles effectuées avec un intervalle de 5-7 ans. L'intérêt de ces travaux réside dans le grand nombre d'individus et d'espèces observés. Dans le travail présenté ici, les accroissements sont mesurés par des dendromètres fixés sur des arbres témoins, répartis sur des sols différents et choisis parmi les espèces dominantes. Ces dendromètres, très simples, sont formés par un ruban d'acier tendu par un ressort et munis d'un vernier très précis (1/2 mm). Ils sont fixés sur des troncs à une hauteur de 1,30 m. Les mesures sont effectuées depuis février 1979, tous les mois. Elles permettent de suivre avec précision les rythmes et les variations des volumes de croissance.

On a ainsi pourvu de dendromètres 60 arbres de forêt primaire appartenant à cinq familles qui sont parmi les plus représentatives de la forêt: *Lecythidaceae*, *Caesalpinaceae*, *Chrysobalanaceae*, *Myristicaceae*,

Annonaceae (PUIG, 1979).

En végétation secondaire, des dendromètres ont été posés sur 29 arbres appartenant aux genres et familles caractéristiques de ce type de végétation: *Moraceae* (*Cecropia obtusa* TREC. et *C. sciadophylla* MART.); *Flacourtiaceae* (*Laetia procera* EICHL.); *Clusiaceae* (*Vismia guianensis* (AUBL.) CHOISY; *V. latifolia* (AUBL.) CHOISY; *V. sessilifolia* (AUBL.) DC.); *Anacardiaceae* (*Tapirira guianensis* AUBL.) et *Mimosaceae* (*Parkia nitida* MIQ.)

Les arbres de forêt primaire sont répartis sur 4 parcelles de 2500 m², représentatives des différents types de sols (BOULET *et al.*, 1979) et de leur étendue relative dans la région, le climat stationnel étant, par ailleurs, assez homogène:

- parcelle A et B sur couverture pédologique présentant un cheminement de l'eau superficiel et latéral à drainage bloqué;
- parcelle C sur sol hydromorphe périodiquement et temporairement inondé lors de pluies un peu fortes, situé dans les bas-fonds; le niveau de profondeur de la nappe phréatique est variable, mais souvent très proche de la surface;
- parcelle D sur couverture pédologique présentant un cheminement de l'eau vertical à bon drainage. Ces sols, les moins mauvais, y sont peu étendus.

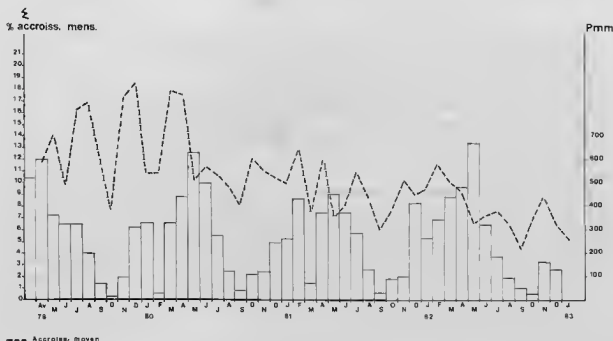
Sur chacune de ces 4 parcelles, 15 arbres, appartenant aux mêmes espèces, ont été pourvus d'un dendromètre. L'aire basale moyenne est de 38 m²/ha.

Les arbres de végétation secondaire étudiés sont répartis sur une parcelle de 1000 m² où tous les individus ont été inventoriés à partir de 5 cm de diamètre. Cette jeune forêt secondaire, âgée de 6 ans au début de l'expérience (en 1979), comprend 283 individus/1000 m². Les genres retenus dans cette étude (*Cecropia*, *Laetia*, *Vismia*, *Tapirira*, *Parkia*) représentent 62 % de l'effectif. L'aire basale est de 21,4 m²/ha.

Il n'a pas été nécessaire de choisir plusieurs parcelles sur des sols différents, pour deux raisons:

- la création de la piste est relativement récente (1973 pour ce secteur) et la végétation secondaire y est limitée à ses abords;
- ces espèces caractéristiques sont nettement moins assujetties aux différences de sol que celles de forêt primaire et presque exclusivement liées à l'action anthropique.

FIG 1. — Somme des pourcentages d'accroissements mensuels moyens des 24 individus de végétation secondaire et pluviométrie mensuelle en mm.



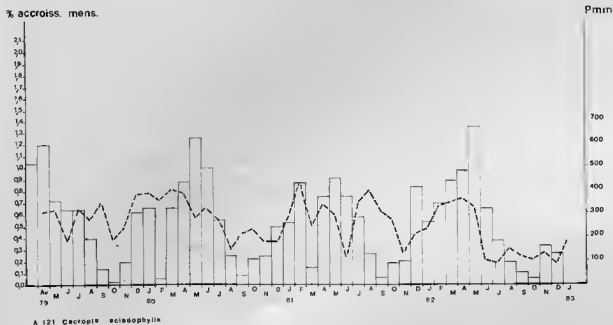
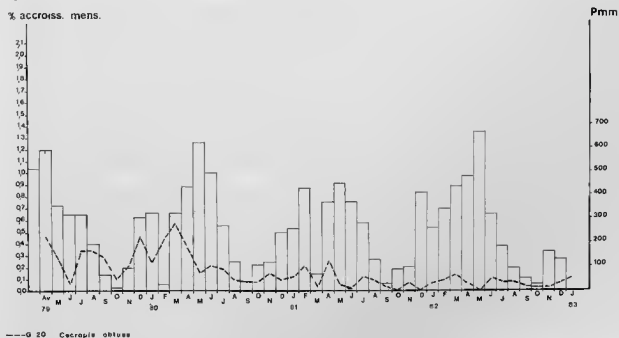
II. — RÉSULTATS

Nous présentons séparément les résultats obtenus en végétation secondaire et en forêt primaire. Ils portent sur près de quatre années de mesures.

1. — Végétation secondaire

L'évolution de la somme des % de l'accroissement mensuel des 24 individus suivis est représentée sur la figure 1 en liaison avec la pluviométrie.

Fig. 2. — Evolution de l'accroissement mensuel de *Cecropia obtusa* (individus G 20) et de *C. sciadophylla* (individu A 121) et pluviométrie mensuelle en mm.



L'évolution de l'accroissement mensuel est représenté graphiquement pour un individu de chaque taxon sur les figures 2, 3 et 4.

Le tableau I indique les pourcentages moyens annuels d'accroissement pour les différents taxons et permet de constater une diminution globale de la vitesse de croissance.

2. — Forêt primaire

L'accroissement en diamètre des arbres de forêt primaire va être présenté en fonction de trois critères :
— par taxons (Fig. 5)

TABLEAU I. — Evolution de l'accroissement moyen annuel par taxon en végétation secondaire entre 6 et 9 ans.

Taxon	6 ans	7 ans	8 ans	9 ans*
<i>Cecropia obtusa</i>	2,5 %	1,4 %	0,4 %	0,3 %
<i>Cecropia sciadophylla</i>	6,2 %	5,2 %	4,1 %	2,3 %
<i>Tapirira gulanensis</i>	10,3 %	8,9 %	7,0 %	5,3 %
<i>Lactia procera</i>	11,2 %	9,9 %	9,9 %	7,9 %
<i>Vismia spp.</i>	4,7 %	3,2 %	2,1 %	0,8 %
<i>Parkia nitida</i>	10,7 %	5,6 %	7,7 %	6,9 %
Moyenne	7,6 %	5,7 %	5,2 %	3,9 %*

* données portant sur 11 mois seulement.

TABLEAU II. — Accroissements moyens par classes de diamètre.

années classes	années			Moyenne
	79-80	80-81	81-82	
0 - 9,9	0,558	0,655	0,945	0,719
10 - 19,9	0,695	0,857	1,1151	0,889
20 - 29,9	0,230	0,479	0,571	0,426
30 - 39,9	0,543	0,780	0,892	0,738
40 - 49,9	0,215	0,611	0,551	0,459
50 - 59,9	0,366	0,773	0,894	0,677
> 60	0,171	0,194	0,283	0,215

- par classes de diamètre (Fig. 6)
- par type de sol (Fig. 7)

Ces résultats sont présentés sous forme d'histogrammes avec, en abscisse, les mois de l'année et, en ordonnées à droite, la pluviométrie moyenne mensuelle exprimée en millimètres, à gauche les pourcentages moyens d'accroissement mensuel par taxons (Fig. 5), classes de diamètre (Fig. 6) et types de sol (Fig. 7).

III. — DISCUSSION

A. — Végétation secondaire

On constate une *diminution générale* de cet accroissement. Si les mois les plus secs (février et septembre 1980, mars et septembre 1981, septembre 1982) sont toujours caractérisés par une faible croissance, une forte pluviométrie (mai 1980, 1981 et 1982) n'entraîne pas, corrélativement, une augmentation de cette croissance, bien au contraire.

Cette diminution globale de la vitesse de croissance est facile à visualiser en considérant chaque taxon (Tableau I). L'accroissement moyen annuel des arbres suivis, qui était de 7,6 % à 6 ans, diminue régulièrement pour atteindre 5,2 % à 8 ans.

Les *Vismia* et *Cecropia obtusa* sont les plus affectés avec respectivement 4,7 % et 2,5 % à 6 ans, et seulement 2,1 % et 0,4 % à 8 ans. Cette diminution se poursuit la neuvième année (données ne portant que sur 11 mois d'observations).

Cecropia obtusa G 20 est manifestement en train de dépérir et meurt sur pied. *Cecropia sciadophylla* A 121, *Tapirira gualanensis* A 50 et *Laetia procera* B 20 maintiennent un bon rythme de croissance qui diminue cependant au cours des années (cf. aussi Tableau I). On remarque que chaque individu a son propre rythme de croissance, difficile à comparer à celui de ses voisins.

Si *Vismia sessilifolia* B 27 est sensible à la diminution de la pluviométrie (saison sèche), les fortes pluies entraînent, elles aussi, une diminution de la croissance. *L'excès d'eau ne favorise pas une forte croissance, il la freine.* *Parkia nitida* C 23 présente une rythmique bien différente des autres espèces, avec une courbe unimodale dont le pic annuel est décalé de 1-2 mois par rapport à la pluviométrie maximum (grande saison des pluies, en général d'avril à juin en Guyane). La grande saison sèche (septembre à novembre) ne perturbe pas ce rythme qui peut être considéré comme un rythme annuel endogène.

Malgré la réduction de la vitesse de croissance des arbres de forêt secondaire entre 6 et 9 ans, les pourcentages d'accroissement sont encore, en moyenne, 7 fois plus élevés qu'en forêt primaire.

Cette dynamique entraîne une augmentation régulière de l'aire basale (21,4 m²/ha à 6 ans et 24,3 à 9 ans) alors que le nombre d'individus à partir de 5 cm de diamètre diminue parallèlement de 283 à 244/1000 m².

Un petit nombre d'arbres atteint entre temps le diamètre minimum requis, il s'agit toujours d'espèces pionnières, en particulier des *Laetia*. La mortalité des espèces les moins compétitives est très importante: le nombre de *Cecropia obtusa* est réduit de 49 à 23 et celui des *Vismia* de 60 à 45.

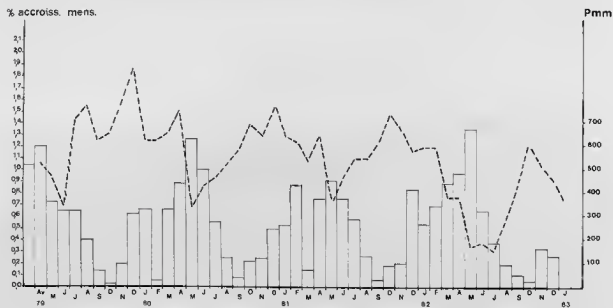
B. — Forêt primaire

Le pourcentage d'accroissement moyen annuel des arbres de forêt primaire est très faible (0,79 %) et inférieur à ceux rapportés par MURPHY (1970) et WEAVER (1982) pour Puerto-Rico.

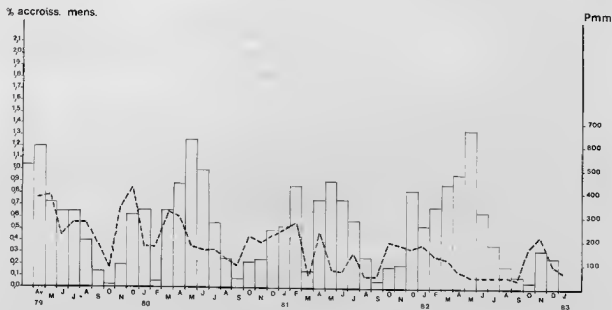
1) Accroissement et taxons

La figure 5 montre qu'en forêt guyanaise comme ailleurs des différences de croissance apparaissent entre

FIG. 3. — Evolution de l'accroissement mensuel de *Laetia procera* (individu B 20) et de *Vismia sessilifolia* (individu B 27) et de la pluviométrie mensuelle en mm.

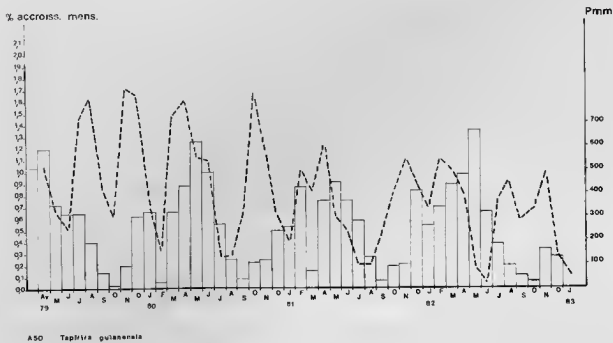
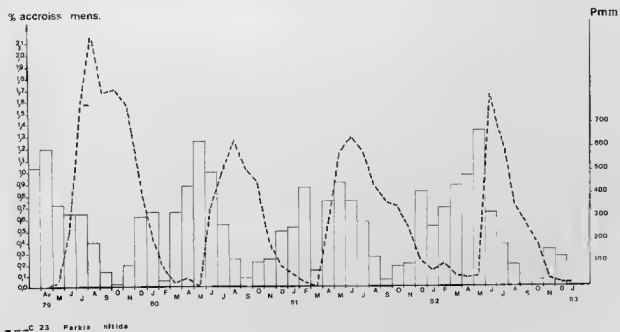


— 820 *Laetia procera*



— 827 *Vismia sessilifolia*

Fig. 4. — Evolution de l'accroissement mensuel de *Parkia nitida* (individu C 23) et de *Tapirira guianensis* (individus A 50) et pluviométrie mensuelle en mm.



taxons. Certains ont une croissance en diamètre relativement rapide: 0,81 % pour *Iryanthera sagoiana* (Benth.) Wart; 1,14 % pour *Virola michelli*. Pour d'autres, l'accroissement en diamètre est très lent: 0,51 % pour *Eschweilera* sp. (*Lecythidaceae*) ou *Eperua falcata* Aubl.

Mais, il paraît surtout important de souligner la grande différence d'accroissement en diamètre entre les arbres de forêt primaire et ceux de forêt secondaire.

2) Accroissement et classes de diamètre

Les pourcentages d'accroissement sont plus importants pour les classes de petit diamètre (5 à 20 cm) que pour celles de grand diamètre (40 à 60 cm) (Tableau II et Fig. 6). On pourrait penser que les arbres de petit diamètre croissent plus vite en hauteur (attirance de la lumière) qu'en diamètre, par rapport à ceux de grand diamètre. En fait, dans ces classes de petit diamètre, tous les arbres mesurés sont en croissance (hauteur et diamètre), ce qui n'est pas le cas des classes de diamètre moyen ou grand où certains arbres ont déjà atteint leur dimension maximale (ensemble du présent). C'est le cas, par exemple, de certains individus appartenant aux genres *Eschweilera*, *Iryanthera* ou *Eperua*, dont l'accroissement s'est stabilisé. L'accroissement moyen est donc relativement plus élevé pour les arbres de petit diamètre. On remarque (Tableau II) que la classe de diamètre comprise entre 20-29,9 cm correspond à un ralentissement brutal de l'accroissement: 0,426 % au lieu de 0,889 % pour la classe antérieure, d'autant plus que l'accroissement repart bien pour la classe suivante, 0,738 % pour $30 < \varnothing < 39,9$ cm.

Deux observations permettent une tentative d'explication au moins partielle:

- d'une part, dans la classe 20-29,9, une partie des arbres a atteint sa taille maximale (ensemble du présent) et ne se développe plus, faisant diminuer ainsi le pourcentage moyen pour l'ensemble de la classe;
- d'autre part, cette classe occupe dans l'espace un biovolume important correspondant à une strate où la densité des individus est relativement élevée. La concurrence pour l'utilisation de l'énergie l'est aussi et, de ce fait, la croissance des individus qui continuent de croître (ensemble d'avenir) est ralentie. Elle reprendra lorsque le biovolume aura plus d'espace disponible pour se développer.

3) Accroissement et types de sol

La figure 7 montre que l'accroissement est plus élevé sur sols hydromorphes (Parcelle C: 0,91 %) que sur des sols à drainage vertical libre (Parcelle D: 0,69 %).

Des différences significatives de croissance, entre les arbres de la parcelle C d'une part, et ceux des parcelles A, B et D d'autre part, sont observées pendant la «saison sèche» (août à novembre). La figure 7 indique bien ces différences matérialisées par des plages en pointillé entre C et D pour les quatre saisons consécutives. Sur sols hydromorphes dans la parcelle C, l'accroissement se poursuit beaucoup mieux en saison sèche que dans les autres parcelles. Alors que l'on aurait pu penser que les sols hydromorphes constituaient un handicap (asphyxie), ils semblent, au contraire, favoriser la croissance des arbres au moins en saison sèche. Les arbres trouvent alors, uniquement sur sols hydromorphes, dans la nappe phréatique sous-jacente, l'eau nécessaire à leur développement.

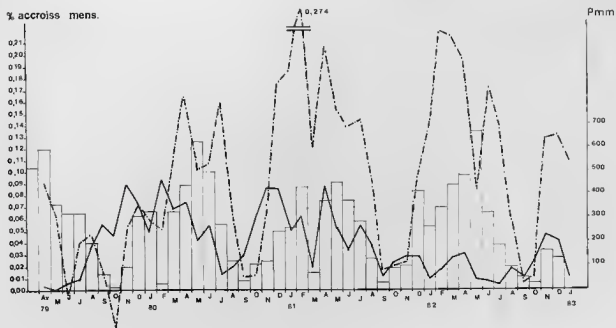
Il faut ajouter à cela que le nombre d'individus/ha (surtout pour les petits diamètres) est inférieur en C. La surface basale/ha y est aussi inférieure. La concurrence pour la lumière et l'eau y est moins dure, ce qui peut aussi expliquer que la croissance soit plus rapide en C.

4) Accroissement et pluviométrie

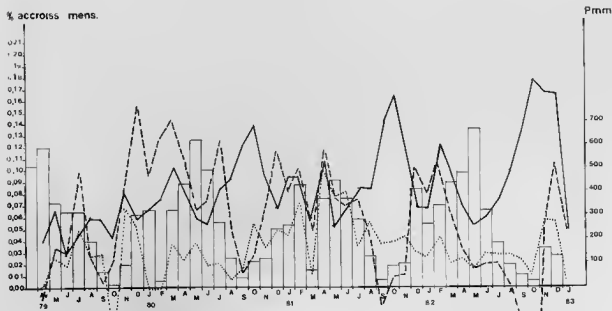
Nous avons montré que l'accroissement est lié à l'humidité du sol, particulièrement en saison sèche. La figure 8 montre que le pourcentage d'accroissement moyen subit une périodicité étroitement inféodée à la pluviométrie.

Pour les arbres de forêt primaire, à une pluviométrie plus faible que se constate de juillet à novembre, correspondent une diminution et un arrêt de croissance des arbres se manifestant dans certains cas par une

FIG 5.—Pourcentages d'accroissements mensuels moyens pour *Virola michellii* (5 individus), *Eperua falcata* (12 individus), *Eschweilera* sp. (12 individus), *Iryanthera sagotiana* (7 individus), *Licania* sp. (12 individus), et pluviométrie mensuelle en mm.

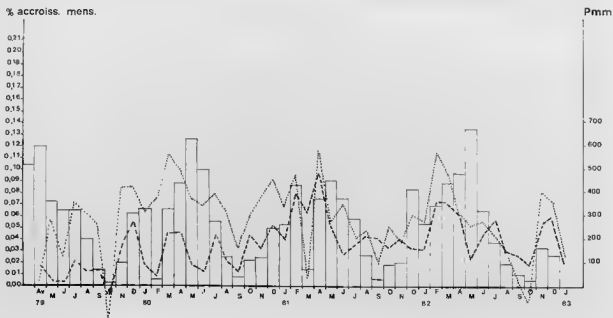


--- *Virola michellii*
— *Eperua falcata*

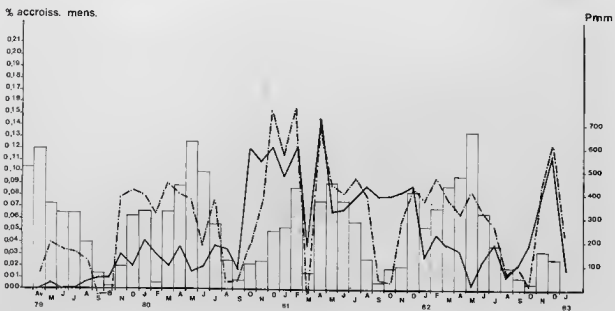


..... *Eschweilera* sp.
--- *Iryanthera sagotiana*
— *Licania* sp.

FIG. 6. — Pourcentages d'accroissements mensuels moyens par classes de diamètre : 10-19,9; 20-29,9; 30-39,9; 50-59,9 et pluviométrie moyenne mensuelle en mm.

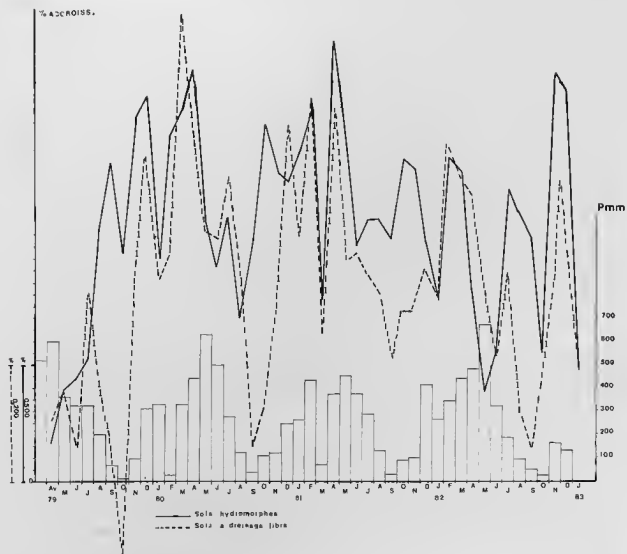


..... 10 - 19,9
 - - - - 20 - 29,9



..... 30 - 39,9
 ——— 50 - 59,9

FIG. 7. — Pourcentages d'accroissements mensuels moyens sur sols hydromorphes (15 individus) et sur sol à drainage vertical libre (15 individus) et pluviométrie mensuelle en mm.

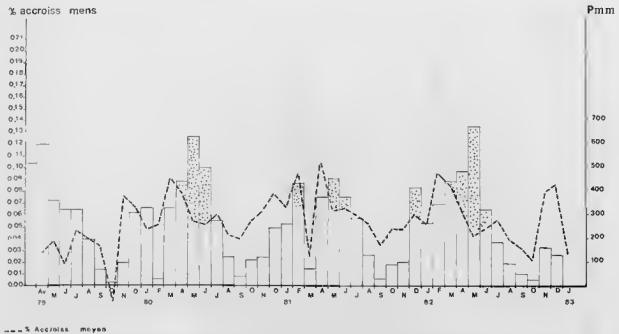


«constriction». (Fig. 5 à 8). Celle-ci s'explique en distinguant croissance réelle et croissance mesurée. Cette dernière comprend la croissance réelle plus un gonflement de l'écorce dû à une imbibition d'eau. Mais ce gonflement est réversible et en saison sèche l'eau d'imbibition est utilisée par la plante ou évaporée, provoquant cette «constriction» qui correspond simultanément à un arrêt de la croissance. Cette «constriction» apparaît négativement sur les figures 5 à 8.

Des accroissements relativement élevés s'observent, après une période sèche dès la reprise des pluies, précédant même parfois celle-ci. De même, les plus forts accroissements précèdent les plus fortes pluies.

La figure 8 permet également de constater (plage en pointillé) qu'un excès d'eau provoque une diminution de l'accroissement. C'est particulièrement sensible au cours des mois de avril, mai et juin de 1980, 1981 et 1982 ($P_{\text{mensuel}} > 250 \text{ mm}$).

FIG. 8. — Pourcentages d'accroissements mensuels moyens des arbres de forêt primaire (60 individus) et pluviométrie mensuelle en mm.



Des taxons étudiés en forêt primaire, un seul: *Licania*, a un rythme d'accroissement inversement proportionnel à celui des précipitations (Fig. 5). Son rythme est à rapprocher de celui de *Parkia nitida* en végétation secondaire. Pour les autres, l'accroissement est proportionnel à celui des précipitations.

CONCLUSION

Nous pouvons souligner les points suivants:

On observe une nette périodicité de l'accroissement des arbres tant en forêt primaire qu'en végétation secondaire. Cette périodicité peut être étroitement corrélée à la pluviométrie. Cependant, on remarque que la diminution ou l'augmentation des accroissements précède légèrement la diminution ou l'augmentation des précipitations.

Un excès d'eau ($P > 400$ mm) ou une insuffisance d'eau ($P < 200$ mm) diminuent l'accroissement.

Les différents taxons présentent des différences spécifiques d'accroissement individuel et annuel.

En forêt secondaire, on observe une diminution régulière au fil des ans de l'accroissement moyen annuel. Certains taxons sont plus touchés que d'autres (*Cecropia obtusa*; *Vismia*). En forêt primaire, l'accroissement moyen, en 1982, est supérieur à celui de 1981. Malgré cela, l'accroissement moyen reste supérieur en forêt secondaire (5,2 % contre 0,791 %).

BIBLIOGRAPHIE

- BOULET (R.) *et al.*, 1979. — Relations entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale. *Sciences du sol*, 1: 3-18.
- BROWN (W. H.), 1919. — Vegetation of Philippine Mountains. Manila.
- BUDOWSKI (G.), 1961. — Studies on forest succession in Costa Rica and Panama. Thesis, Yale University, 189 p.
- FRANSON (C. G. B.), 1970. — The course of growth of *Pinus caribaea* var *hondurensis* throughout the year in West Malaysia. *Malay Forester*, 33(3): 240-242.
- GOUDET (J. P.), 1975. — Plantations expérimentales d'espèces papetières en Côte d'Ivoire. *Bois et Forêts des Tropiques*, 159(1): 3-27.
- HOMBERT (), 1958. — Etude de l'accroissement d'essences forestières en milieu naturel au Mayumbe. *Bull. Agr. du Congo Belge*: 1017-1029.
- HOPKINS (E. R.), 1968. — Fluctuations in the girth of regrowth *Eucalyptus* stems. *Australian Forestry*, 32(2): 95-110.
- HUTTEL (C.) et BERNHARD-REVERSAT (F.), 1975. — Recherches sur l'écosystème de la forêt subéquatoriale de basse Côte d'Ivoire. V. Biomasse végétale et productivité primaire, cycle de la matière organique. *La Terre et la Vie*, 29: 203-228.
- LIETH (H.), 1973. — Primary production: Terrestrial ecosystems. *Human ecology*, 1(4): 303-332.
- MURPHY (P. G.), 1970. — Tree growth at El Verde and the effects of ionizing radiation. In ODOM et PIGEON, A tropical rain forest, a study of irradiation and ecology at El Verde, Porto Rico, Vol. 2, D: 141-171.
- NICHOLSON (D. I.), 1958. — One year's growth of *Shorea smithiana* in North Borneo. *Malay Forester*, 21(3): 193-196.
- PRÉVOST (M. F.), 1979. — Recrû de trois ans apres coupe de type papetier. Rapport ORSTOM, Cayenne, Multigr., 9 p., 5 fig. + 5 tabl.
- 1981. — Evolution d'une jeune forêt secondaire entre six et sept ans après coupe, piste de Saint-Elie, Guyane. *Bull. Liaison du groupe de travail D.G.R.S.T.*, 3: 82-93, ORSTOM, Cayenne.
- PRÉVOST (M. F.) et PUIG (H.), 1981. — Accroissement diamétral des arbres en Guyane: observation sur quelques arbres de forêt primaire et de forêt secondaire. *Adansonia*, 2: 147-171.
- PUIG (H.), 1979. — Production de litière en forêt guyanaise: résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 115(3-4):338-346.
- RICHARDS (P. W.), 1952. — The tropical rain forest. Cambridge University Press, 450 p.
- RODIN (L. E.) et BAZILEVIC (N. I.), 1968. — World distribution of plant biomass. UNESCO, Coll. Copenhague, pp. 45-52.
- SCHULZ (J. P.), 1960. — Ecological studies on rain forest in Northern Surinam. *Verhand. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk*, ser. 2, 53, 267 p., Amsterdam.
- WEAVER (P. L.), 1982. — Tree diameter increment in an upper montane forest of Puerto-Rico.

PHÉNOLOGIE ET SAISONNALITÉ DE LA FLORAISON ET DE LA FRUCTIFICATION EN FORÊT DENSE GUYANAISE

Daniel SABATIER* et Henri PUIG**

*Institut de Botanique, rue Auguste Broussonet, 34000 MONTPELLIER.

**Laboratoire de Botanique tropicale, 12 rue Cuvier, 75005 PARIS.

SUMMARY

Firstly we propose a model of flowering and fruiting for the trees of the French Guyana rain forests. Flowering and fruiting can be: continuous, discontinuous, pluriannual and regular or irregular. In any of these patterns, flowering is generally synchronous for individuals of a same species.

Secondly we analyse and discuss the characteristics of seasonality, its relationships to the biological types and fruit dissemination patterns.

Flowering is at its height during the long dry season (August - November), fruit production at a maximum in the middle of the rainy season (March - April). No difference in the timing of fruit production was found between canopy and understory species. If we consider solely the canopy trees, Anemochorous and specially Autochorous species are more seasonal in their fruit production than Zoochorous species.

Il est classique de reconnaître qu'en forêt dense humide, on observe des floraisons et des fructifications tout au long de l'année, principalement dans les régions où la saison sèche n'est pas très marquée. Cependant, quel que soit le type de forêt considéré, floraison et fructification ne sont pas uniformes et présentent des variations saisonnières parfois importantes.

Cette constatation ressort de travaux relativement éparés et hétérogènes par les méthodologies employées, parmi lesquels on peut citer:

— pour les forêts denses de basse altitude, AUBRÉVILLE (1959), DE LA MENSBRUGE (1966), ALEXANDRE (1980) en Côte d'Ivoire; MCCLURE (1966), MEDWAY (1971) en Malaisie, dans une forêt à *Dipterocarpaceae*; JANZEN (1967), DAUBENMIRE (1972), FRANKIE *et al.* (1974) au Costa Rica; CROAT (1969), SMYTHE (1970), FOSTER (1973) au Panama (Barro Colorado); KLINGE et RODRIGUES (1963) en Amazonie brésilienne. SCHOMBURCK (*in* SCHNELL, 1970) signale que les floraisons sont, en forêt guyanaise, plus abondantes au début et à la fin de la «petite saison sèche» et au début de la «grande saison sèche». CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981), dans leur étude d'une «vieille forêt secondaire» de l'île de Cayenne, constatent une forte saisonnalité des fructifications; — pour les forêts denses de montagne à forte pluviométrie, NEVLING (1971) à Porto-Rico; HILTY (1980) en Colombie.

Nos travaux ont porté sur une forêt «primaire» située au nord de la Guyane sur la piste de St. Elie, à 20 km au sud-ouest du village de Sinnamary.

MÉTHODE

Nos résultats correspondent à deux séries d'observations:

1) De 1978 à 1981, 1130 individus (DBH > 5 cm) répartis sur trois parcelles de 2500 cm² ont été suivis par des observations directes à la jumelle à certaines périodes de l'année (février-mars et août à octobre). De plus, des collecteurs de litière disposés dans ces parcelles (60 collecteurs de 1 m² par hectare) ont permis, grâce à l'analyse de leur contenu, de suivre toute l'année la saisonnalité de la floraison et de la fructification.

2) Durant la période juin 1980 à avril 1982, des relevés ont été effectués toutes les deux semaines sur un dispositif de layons de 1 m de large environ. La première année, ces layons s'étendaient sur 1000 m, la seconde (mars 1981 à mars 1982) sur 1500 m; nos observations ont pu ainsi être vérifiées dans l'espace et dans le temps. A chaque relevé étaient notés: fleurs, fruits mûrs, fruits immatures, graines, individus en fleurs ou en fruits. Après chaque relevé, les layons étaient ratisés afin de faciliter la récolte suivante. L'ensemble du dispositif interceptait une population d'environ 1900 individus (DBH > 2 cm).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. — Phénologie

Une grande hétérogénéité des types phénologiques a déjà été décrite par plusieurs auteurs:

— CORNER (1951) en Malaisie, classe les arbres en deux grands groupes:

— espèces à floraison et fructification continues,

— espèces à floraison et fructification discontinues.

— MEDWAY (1972) en Malaisie également, dénombreait, sur 44 espèces à floraison discontinue, seulement 10 espèces à cycle régulier saisonnier.

TABLEAU I. — Nombre d'individus ayant fleuri et fructifié (entre 1978 et 1982) par rapport au nombre total d'individus de l'espèce: *Eperua falcata* et *Virola michellii*.

<i>Eperua falcata</i>		CAESALPINIACEAE									
DBP	N	floraison 78 sept.-oct.	fructific. 78 fév.-mars	floraison 79 oct.-nov.	fructific. 79 mars-avril	floraison 80 nov.-déc.	fructific. 80 fév.-mars	floraison 81 juin	fructific. 81 oct.	floraison 82 mars-avril	fructific. 82 mars-avril
2 - 9,9	21										
10 - 14,9	16	1/6	1/6		1/6	2/15	2/15			2/9	1/9
15 - 19,9	15	5/8	5/8	1/8	1/8	4/13	2/13			5/5	4/5
20 - 24,9	13	1/5	1/5	2/5	2/5	3/13	2/13	1		6/8	6/8
25 - 29,9	15	1/4	1/4	2/4	2/4	6/13	3/13			8/9	4/9
30 - 34,9	11	1/3	1/3	1/3	1/3	6/11	4/11	1		8/8	6/8
35 - 39,9	11	2/4	2/4	1/4	1/4	6/10	1/10	1		7/7	5/7
40 - 44,9	6	2/3	2/3	1/4	1/4	1/3	1/3			1/1	1/1
45 - 49,9											
50 - 54,9											
Total	102	15/35	13/35	7/33	7/33	28/78	15/78			37/58	27/58

<i>Virola michellii</i>		HYALICACTACEAE									
DBH	N	floraison 78 août	fructific. 79 février	floraison 80 août	fructific. 81 février	floraison 81 avril	fructific.	floraison 81 sept.-oct.	fructific. 82 déc.-mars	floraison	fructific.
2 - 9,9											
10 - 14,9											
15 - 19,9	3	1/1	1/1	1/2	1/2			1/1	1/1		
20 - 24,9	2	1/1	1/1			1/1	1/1	1/1	1/1		
25 - 29,9	4	1/1	1/1	4/4	2/4			3/3	1/3		
30 - 34,9											
35 - 39,9	1			1/1	1/1			1/1	1/1		
40 - 44,9											
45 - 49,9											
50 - 54,9											
Total	10	2/3	2/3	6/7	4/7	1/1	1/1	6/6	3/3		

- CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981), pour la forêt secondaire de Cabassou, près de Cayenne, distinguaient :
- espèces à cycles de fructification irréguliers,
 - espèces à cycles de fructification réguliers,
 - espèces à cycles de fructification étalés,
 - espèces à cycles de fructification asynchrones.

Qu'en est-il en forêt dense «primaire» de la piste de St. Elie?

. Floraison et fructification continues, au sens strict du terme, n'existent pas pour les grands arbres de la forêt. Cela les oppose à certaines espèces de régénération telles que *Cecropia obtusa* ou *Solanum subinerme*. On pourrait cependant rattacher à ce type continu certains petits arbres du sous-bois comme *Anaxagorea dolichocarpa* dont la floraison est étalée sur presque toute l'année dans les conditions édaphiques particulières des sols hydromorphes qui atténuent la saisonnalité climatique.

. Floraison et fructification discontinues annuelles régulières sont assez communes pour les grands arbres de la forêt. Se rattachent à ce type, des espèces comme *Symphonia globulifera*, *Virola michelii*, *Eperua falcata*¹, *Parahancornia amapa*. Pour *Symphonia globulifera*, la floraison peut être plus ou moins étalée sur environ six mois avec un maximum entre juillet et septembre. La fructification qui lui succède est maximale en février-mars (Tabl. I).

. Floraison et fructification discontinues semestrielles régulières représentent deux productions au cours de la même année. On peut citer en exemple *Dendrobangia boliviana* et *Virola surinamensis*; ce dernier fleurit en mars et en septembre. Remarquons que ce modèle correspond plus à un comportement individuel à l'intérieur d'une espèce, que totalement spécifique.

. Floraison et fructification discontinues biennales régulières correspondent à une production tous les deux ans. L'illustration peut en être fournie par *Platonia insignis* (Tabl. II) dont les individus ont un rythme biennal, mais dont l'espèce fleurit et fructifie chaque année.

. Floraison et fructification discontinues irrégulières constituent un type phénologique relativement commun. Les productions ont lieu sans périodicité fixe. Ainsi :

— *Sandwithia guianensis*, fleurit à l'instar du caféier, lorsque les pluies reprennent après une période de relative sécheresse. Le phénomène n'intéresse qu'une partie de la population à chaque fois. Chaque année, plusieurs floraisons ont lieu.

— *Vouacapoua americana* n'a fleuri et fructifié qu'une seule fois en trois ans. La quasi-totalité des individus, en «âge» d'être fertile, ont fleuri en février 1980 puis fructifié en mars-avril de la même année. Ce comportement rappelle les phénomènes de floraison grégaire (NG, 1978) et de fructification en masse (JANZEN, 1974) chez les *Dipterocarpaceae* asiatiques.

TABLEAU II. — Nombre d'individus ayant fleuri et fructifié (entre 1979 et 1982) par rapport au nombre total d'individus de l'espèce: *Platonia insignis*.

<i>Platonia insignis</i>				CLUSTACEAE			
DBH BO cm	N	floraison	fructific.	floraison	fructific.	floraison	fructific.
		Sept. - Oct.	Mars - Mai	Sept. - Oct.	Mars - Mai	Sept. - Oct.	Mars... 82
A	1	1/1	1/1	0/1	0/1	1/1	1/1
B	1	1/1	1/1	0/1	0/1	1/1	1/1
C	1	0/1	0/1	1/1	1/1	0/1	0/1
D	1	0/1	0/1	1/1	1/1	0/1	0/1
total	4	2/4	2/4	2/4	2/4	2/4	2/4

¹ La phénologie et la saisonnalité de cette espèce (floraison, fructification, défoliation, accroissement) ont été décrits par PUIG (1981).

TABLEAU III. — Nombre d'individus ayant fructifié par rapport au nombre total d'individus des deux genres *Eschweilera* et *Lecythis* (entre 1979 et 1982).

		<i>Eschweilera</i> spp. et <i>Lecythis</i> spp.		LECTYTHACEAE					
DBH	N	floraison	fructific. Fév.-Avr. 79	floraison	fructific. Fév.-Avr. 80	floraison	fructific. Fév.-Avr. 81	floraison	fructific. Fév.-Avr. 82
2 - 9,9									
10 - 19,9	150		5/52		5/52		0/150		19/150
20 - 29,9	80		5/26		10/26		0/80		27/80
30 - 39,9	38		4/17		1/17		0/36		23/38
40 - 49,9	19		4/8		4/8		0/19		11/19
50 - 59,9	6		0/1		0/1		0/6		3/6
60 - 69,9	2		1/1		0/1		0/2		1/2
70 - 79,9	1						1/1		0/1
80 - 89,9									
Total	296		20/115		20/115		1/296		88/296

— Les genres *Eschweilera* et *Lecythis* présentent un comportement irrégulier qui se manifeste par une absence occasionnelle des floraisons et fructifications, certaines années, sur l'ensemble de la population. Cela a été le cas en 1981 où la quasi-totalité des *Eschweilera* et *Lecythis* n'ont pas fleuri (Tabl. III).

Quel que soit le modèle phénologique ou l'espèce considérée, nous avons observé, piste de St. Elie, un comportement synchrone ou partiellement synchrone des individus d'une même espèce. HOLTUM (1940), puis MEDWAY (1972) signalent, au contraire, en Malaisie, une faible proportion d'espèces manifestant un tel comportement. RUIZ ZAPATA et KALIN ARROYO (1978) ont montré, pour une forêt secondaire vénézuélienne, une très forte proportion d'espèces à fécondation croisée obligatoire; ce résultat peut expliquer la forte proportion d'espèces à floraison synchrone observée piste de St. Elie.

Chez les *Ficus*, HLADIK et HLADIK (1969), CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) ainsi que chez *Hymenaea courbaril*, JANZEN (1976), CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981), l'asynchronisme des individus semble de règle. Un échantillonnage incomplet de certaines espèces, notamment des *Ficus*, peut expliquer cette absence de comportement synchronique, piste de St. Elie.

TABLEAU IV. — Equitabilité des ligneux érigés, lianes et épiphytes ligneux au cours des cycles annuels.

		1000 m - 1 ^{er} cycle (juin 81 - juin 82)	1000 m - 2 ^e cycle (mars 81 - mars 82)	1500 m - 2 ^e cycle (mars 81 - mars 82)
Ligneux érigés	DBH < 44,9 cm	0,9461	0,9254	0,9403
	DBH ≥ 45 cm	0,8030	0,8701	0,9065
	ensemble des espèces	0,9231	0,9295	0,9417
Lianes		0,8663	0,8537	0,9515
Epiphytes ligneux		0,9456	0,9443	0,9443

2. — Saisonnalité

La phénologie des espèces n'est qu'incomplètement décrite si l'on considère seulement l'aspect périodique des phénomènes; l'époque de l'année où ils se produisent doit également être envisagée. La figure 1 présente deux «pics» de production, l'un en février qui correspond essentiellement à une production de fruits, l'autre en octobre étant principalement une production de fleurs. La figure 2 détaille ce comportement saisonnier, d'après les observations sur les layons. Cependant, ces périodes de floraison et fructification maximales n'occulent pas totalement le fait que l'on puisse trouver des fleurs et des fruits tout au long de l'année.

En ce qui concerne les floraisons, l'amplitude du phénomène paraît assez variable d'une année à l'autre. En effet, sur les layons, le pic saisonnier est beaucoup plus net lors du second cycle (cf. Fig. 2). Cela se traduit par une équitabilité des floraisons en nombre d'espèces, plus faibles au second cycle:

- . premier cycle (juin 1980-juin 1981) 1000 m de layon, $E = 0,9811$
- . second cycle (mars 1981-mars 1982) 1000 m de layon, $E = 0,9616$
- . second cycle (mars 1981-mars 1982) 1500 m de layon, $E = 0,9610$

Au second cycle, la prise en compte d'un échantillon de 50 % plus grand n'a pas modifié le phénomène.

Les fructifications, au contraire, présentent chaque année un maximum saisonnier dont l'amplitude est toujours très grande. Il est curieux de constater qu'au cours du premier cycle, une faible amplitude des floraisons est suivie d'une forte amplitude des fructifications. D'une manière générale, la saisonnalité semble plus accentuée pour les fructifications que pour les floraisons, ce qui se traduit par des équitabilités du nombre d'espèces en fruits toujours plus faibles:

- . premier cycle (juin 1980-juin 1981) 1000 m de layon, $E = 0,9496$
- . second cycle (mars 1981-mars 1982) 1000 m de layon, $E = 0,9379$
- . second cycle (mars 1981-mars 1982) 1500 m de layon, $E = 0,9583$

FIG 1—Production moyenne de matière sèche totale, de feuilles, fleurs et fruits et pluviométrie de 1978 à 1980.

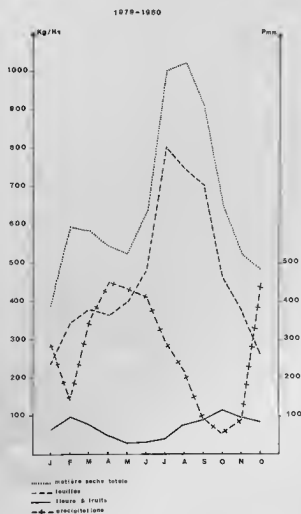


FIG 2. — Floraison et fructification de l'ensemble des espèces ligneuses et pluviométrie (juin 1980-avril 1982).

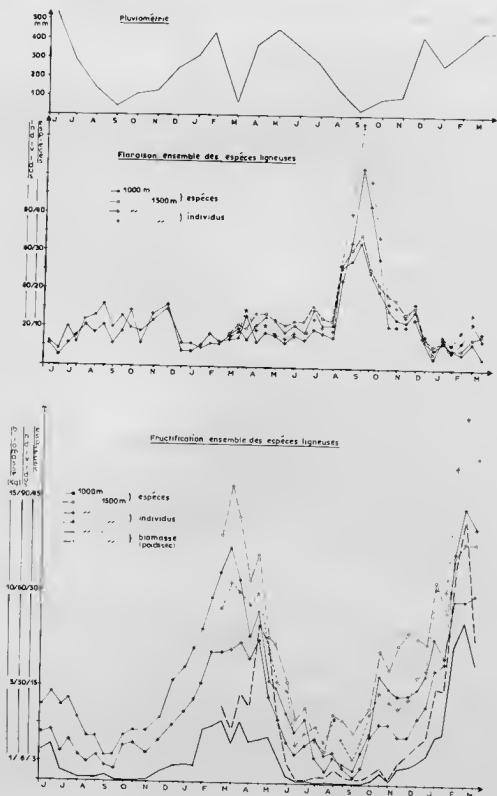
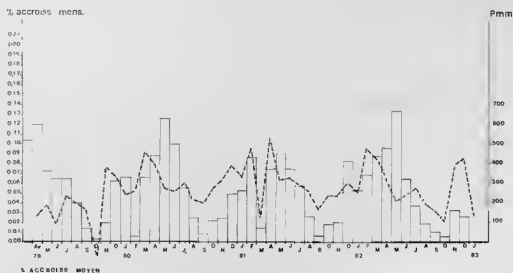


Fig. 3. — Pourcentages d'accroissement moyens mensuels (en diamètre) pour 60 arbres de forêt d'avril 1979 à janvier 1983.



Au second cycle, l'équitabilité augmente si l'échantillon pris en compte est plus grand, mais sans en modifier la signification.

En biomasse de fruits mûrs, la saisonnalité est bien plus marquée encore, ce qui se traduit par des équitabilités plus faibles :

- . premier cycle 1000 m, $E = 0,9090$
- . second cycle 1000 m, $E = 0,9233$
- . second cycle 1500 m, $E = 0,8739$

Notons, au second cycle, une forte hétérogénéité en fonction de la taille de l'échantillon.

Pour les floraisons comme pour les fructifications, on constate un parallélisme très net entre les courbes en nombre d'espèces et en nombre d'individus, avec concordance des maxima (cf. Fig. 2). Les productions de fruits en biomasse montrent un certain retard lors de la reprise, par rapport au nombre d'espèces ou d'individus mais, là encore, les maxima sont concordants.

Des figures 1 et 2 se dégage également un synchronisme entre saisonnalité climatique et biologique. Les floraisons atteignent leur maxima en grande saison sèche (août à novembre) alors que les fructifications sont à leur apogée en milieu de saison des pluies (mars-avril); cette période correspond parfois à une petite saison sèche, c'est le cas au premier cycle.

Si le caractère saisonnier des floraisons et fructifications est mis en évidence avec une grande constance dans tous les types de forêts tropicales, l'expression de cette saisonnalité n'en est pas moins très variable. En premier lieu, il semble que l'amplitude saisonnière est d'autant plus marquée que le climat est contrasté. Ainsi, les forêts d'altitude sous climat particulièrement constant présentent-elles des pics peu prononcés (NEVLING, 1971; HILTY, 1980).

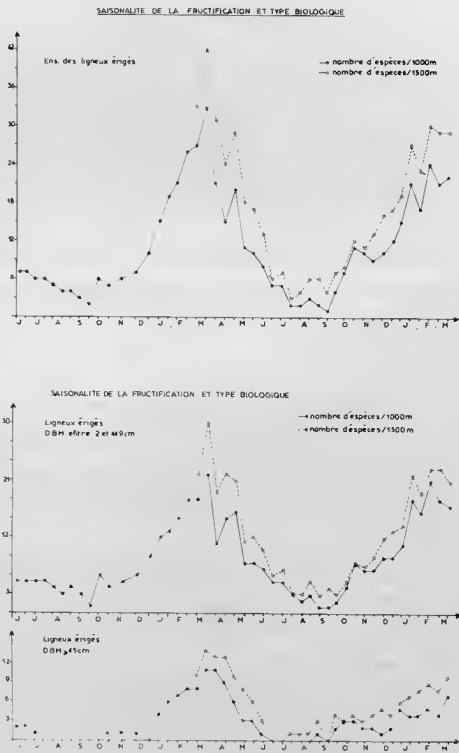
En second lieu, le synchronisme avec les phases climatiques n'est pas toujours du même ordre. Il semble que la tendance soit pour les fructifications :

- . à un climat pluvieux correspond un maximum de fructification en saison des pluies;
- . au contraire, à un climat plus sec peut être associé un maximum de fructification en saison sèche.

Par contre, en forêt dense, les floraisons semblent toujours être plus abondantes en saison sèche. Les données bibliographiques montrent que cette loi n'est pas absolue.

En forêt guyanaise, si nous prenons en considération la saisonnalité des phases végétatives, on constate que :

FIG. 4.—Saisonnalité de la fructification et types biologiques pour l'ensemble des ligneux érigés (A), pour les ligneux érigés de DBH compris entre 2 cm et 49,9 cm (B) et de DBH 45 cm (C) de juin 1980 à avril 1982.



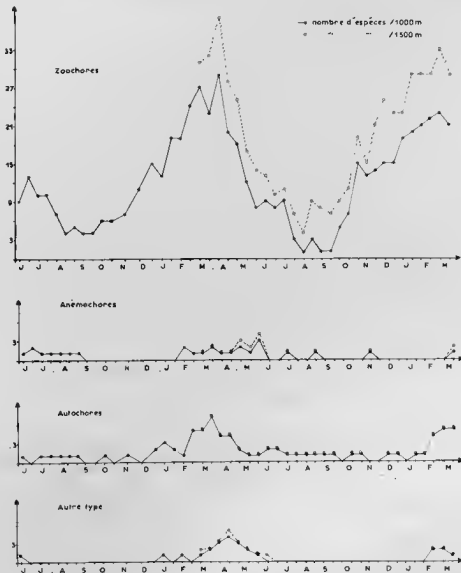
Au pic de floraison (septembre-octobre, «grande saison sèche») et au pic de fructification (mars «petite saison sèche») correspondent les pourcentages d'accroissement en diamètre les plus faibles (cf. Fig. 3).

Cependant, après la saison sèche, les pourcentages d'accroissement redeviennent vite importants; c'est à cette période qu'a lieu la maturation des fruits. On ne peut donc pas invoquer ici une compétition entre phénomènes végétatifs et reproductifs (cf. JANZEN, 1967).

La figure 1 montre une défoliation maximale en fin de saison des pluies (juillet, août, septembre) et minimale en début de saison des pluies. On peut donc supposer que le renouveau foliaire est maximum entre ces deux périodes, ce qui coïncide avec le pic de floraison. Ce phénomène a déjà été observé en forêt dense humide (KOLMEYER, 1959, à Sri Lanka et FRANKIE, 1974, au Costa-Rica).

La saisonnalité de la fructification peut également être envisagée en fonction des types biologiques ou encore des types de fruits ou de dissémination.

FIG 5. — Saisonnalité de la fructification et types de dissémination pour l'ensemble des espèces de juin 1980 à avril 1982.



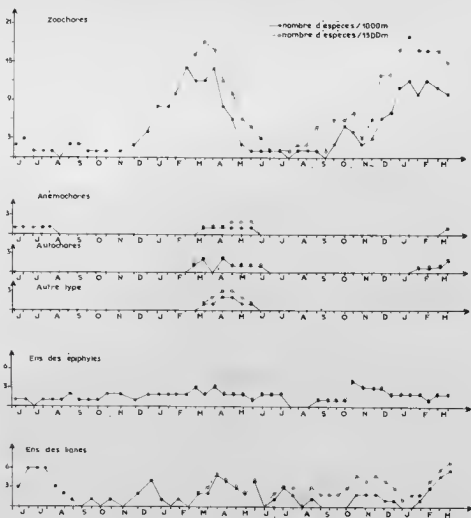
Saisonnalité de la fructification et types biologiques

La figure 4 montre que, quel que soit le type biologique envisagé, il existe toujours une saisonnalité. Ces phénomènes se produisent avec un remarquable parallélisme, mais leur amplitude est très variable, comme le montre l'analyse des équitabilités du nombre d'espèces en fruits au cours des cycles annuels (cf. Tabl. IV).

Il apparaît très nettement que les ligneux érigés de faible diamètre (espèces du sous-bois) ainsi que les épiphytes, ont une fructification plus équitablement répartie au cours du cycle annuel. Les lianes, et surtout les arbres de fort diamètre (espèces des strates supérieures) présentent des amplitudes saisonnières très marquées, avec notamment, chez les arbres, des périodes où les fructifications sont absentes. Notons au second cycle, pour les lianes, une grande variation en fonction de la taille de l'échantillon. Ce problème d'échantillonnage incite à être prudent quant à l'interprétation des résultats pour ce type biologique.

Nous ne retrouvons pas en Guyane (Fig. 4) le déphasage entre fructification des espèces des strates supérieures et inférieures que signalent plusieurs auteurs: FRANKIE *et al.* (1974), HILTY (1980) et FOSTER (1973), ce dernier suggérant, pour ce phénomène, un déterminisme biotique. Le comportement des lianes et des épiphytes ligneux est rarement détaillé dans la littérature.

FIG. 6. — Saisonnalité de la fructification et types de dissémination pour les ligneux érigés de DBH > 30 cm de juin 1980 à avril 1982.



Saisonnalité de la fructification et types de dissémination (Fig. 5 et 6)

Les espèces à fruits charnus, dissémination zoochore dominante, sont largement majoritaires aussi bien pour les grands arbres que pour l'ensemble des espèces, avec la même saisonnalité que celle de la totalité des ligneux. Bien que saisonnière, leur production est néanmoins continue; ce fait est généralement reconnu dans la littérature. Les Zoochores représentent 83 % des espèces ayant été fertiles.

Les Anémochores sont bien plus saisonnières que les Zoochores, en particulier si l'on considère uniquement les grands arbres. En forêt dense guyanaise, leur production a lieu en fin de saison des pluies, ce qui est très surprenant, puisque de nombreux auteurs, DAUBENMIRE (1972), FRANKIE *et al.* (1974), ALEXANDRE (1980) et CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) décrivent une saisonnalité des Anémochores bien marquée, avec un maximum en saison sèche ou fin de saison sèche. Les Anémochores ne correspondent qu'à 6,8 % des espèces ayant été fertiles.

Les Autochores présentent une saisonnalité très nette dans le cas des grands arbres, mais moins marquée si l'on considère l'ensemble des espèces. En effet, de nombreuses espèces du sous-bois présentent une dissémination autochore et ont des productions qui s'étalent tout au long de l'année; le cas le plus typique est celui de *Sandwithia guianensis* (*Euphorbiaceae*). Pour les grands arbres, les productions se situent entre petite saison sèche et fin de saison des pluies. ALEXANDRE (1980), en Côte d'Ivoire, constate pour les grands arbres autochores une production des fruits durant la transition saison sèche-saison pluvieuse. L'alternance d'humidité et de sécheresse atmosphérique qui caractérise cette période serait particulièrement favorable à la déhiscence explosive des fruits. Une interprétation semblable peut valoir pour les grands arbres autochores de la forêt guyanaise; l'étalement des productions des espèces du sous-bois irait donc de pair avec leur isolement relatif du macroclimat. Les Autochores ne sont plus que 4,9 % des espèces ayant été fertiles.

La catégorie «autre type de dissémination» regroupe les espèces ne présentant aucune adaptation évidente à un type de dissémination. Pour la plupart, ce sont des espèces à grosses graines riches en réserves (*Carapa procera*, *Meliaceae*; *Eperua grandiflora*, *Vouacapoua americana*, *Caesalpinia*), chez les arbres; *Clathrotopis brachypetala*, *Papilionaceae*, chez les lianes, en sont des exemples typiques). On constate, aussi bien pour l'ensemble des espèces que pour les grands arbres de ce groupe, une production de fruits très saisonnière qui a lieu en fin de saison des pluies. Ces espèces bénéficient certainement du comportement de mise en réserve caractéristique des Caviomorphes forestiers d'Amérique du Sud (cf. MORRIS, 1962). En Guyane, l'Agouti (*Dasyprocta agouti*) et l'Acouchi (*Myoprocta acouchi*) sont très actifs dans ce domaine (G. DUBOST, comm. pers. et observations pers.). L'apparition d'un tel comportement lorsque les disponibilités alimentaires sont excédentaires pourrait expliquer le regroupement de ces productions de fruits. C'est, en quelque sorte, l'hypothèse que SMYTHE (1970) généralise à l'ensemble des espèces à grosses graines. Cette catégorie représente seulement 4,9 % des espèces ayant été fertiles.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE (D. Y.), 1980. — Caractère saisonnier de la fructification dans une forêt hygrophile de Côte d'Ivoire. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 34: 335-359.
- AUBRÉVILLE (A.), 1959. — La flore forestière de Côte d'Ivoire. C.T.F.T., n° 15, 3 tomes.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), ATRAMENTOWICZ (M.), CHARLES-DOMINIQUE (M.), GÉRARD (H.), HLADIK (A.), HLADIK (C. M.) et PRÉVOST (M. F.), 1981. — Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Revue Ecol. (Terre Vie)*, 35: 342-435.
- CORNER (E. J. H.), 1951-1952. — Wayside trees of Malaya, vol. I, 772 p. et vol. II, 228 p., 2^e éd. Government printing office, Singapour.

- CROAT (T. B.), 1969. — Seasonal flowering behavior in Central Panama. *Ann. Mi. bot. Grdn.*, 56: 295-307.
- DAUBENMIRE (R.), 1972. — Phenology and other characteristics of tropical semideciduous forest in North Western Costa Rica. *J. Ecol.*, 60: 147-170.
- FOSTER (R.), 1973. — Seasonality of fruit production and seed fall in a tropical forest ecosystem in Panama. Ph. D. Duke University, Durham, NC.
- FRANK (G. W.), BAKER (H. G.) et OPLER (P. A.), 1974. — Comparative phenological studies of trees in tropical lowlands wet and dry forest sites of Costa Rica. *J. Ecol.*, 62: 881-919.
- HLADIK (A.) et HLADIK (C. M.), 1969. — Rapports trophiques entre végétation et primates dans la forêt de Barro Colorado (Panama). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 23: 25-117.
- HILTY (S. L.), 1980. — Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*, 12: 292-306.
- HOLTUM (R. E.), 1940. — Periodic leaf-change and flowering of trees in Singapore II. *Garden's Bull. str. Sett.*, 11: 119-175.
- JANZEN (D. H.), 1967. — Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21: 620-637.
- 1974. — Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the *Dipterocarpaceae*. *Biotropica*, 6: 69-103.
- 1976. — Seeding patterns of tropical trees. In P. P. TOMLINSON and M. H. ZIMMERMAN (eds.), *Tropical trees as living systems*, pp. 83-128. Cambridge Univ. Press, New York.
- KLINGE (H.) et RODRIGUES (W. A.), 1968. — Litter production in an Amazonian terra firme forest. *Amazoniana*, 1: 287-302.
- KOLMEYER (K. O.), 1959. — The periodicity of leaf change and flowering in the principal forest communities of Ceylon. *Ceylon Forester*, 4: 157-180/308-364.
- McCLURE (H. E.), 1966. — Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. *Malayan Forester*, 29(3): 182-203.
- MEDWAY (F. L. S.), 1972. — Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4: 117-146.
- MENSBRUGE (G. DE LA), 1966. — La germination et les plantules des essences arborées de la forêt dense humide de la Côte d'Ivoire. C.T.F.T., N° 26, 389 p.
- MORRIS (D.), 1962. — The behavior of the Green Acouchi (*Myopacta pratti*) with special reference to scatter hoarding. *Zool. Soc. London, Proc.*, 139: 701-732.
- NEVLING (L. I. Jr.), 1971. — The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 16: The flowering cycle and an interpretation of its seasonality. *J. Arnold Arbor.*, 52: 586-613.
- NG (F. S. P.), 1978. — Gregarious flowering of Dipterocarps in Kepong, 1976. *Malayan Forester*, 40: 126-137.
- PUIG (H.), 1979. — Production de litière en forêt guyanaise. Résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, t. 115, fasc. 3-4: 338-346.
- 1981. — Rythmes de floraison, de fructification et de défoliation d'*Eperua falcata* Aubl. en forêt guyanaise. 106 *Congr. Nat. Soc. Savantes*, Perpignan, 1981, fasc. II: 139-148.
- RUIZ ZAPATA (T.) et KALIN ARROYO (M. T.), 1978. — Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica*, 10: 221-230.
- SCHNELL (R.), 1970. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. t. I, vol. 1, 499 p., Gauthier-Villars, Paris.
- SMYTHE (N.), 1970. — Relationships between fruiting seasons and seeds dispersal methods in a Neotropical forest. *Am. Nat.*, 104: 25-35.

Les auteurs remercient l'ORSTOM et plus particulièrement nos Collègues botanistes et le Directeur du Centre de Cayenne pour toute l'aide qu'ils nous ont apportée lors de nos séjours en Guyane. Une partie de ce travail a été réalisée alors que D. SABATIER était VAT dans le cadre du Centre ORSTOM de Cayenne.

LES PLANTULES D'ARBRES FORESTIERS DE GUADELOUPE: ADAPTATIONS STRUCTURALES ET DIMENSIONNELLES¹

Alain ROUSTEAU

Laboratoire de Botanique tropicale, Equipe de recherche: Structures foliaires et écomorphologie des plantes tropicales,
U.E.R. 59, Université Pierre et Marie Curie (PARIS VI), 12, rue Cuvier, 75005 PARIS.

SUMMARY

Seedlings of some forest species were studied in the Guadeloupe. Cotyledon morphology presents basic characteristics of seedlings. In the rain forest, three fundamental categories are living: foliar cotyledons (39%), succulent hypogeous cotyledons (39%) and succulent epigeous cotyledons (21%). Three biotopes were considered: the understory, the clearing and the open environment. Firstly, adaptive relationships may be supposed from the results of a ternary diagram obtained by plotting the distribution of the three seedling types within the three environments.

Secondly, adaptive dimensional relationships are revealed by the correlation between measurements (height above the ground and surface of the first chlorophyllous organs) and the three morphological patterns. For instance the seedling may be doubled in size in one environment which receives less light.

Les espèces ici traitées appartiennent à un ou à plusieurs biotopes qui composent la forêt dense de Guadeloupe. Toutes, en un lieu ou un autre, participent à la constitution de la voûte. A ce titre, elles déterminent à la fois leurs descendance et les milieux où vont se développer ces descendance. Si développement il y a, il atteint nécessairement le stade de plantule. La plantule résulte, en effet, de la transformation de l'embryon par la germination («germination» prise au sens de GATIN, 1924). Rigoureusement, on ne doit plus parler de plantule lorsque la croissance manifeste de l'individu utilise les assimilats photosynthétiques (ALEXANDRE, 1977).

Ainsi définie, la plantule ne croît qu'aux dépens de réserves séminales. La transition au métabolisme assimilateur, marquant la fin du stade plantulaire, est éminemment précaire, comme en atteste le très faible nombre de rescapés d'une «brosse de semis». On pourra préciser ultérieurement quel sens donner à cette précarité.

I. — LES STRUCTURES

Les cotylédons interviennent pour une part importante dans le polymorphisme des plantules. Ils offrent d'ailleurs un critère de détermination précieux car peu ambigu. Une observation, même superficielle, permet d'en distinguer aisément trois catégories majeures:

¹ Les observations qui font l'objet du présent exposé ont été effectuées dans le cadre d'une étude des arbres des Petites-Antilles dont l'Office National des Forêts est l'initiateur, et que M. B. Rollet coordonne.

1. — *Les cotylédons foliacés*: verts et exposés, comme ceux du «marbri» (*Richeria grandis* Vahl., *Euphorbiaceae*) représentés sur la figure 1.

2. — *Les cotylédons succulents épigés*: exposés à l'extrémité d'un hypocotyle aérien, en général non verts et inaptes à la photosynthèse. Le «bois rouge carapate» (*Amanoa caribaea* Kr. et Urb., *Euphorbiaceae*) en fournit un exemple (Fig. 2).

3. — *Les cotylédons succulents hypogés*: demeurant au niveau de la litière, le plus souvent à l'intérieur de téguments persistants. Le «mirobolan» (*Hernandia sonora* L., *Hernandiaceae*) illustre ce dernier cas (Fig. 3).

FIG 1 — Plantule de *Richeria grandis* Vahl. (*Euphorbiaceae*) à cotylédons foliacés.

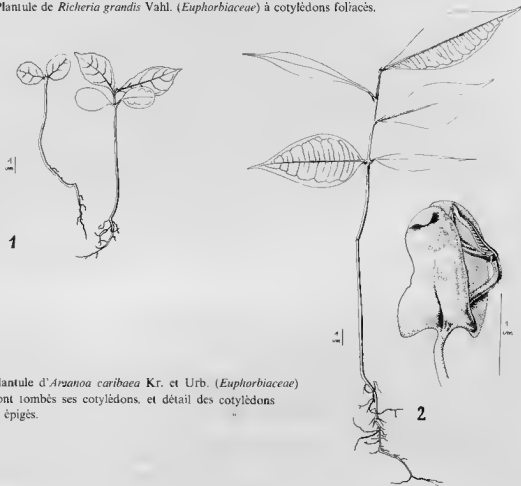


FIG 2 — Plantule d'*Amanoa caribaea* Kr. et Urb. (*Euphorbiaceae*) lorsque sont tombés ses cotylédons, et détail des cotylédons succulents épigés.

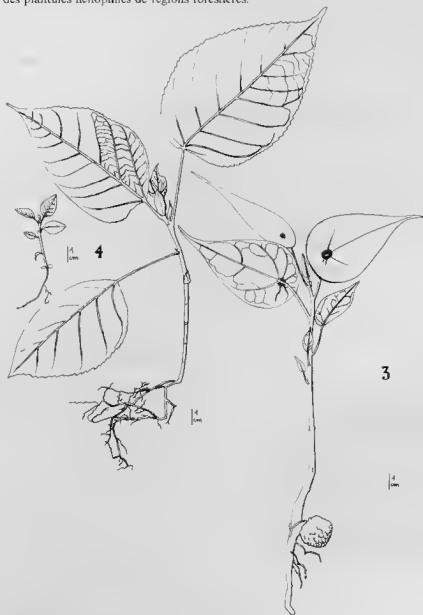
D'autres expressions des caractères cotylédonaire se rencontrent plus rarement. Les cotylédons succulents sont en effet parfois verts (*Erythroxylon squamatatum* Sw., *Erythroxylaceae*); ou encore, comme chez *Inga ingoides* L. (*Mimosaceae*), quoique succulents et dépourvus de tégument, ils demeurent exposés sur le sol. Il existe aussi des cotylédons suçoirs (*Annona montana* Macf., *Annonaceae*), des cotylédons soudés (*Syzygium jambos* (L.) Alst., *Myrtaceae*)...

A chaque type cotylédonaire est lié, dans le développement de la plantule, un comportement physiologique particulier.

Ainsi, les plantules dont les cotylédons sont foliacés bénéficient rapidement d'une assimilation chlorophyllienne, souvent même, avant le développement complet de l'hypocotyle (LOVELL et MOORE, 1970). Mais la

FIG 3— Plantule de *Hernandia sonora* L. (*Hernandiaceae*) à cotylédons succulents hypogés protégés par les téguments.

FIG 4— Plantule de *Cecropia peltata* L. (*Moraceae*) à cotylédons foliacés. Les dimensions très réduites de la plantule caractérisent des plantules héliophiles de régions forestières.



faiblesse des réserves (cotylédonaire et hypocotylaires) ne permet qu'une croissance limitée et une survie très brève lorsque l'éclairement ambiant ne satisfait pas au besoin de l'espèce.

Les réserves plus consistantes des plantules à cotylédons succulents épigés sont généralement² totalement épuisées par la germination. Les cotylédons tombent alors précocement dès que sont exposées les premières feuilles assimilatrices, mais ils ont assuré la croissance initiale longue d'une plantule puissante.

² MAURY (1978) cite cependant des plantules de *Dipterocarpaceae* dont les cotylédons succulents épigés persistent deux ou trois ans. Ces espèces montrent, en dépit de leur morphologie, un comportement analogue à celui des plantules à cotylédons succulents hypogés

Enfin, bien des espèces profitent des réserves séminales plus durablement : plusieurs mois, plus d'un an parfois. Les cotylédons volumineux restent au sol, protégés par des téguments. La persistance de la plantule, en éclaircissement limitant, ne s'accompagne que d'une activité morphogène imperceptible, ne dissipant les réserves cotylédonaires que parcimonieusement.

Symphonia globulifera L. f. (*Clusiaceae*), le palétuvier jaune, se comporte comme une espèce de ce dernier groupe, bien que les réserves soient emmagasinées dans un hypocotyle hypertrophié.

Les plantules des espèces étudiées (53), toutes appartenant à la forêt dense, se répartissent entre les trois catégories structurales retenues, comme il suit :

21 % des plantules possèdent des cotylédons succulents épigés.

Les deux autres catégories se partagent équitablement l'effectif restant :

39 % des plantules montrent des cotylédons foliacés

39 % des cotylédons succulents hypogés.

La forêt dense, même naturelle, présente une diversité mésologique que souligne, et que détermine d'ailleurs, sa composition floristique (au moins certains de ses aspects). Il se pose la question de savoir si les plantules, en tant qu'initiatrices de la future composition floristique, révèlent, dans leur morphologie structurale, une certaine sensibilité au biotope. L'hétérogénéité forestière est décrite ici par le biais de césures arbitraires. Sont reconnus les biotopes suivants :

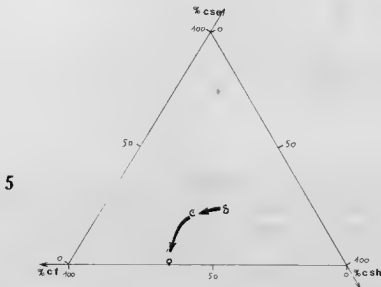
— le sous-bois, globalement plus clair en Guadeloupe qu'ailleurs, en raison des pentes et de la fréquence des cyclones;

— les clairières, ouvertures spatialement réduites (quelles que soient leurs origines);

— les milieux ouverts, conséquences d'une déforestation plus ample (coupes, glissements de terrain...).

Le diagramme ternaire de la figure 5 représente les modifications des fréquences, relatives aux trois types

FIG. 5 — Variations corrélatives des trois catégories de plantules distinguées le long d'un unique gradient mésologique symbolisé par les flèches. Les trois points figurés ne représentent que des étapes arbitraires dans le continuum qui mène des biotopes les plus sombres vers les plus ensoleillés.



Abréviations : s, sous-bois ; c, clairière ; o, milieux ouverts ; cf, cotylédons foliacés ; cse, cotylédons succulents épigés ; csh, cotylédons succulents hypogés.

plantulaires discernés, d'un milieu à l'autre.

Les trois biotopes ne représentent que trois étapes arbitraires le long d'un unique gradient mésologique, conduisant de la pénombre humide à la luminosité de milieux à peine plus secs. En réalité, les fréquences varient, le long de ce gradient, d'une façon aussi continue que les facteurs mésologiques. Et, c'est la flèche (Fig. 5) qui est significative et non les points figurés, artifices de la méthode.

Les plantules à cotylédons foliacés sont d'autant plus fréquentes que le milieu est plus ensoleillé. Du tiers des effectifs spécifiques en sous-bois, elles en forment les 2/3 en milieux ouverts.

La proportion des plantules à cotylédons succulents hypogés décroît inversement, au fur et à mesure qu'augmente l'éclairement global (de 43 % à 33 %).

La même tendance régit la répartition des plantules à cotylédons succulents épigés, mais plus accentuée encore, puisque cette catégorie, au regard de l'échantillon analysé, se trouve exclue des milieux ouverts, alors qu'elle représente 23 % des espèces du sous-bois.

D'où, compte tenu des correspondances énoncées plus haut entre la structure morphologique, la dynamique de la croissance initiale et certaines propriétés du métabolisme, des affinités d'ordre adaptatif transparaissent, c'est-à-dire que les différents types plantulaires ont tendance à occuper les milieux auxquels ils sont prédestinés.

Cependant, il faut remarquer que ces relations ne sont, en effet, que les plus fréquentes. La plantule de *Richeria grandis*, par exemple, se développe fort bien dans le sous-bois alors qu'elle expose des cotylédons foliacés.

II. — LES DIMENSIONS

Les catégories structurales proposées ci-dessus ne rendent pas un compte satisfaisant du polymorphisme plantulaire.

Des variations dimensionnelles flagrantes, telles que celles qui apparaissent lorsque l'on compare la plantule de *Cecropia peltata* L. (*Moraceae*) (Fig. 4) à celle de *Richeria grandis* (Fig. 1), toutes deux à cotylédons foliacés, ne peuvent être dénuées de corollaires comportementaux. La petitesse d'une plantule de *Cecropia* permet la mise en œuvre très rapide de l'assimilation chlorophyllienne, mais sa fragilité et ses négligeables réserves lui confèrent une précarité accrue.

Au fond, quelle que soit sa nature morphologique (cotylédon foliacé ou feuille), c'est la surface du premier organe assimilateur, ainsi que la hauteur par rapport au sol à laquelle il se trouve exposé, qui conditionnent son efficacité. La notion de première surface assimilatrice revêt une signification physiologique et écologique, en ce qu'elle caractérise le stade morphologique où s'inaugure le métabolisme assimilateur.

Au travers de la hauteur et de la surface des premiers organes assimilateurs, il devient possible de décrire des «plantules moyennes», dont les dimensions sont les moyennes arithmétiques calculées sur l'ensemble des plantules que l'on veut décrire.

La confrontation des plantules moyennes (Fig. 6) confirme tout d'abord que les dimensions des plantules sont très dépendantes des catégories structurales. Les plantules à cotylédons foliacés sont les plus petites, celles à cotylédons succulents hypogés, les plus grandes.

En second lieu, les dimensions plantulaires révèlent l'effet du milieu. Il reste constamment vrai, et ce à l'intérieur de chacune des catégories structurales, que les plantules sont d'autant plus grandes que le milieu est sombre et humide.

Le gradient mésologique se traduit en terme de dimensions. Au continuum écologique correspond un continuum adaptatif.

La seconde façon dont les plantules sont morphologiquement assujetties aux milieux réside en une adaptation dimensionnelle, dont les plantules minimales (celle de *Cecropia* par exemple) constituent le terme extrême: une remarquable adaptation héliophile.

III. — LES PLANTULES ET LE COMPORTEMENT SPÉCIFIQUE

Des adaptations physiologiques, non révélées par la morphologie, affectent aussi les plantules. Cependant, dans ses plus remarquables manifestations, l'adaptation des plantules procède de deux modalités éventuellement associées, l'une structurale, l'autre dimensionnelle.

Ainsi analysé, le polymorphisme des plantules souligne leur spécialisation écologique. C'est essentiellement au stade plantulaire qu'un individu se révèle, ou non, comme adapté. C'est là que s'exprime le plus intensément le tempérament de l'espèce et, par voie de conséquence, que se manifeste sa sensibilité à travers des taux de mortalité extrêmes.

Malgré cela, les caractères plantulaires ne définissent pas dans sa totalité le comportement d'une espèce (BURTT, 1972). Il faut leur ajouter les facteurs qui régissent le semis et provoquent la germination; ceux qui font qu'une graine, à un moment donné, se trouve en un lieu donné et y germe. Trois caractères spécifiques semblent intervenir:

— La fructification: de sa fréquence et de son intensité dépendent directement le nombre de graines libérées et le moment de leur libération. Or, d'une façon générale, les grosses graines sont produites en moins grand nombre que les petites (BURTT, 1972). La maturation en est longue et dispendieuse, mais la dissipation énergétique occasionnée par les transferts des métabolites aux fruits est d'autant réduite que les fruits sont moins nombreux (HARPER *et al.*, 1970).

— La dissémination: les grosses graines, barochores, subissent généralement des déplacements peu importants, du moins ceci est-il sensible en forêt dense de Guadeloupe où les grands frugivores n'existent plus. Par contre, les diaspores zoochores, transportées par les oiseaux ou les chauves-souris et, a fortiori, les semences anémochores, sont plus largement dispersées.

FIG 6 — Les «plantules moyennes». Les schémas illustrent les dimensions caractéristiques moyennes (hauteur par rapport au sol et première surface assimilatrice) de chaque catégorie plantulaire, dans les différents milieux considérés ici. La surface des premiers organes assimilateurs (cotylédons pour les plantules à cotylédons foliacés, feuilles pour les autres) est symbolisée par un disque déformé en ellipse par illusion perspective. La plus petite des plantules schématisées est celle de *Cecropia peltata*.



Mêmes abréviations qu'en figure 5.

— Les modalités de la germination conditionnent enfin l'avènement d'une plantule puisque la dormance vient parfois le différer dans le temps. Des graines de petites dimensions (*Cecropia* par exemple, selon PRÉVOST, 1981), appartenant à des espèces héliophiles prolifiques, peuvent demeurer très longtemps en attente dans la litière forestière, constituant majeur du potentiel séminal édaphique (ALEXANDRE, 1979). Les graines des espèces primaires ne montrent pas de semblables comportements (GUEVARA et GOMEZ-POMPA, 1971); or, leurs graines sont, en moyenne, plus volumineuses (Fig. 6).

Ces composantes du comportement ne peuvent être considérées comme strictement inféodées au taxon. La pollinisation, dont dépendent étroitement les caractéristiques de la fructification, fait largement appel aux animaux. De même, des levées de dormance nécessitent la digestion de graines par des frugivores. Mais, c'est surtout dans la dissémination qu'interviennent, avec le plus de conséquences, les animaux. La connaissance de leurs préférences alimentaires et de leur éthologie conditionne notre compréhension de la forêt, de sa composition floristique instantanée comme de sa dynamique.

De ces quelques remarques trop générales, il ressort que les facteurs déterminant la population plantulaire d'un milieu (néophytion d'ALEXANDRE, 1977) sont tous liés, peu ou prou, au volume de la graine. Or, comme l'illustrent les dimensions séminales moyennes portées en figure 6, ni la structure de la plantule, ni ses dimensions caractéristiques ne sont indépendantes de ce volume.

Le comportement d'une espèce apparaît essentiellement déterminé par les éléments suivants:

Premièrement, les facteurs internes et externes régissent le semis (fructification, dissémination) et la germination. Ceux-ci, considérés pour l'ensemble des espèces d'une formation, sont responsables de la constitution de la population plantulaire.

L'avenir de la plante, après cela, dépend des potentialités écologiques de la plantule.

L'étude des plantules fournit des informations sur chacun de ces éléments.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE (D. Y.), 1977. — Essai de définition morphologique de la plantule. Multigraphie ORSTOM.
 — 1979. — De la régénération naturelle à la sylviculture en forêt tropicale. Multigraphie ORSTOM.
- BURTT (B. L.), 1972. — Plumular protection and some related aspects of seedling behaviour. *Trans. Bot. Soc. Edinb.*, 41: 393-400.
- GATIN (C. L.), 1924. — Dictionnaire aide mémoire de botanique. P. Lechevalier, éd., Paris, 847 p.
- GUEVARA (S. S.) et GOMEZ-POMPA (A.), 1972. — Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, Mexico. *J. Arnold Arb.*, 53: 312-325.
- HARPER (J. L.) et al., 1970. — The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 327-356.
- LOVELL (P. H.) et MOORE (K. G.), 1970. — A comparative study of cotyledons as assimilatory organs. *Journ. Experimental Bot.*, 21 (69): 1017-1030.
- MAURY (G.), 1978. — *Dipterocarpaceae*: du fruit à la plantule. Thèse Doctorat d'Etat, Univ. de Toulouse, 2 vol., 432 + 344 p.
- PRÉVOST (M. F.), 1981. — Mise en évidence de graines d'espèces pionnières dans le sol de forêt primaire en Guyane. *Turrialba*, 31 (2): 121-127.
- ROUSTEAU (A.), 1983. — 100 plantules d'arbres guadeloupéens. Aspects morphologiques et écologiques. Thèse 3^e cycle, multigraphiée. 2 vol., 97 + 200 p.

CROISSANCE ET DÉMOGRAPHIE DES SEMIS NATURELS EN FORÊT DE TAÏ (Côte d'Ivoire)

Daniel-Yves ALEXANDRE
ORSTOM, BP 165, 97301 CAYENNE.

SUMMARY

Two populations of small saplings were studied in Taï forest: one in the understorey where all the species were considered, and the other, along an exploitation trail, where only *Tarretia utilis* has been studied. Growth and demography of these two samples were followed for three years. Results are similar to those from other areas: growth remains very slow in the understorey but may greatly increase as soon as light conditions improve. Hypothesis on the adaptation of the photosynthetic apparatus are formulated.

La régénération naturelle des forêts tropicales humides intertropicales de plaine est un phénomène essentiellement discontinu. La grande majorité des espèces d'arbres de la voûte produisent de grosses graines dénuées de dormance comme de protection contre la dessiccation, germent en sous-bois et donnent rapidement naissance à une plantule de taille importante et aux feuilles étalées (ALEXANDRE, 1980). Une fois la phase de germination passée, la plantule que l'on va appeler maintenant petit plant, n'évoque plus que lentement; elle semble inerte et ne s'éprouve pas en une vaine recherche de la lumière comme le ferait celle d'une espèce moins sciaphile (LOACH, 1970). Le petit plant est pour les espèces sciaphiles des forêts denses la forme d'attente jouée chez d'autres espèces par la graine ou, chez d'autres encore, par l'arbre adulte (ALEXANDRE, 1982).

Lorsque, souvent à la suite d'une bourrasque, la voûte est localement détruite au-dessus du petit plant (chablis), celui-ci reçoit une énergie accrue, passant par exemple de 0,5 % à 5 % du rayonnement incident, et même quand le ciel est clair, la totalité du rayonnement direct pendant les quelques dizaines de minutes où le soleil passe au-dessus de la trouée. C'est dans ces conditions nouvelles que le petit plant amorcé sa croissance et gagne rapidement la voûte.

Ce schéma est celui que l'on peut tirer de l'observation d'une espèce comme l'avodiré (*Turraeanthus africana*, Méliacées) chez qui on a observé une croissance annuelle de 2,5 cm en moyenne en sous-bois, atteignant 2 m dans une petite clairière (ALEXANDRE, 1977). Nous allons ici chercher à le préciser par des observations effectuées en forêt de Taï (sud-ouest de la Côte d'Ivoire).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La station étudiée est située en milieu de toposéquence, en bordure du parc national. Son sol, typique des sols de la forêt de Taï, est rouge et fortement gravillonnaire. La station jouxte une piste d'exploitation

forestière mais ne porte pas d'autre signe de perturbation.

Nous allons comparer le devenir de deux populations: l'une de 249 petits plants de toutes espèces en sous-bois, et l'autre de 86 Niangons (*Tarretia utilis*, Sterculiacées) le long de la piste.

Les petits plants de toutes espèces marqués sont ceux qui constituent la strate la plus basse de la forêt. Il s'agit d'une notion subjective ou du moins difficile à quantifier: selon l'endroit que l'on observe, on est amené à fixer la hauteur maximale à un seuil plus ou moins élevé. Parfois, cette strate est clairement absente. L'âge des plants marqués est inconnu au départ et les déterminations sont de plus souvent difficiles, tous les plants n'ont pu être déterminés.

Le niangon est une essence couramment exploitée, très facile à reconnaître, longtemps monoécue, réputée sciaphile et de plus abondante en forêt de Taï où elle se rencontre de préférence dans les bas-fonds. C'est une essence pour laquelle la technique de l'enrichissement en layons a donné de bons résultats (CATINOT, 1965) et les conditions rencontrées en bordure de piste doivent ressembler à celles d'un layon mal entretenu.

Les petits plants du sous-bois sont tous marqués par une étiquette «Dymo» attachée par un souplisseau de plastique au ras du sol où elle disparaît rapidement. Pour retrouver les étiquettes et les plants, il faut un repérage. Deux techniques ont été utilisées: les numéros 1 à 166 sont situés de part et d'autre d'une ligne perpendiculaire à la pente, matérialisée lors des mesures par une ficelle tendue entre deux arbres. Ce type de marquage très discret a été utilisé pour ne pas trop modifier le comportement des animaux. Les numéros 167 à 249 sont contenus dans quatre placettes de 1 m x 1 m matérialisées par du fer à béton miniumisé et donc repérable de loin. Cette technique donne également satisfaction et permet en outre de rapporter les observations à l'unité de surface; ici, par exemple, la densité est de 21 petits plants par mètre carré.

Les niangons de bord de route ont été repérés par un numéro en «Dymo» rouge-orange, très visible, également attaché par du souplisseau plastique, mais, dans leur cas, nous avons disposé les étiquettes à une certaine hauteur sur la tige. A la deuxième mesure, nous n'avons retrouvé que 72 étiquettes sur les 100 initiales. Les 28 manquantes avaient dû être arrachées par des singes. Dans la suite de l'expérience, les étiquettes n'ont plus été abîmées. Les interférences avec la faune ne sont jamais à négliger dans une étude d'écologie des plantes. Quatorze plants ont pu être retrouvés grâce au plan initial et c'est donc 86 plants en tout qui ont été suivis.

TABLEAU I. — Croissance et démographie d'une population de petits plants du sous-bois de la forêt de Taï.

Date	août 1975	avril 1976	mai 1977	février 1978	mars 1979
Durée { mois	0	8	21	30	43
ans	0	0,67	1,75	2,5	3,58
Croissance moyenne totale	0	2,26 ± 0,76	3,07 ± 0,57	4,35 ± 1,21	4,83 ± 1,23
Croissance moyenne annuelle	-	3,37	1,76	1,74	1,35
Croissance maximale observée	-	20	28 (16 cm/an) <i>Popoula nanyangensis</i>	55 (22 cm/an) <i>Moragros noubreana</i>	63 (12 cm/an) <i>Raphicortyia benthamii</i> <i>Moragros noubreana</i>
Vivants sains	N 249 % 100	199 80	161 73	131 53	129 52
Attaques	N 0 % 0	32 13	27 14	45 25	36 27
Morts	N - % -	17 7	24 12	5 3	33 21
% effectif précédent	-	7	12	14	21
% effectif initial	-	7	16	18	32
Vivants	N 249	231	208	176	165
Taux de mortalité	% -	11	10	13	11

RÉSULTATS

A. — Démographie en sous-bois (cf. Tabl. I)

a) Croissance en hauteur

La croissance en hauteur dans le sous-bois est faible et surtout tend à diminuer de mesures en mesures : 3,37 cm/an à la première mesure, 1,35 cm/an à la quatrième.

Les croissances maximales observées sont nettement plus élevées. Elles sont le fait d'une espèce d'une part : *Diospyros soubreana* (Ebénacées), d'un groupe morphologique d'autre part : les lianes. Lors de la quatrième mesure en mars 1979, les cinq meilleures croissances sur toute la durée de l'expérience sont le fait de deux *D. soubreana* avec 63 cm et 20 cm et de trois lianes : *Neuropeltis acuminata* (Convolvulacées) 20 cm, *Tricalisia reflexa* (Rubiacées) 18 cm, sp. ind. (liane) 21 cm.

Diospyros soubreana, comme les autres espèces connues de *Diospyros*, se conforme au modèle de MASSART décrit par HALLÉ et OLDEMAN (1970). Les auteurs soulignent la fréquence de ce modèle en sous-bois. Ils ajoutent : « les limbes se développent préférentiellement dans le plan horizontal... cette dorsiventralité est peut-être liée à la faiblesse de l'éclaircissement dans le sous-bois, où des dispositifs efficaces pour la captation de l'énergie lumineuse constituent des atouts dans la compétition interspécifique. » Opinion qui nous semble justifiée. De plus, grâce au mode de croissance discontinu du tronc, les feuilles d'un étage supérieur ne produisent, comme l'a montré HORN (1971), qu'un ombrage diffus, peu gênant, sur celles de l'étage inférieur.

On peut également remarquer que les lianes comme les plantes du modèle de MASSART ont une croissance en hauteur discontinue. En effet, très souvent, comme l'a montré CREMERS (1973), il existe chez les espèces lianescentes une forme de jeunesse érigée à croissance lente et entre-nœuds courts qui donne naissance à la forme adulte lianescente à entre-nœuds longs et croissance rapide. On constate assez souvent au premier stade un renflement, parfois marqué, du pivot. Il se peut que ce renflement, plus rarement observé chez les espèces érigées, corresponde à l'accumulation de réserves mobilisables lors de la phase de croissance rapide, ce qui serait intéressant à étudier.

Le taux de croissance relatif pour l'ensemble des petits plants n'a, à notre avis, pas grande signification en raison à la fois de la diversité spécifique de l'échantillon et de la fréquence des attaques. Nous pouvons cependant le calculer. Il est pour l'ensemble de l'échantillon de 0,065, de 0,045 pour les seuls plants qui font moins de 20 cm au départ des observations et de 0,145 pour le pied de *Diospyros* qui a eu la croissance absolue la plus grande. En admettant que de tels taux aient une quelconque signification, on calcule qu'il faudrait, avec le taux le plus faible, 35 ans à un plant de 20 cm pour atteindre 1 m, puis 79 ans à ce même plant pour passer de 1 m à 35 m. Avec le taux moyen il ne faudrait plus que 54 ans pour croître de 1 m à 35 m et avec le taux le plus élevé 25 ans. On voit ici où pourrait mener l'emploi abusif de notions mathématiques puisque la croissance en sous-bois, loin d'être exponentielle tend, sans même tenir compte des différentes attaques, à diminuer au fur et à mesure que le temps passe.

b) Adversités et mortalité dans la population initiale

Tandis qu'une partie de la population de petits plants croît très lentement, une autre subit des attaques diverses et peut disparaître. Les attaques sont de trois types : chutes de branches, abroustissement, attaques d'insectes, mais ne seront pas détaillées ici.

c) Natalité et mortalité des classes postérieures à 1975

Seuls les quatre carrés permanents permettent des observations précises. Elles sont résumées sur le tableau II.

Les effectifs sont faibles mais on peut cependant, compte tenu de nos observations non chiffrées en dehors des carrés permanents, se hasarder à faire deux remarques :

TABLEAU II.— Evolution du nombre de petits plants sur 4 parcelles de 1 m² en sous-bois.

	1975	1976	1977	1978	1979
Population 1975	83	80	76	73	60
Population postérieure à 1975	0	2	9	9	14
Total vivants	83	82	84	82	74

— Beaucoup de plantules apparemment bien installées disparaissent rapidement, souvent dans l'année qui suit leur apparition: sur les treize plants sains marqués entre 1976 et 1978, cinq seulement survivent en 1979. Il s'agit de *Canthium sp.* (Rubiacées), *Chrysophyllum taiense* (Sapotacées), *Strombosia glaucescens* (Olacacées), *Tarrieta utilis* (Sterculiacées) et de *Xylopia quintasii* (Annonacées).

— La population totale de petits plants est approximativement constante. Les plants qui s'installent durablement remplacent en nombre ceux qui finissent par disparaître. Au hasard de la fructification, de la dispersion, et de tout ce qui peut influencer l'écès, une espèce en remplace une autre et l'on voit ainsi le potentiel floristique végétatif du sous-bois évoluer lentement.

B— Démographie du Niangon en lisière de piste forestière

a) Croissance en hauteur

Le taux de croissance relative en hauteur est indiqué sur le tableau III où les plants ont été groupés en classes de 40 cm de hauteur. Il varie sans différence significative de 0,11 à 0,32 avec une moyenne de 0,21. Un tel taux permet à un plant de 1 m d'atteindre une hauteur de 35 m en dix-sept ans.

Les valeurs maximales de croissance observées en 1978, c'est-à-dire après sept mois de croissance, sont de 167 et 170 cm (plants 627 et 636), soit des valeurs théoriques de près de trois mètres par an.

En 1979, la valeur maximale de croissance est 483 cm après 25 mois de croissance (plant 635), soit

TABLEAU III.— Démographie et croissance d'un échantillon de niangons en lisière de piste forestière à Taï.

Hauteur initiale	20 à 59	60 à 99	100 à 139	140 à 179	180 à 219	220 à 259	260 à 299	300 et +	TOTAL
Morts	1	0	3	0	0	0	0	0	4
Attaques en 1978 qui ne repartent pas ou attaqués en 1979	0	2	3	1	1	3	2	1	13
Sains en 1979	4	12	14	8	7	12	8	4	69
Total	5	14	20	9	8	15	10	5	86
RHGA	0,32	0,17	0,25	0,29	0,20	0,21	0,11	0,21	0,21

232 cm/an en moyenne et un taux de croissance relative en hauteur de 0,44 (soit 56 %). Avec un tel taux soutenu, un plant de 1 m de haut atteint 35 m en huit ans. Le plant 627 a crû de 190 cm, ce qui est important mais ne le place plus en tête. Le plant 636 a été étêté par cassure. Six plants sur les 86 qui ont conservé leur étiquette, dépassent 1 m de croissance annuelle.

Le plant 622 qui passe de 123 cm à 370 cm en 25 mois, a un taux de croissance relative en hauteur de 0,53 (70 %) qui, maintenu, lui permettrait de gagner la voûte en moins de sept ans!

b) Attaques et mortalité dans la population initiale

Contrairement à ce qui s'observe en sous-bois, beaucoup d'attaques ne sont pas létales. Sur les douze plants attaqués en 1978, neuf survivent et compensent les nouvelles attaques de 1979 (neuf également) (cf. Tabl. IV). Sur les neuf survivants de 1978, cinq repartent vigoureusement.

On notera, parmi les causes de rupture de brins de Niangon, l'attaque d'un cérambicide. Nous avons confié ce parasite à G. COUTURIER qui a pu le déterminer: il s'agit de *Prosopocera bipunctata* Drury dont le corps fait chez l'imago \pm 25 mm et le diamètre de sortie 8 mm. Cet insecte n'a jamais été observé en sous-bois et sa présence pourrait signaler une ouverture du couvert supraoptimale.

c) Recrutement

En janvier 1979, une importante fructification de Niangon a eu lieu et des semis sont apparus aussi bien en sous-bois que dans les parties les plus ensoleillées des bords de la piste forestière.

TABLEAU IV.— Suivi d'une population de jeunes niangons en bordure de piste forestière.

en 1977	en 1978	en 1979
86 plants sains marqués	74 plants sains 5 attaques qui repartiront dès 1979 2 attaques qui seront réatta- qués en 1979 2 attaques qui ne repartiront pas encore en 1979 3 morts	69 sains 79 [9 attaqués 1 mort

DISCUSSION GÉNÉRALE

On retrouve pratiquement, sur les diverses espèces du sous-bois de la forêt de Taï et plus particulièrement sur le Niangon, les valeurs de croissance que nous avons citées pour l'Avodiré au Banco (ALEXANDRE, 1977).

D'autres observations effectuées en forêt tropicale, soit sous forêt intacte, soit sous forêt éclaircie, soit encore sous ombrière, mais presque toujours limitées à des essences précieuses, montrent aussi la constance de ces valeurs de croissance. Ainsi NICHOLSON (1960, 1965), étudiant la régénération des Dipterocarpaceés en conditions naturelles et sous ombrière, obtient en sous-bois une moyenne de croissance de 12,2 mm/an. L'étude sous ombrière lui permet de conclure que les espèces étudiées bénéficient d'un léger ombrage la première année puis croissent, dès la deuxième année, d'autant mieux qu'il y a plus de lumière.

Plus récemment, LIEW et WONG (1973) observent une croissance moyenne en sous-bois de 3,3 cm/an. A découvert, les Dipterocarpaceés étudiés atteignent 2 m de croissance annuelle. En sous-bois, la faible dispersion des graines favorise l'apparition de semis très denses qui sont sujets à une très forte mortalité: en quatre ans, la survie des semis varie de 0,8 à 16,9 %, soit une mortalité annuelle de 70 % et 36 % respectivement.

DEL AMO (1978, cité par GOMEZ-POMPA et VASQUEZ-YANES, 1981) observe dans le sous-bois de la forêt de Los Tuxtlas des croissances de 1,05 à 3,32 cm/an.

Au Congo, PIETERS (1961) étudie la survie et la croissance du Sapèli (*Entandrophragma cylindricum*) et de l'Assamela (*Afromosia elata*) sous ombrière et sous forêt aménagée. Ce sont deux héliophytes «typiques» pour lesquelles «la forêt intacte est le milieu le plus favorable pour la germination» mais qui demandent rapidement une ouverture du couvert. La meilleure croissance est obtenue pour le Sapèli sous 40 % d'E.R.¹ et pour l'*Afromosia* sous 40-50 %; au-delà, on observe des brûlures et une «virulence accrue des attaques d'insectes». La mortalité de l'*Afromosia* est de 63,5 % sous forêt intacte, au bout de 38 semaines (soit 75 % par an), contre 12,1 % sous forêt très éclaircie donnant un E.R. de 50 % environ.

WADSWORTH et LAWTON (1968) observent la croissance sous ombrière de diverses essences couramment plantées: *Pinus caribea*, *Nauclea diderichii*, *Eucalyptus deglupta*, *Aucoumea klaineano* et *Khaya grandifoliola*. Cette dernière pousse encore significativement sous 1 % d'E.R. et atteint presque son maximum de croissance (à l'état de plantule) sous 5 % d'E.R.

Comme PIETERS (1961), AMPOFO et LAWSON (1972) étudient la démographie d'*Afromosia elata*. La mortalité en sous-bois est de 50 % sur sept mois (soit 70 % par an); en milieu ouvert, elle est «négligeable». Expérimentalement, les meilleures conditions de croissance seraient proches de celles obtenues avec une ombrière continue laissant passer 18 % de ce qui parvient avec un écran latéral seulement. D'après les indications des auteurs, on peut estimer l'E.R. global sous l'ombrière continue à 4 % environ.

En Guyane, CLARKE (1956) procède à des ouvertures progressives du couvert naturel. La meilleure régénération du «Greenheart» (*Ocotea rodiei*) s'obtient avec un sous-bois et un sous-étage détruits et un dais légèrement éclairci laissant, au total, pénétrer environ 15 % de l'éclairement incident. CLARKE note que le Greenheart peut résister à l'ombre plusieurs années et répondre immédiatement à l'éclaircie du couvert.

Toutes les espèces citées précédemment sont réputées sciaphiles et on ne s'étonnera pas de trouver des besoins en lumière encore plus grands chez des espèces réputées héliophiles. Ainsi OKALI (1971 et 1972) montre que les croissances maximales du Framiré (*Terminalia ivorensis*), du Fromager (*Ceiba pentandra*) et de l'Iroko (*Chlorophora excelsa*) seraient obtenues pour des éclaircissements supérieurs au plein soleil! Les points de compensation de ces essences seraient de 5,2, 4,5 et 4 % respectivement.

SYNNOTT (1973) a étudié la régénération du Sipo (*Entandrophragma utile*) en Ouganda. En sous-bois, la survie d'un semis est limitée à 1,8 % au bout de deux ans, les rongeurs occasionnant 40 % des pertes et les céphalophes 30 %. La croissance est en moyenne de 2,4 cm/an et la croissance maximale observée 10,8 cm/an.

Toutes ces observations montrent une croissance en sous-bois très faible et, une fois passés les très jeunes stades, un optimum de croissance dans des conditions souvent proches du plein découvert. BAUR (1968) écrit, après avoir visité nombre de forêts tropicales tout autour du globe: «The ability to persist for long periods with little growth, and then to respond rapidly to improved environmental conditions, is one of the most important physiological characteristics of rainforests plants, and it appears to be shared to a greater or lesser extent by the majority of trees and vines...»

Nos observations à Taï vont bien dans le sens général mais montrent aussi que certaines espèces (ici *Diospyros subreana* et plusieurs espèces de lianes) arrivent à des croissances qui sont loin d'être négligeables (63 cm sur trois ans et demi). Compte tenu du taux d'occurrence élevée des attaques, ces fortes croissances ne permettent cependant sans doute pas aux espèces d'attendre la voûte pour pouvoir fructifier et régénérer. Elles laissent par contre supposer une adaptation au manque de lumière très poussée.

Tout porte, en effet, à penser que l'environnement lumineux du sous-bois des forêts denses est extrêmement limitant. Les plantes du sous-bois étudiées par ODUM et LUGO (1970) à Porto-Rico et par BJORKMAN et al. (1972) en Australie, ne montrent une photosynthèse positive que pendant les taches de soleil. A tel point que ODUM et al. (1970) parlent de nutrition hétérotrophe; les feuilles d'ombre pourraient également survivre grâce à la translocation de métabolismes provenant de parties plus éclairées et seraient l'hypothétique siège de synthèses particulières (ALEXANDRE, 1972).

¹ E.R. = Eclairement Relatif: rapport de l'éclairement sous couvert à l'éclairement au-dessus du couvert.

L'adaptation à la faible luminosité du sous-bois peut être d'ordre métabolique, mais également purement anatomique. On connaît l'épaisseur généralement élevée du parenchyme foliaire, l'importance de la cuticule, l'existence de stomates le plus souvent fermés qui ne s'ouvrent que lors des taches de soleil les plus importantes (LEMEE, 1957). Ces diverses particularités que l'on retrouve chez les plantes adaptées à la sécheresse sont sans doute en rapport avec l'économie de l'eau. Les espèces du sous-bois sont certes très sensibles à la perte de turgescences et sont peu aptes à puiser l'eau du sol (faiblesse du système racinaire, du système vasculaire, du gradient de potentiel hydrique sol-plantes) et à ce titre peuvent tirer profit d'une restriction des échanges avec le milieu atmosphérique. Mais on s'aperçoit en fait que dans des conditions de forte demande évaporative, telles que celles d'une grande clairière, ces plantes sont rapidement grillées. Le blocage des échanges par fermeture stomatique se montrant insuffisant pour empêcher, le cas échéant, la deshydratation des feuilles, on peut émettre l'hypothèse qu'il répond avant tout à un autre rôle, par exemple celui d'accumuler le CO₂ produit tant que le niveau lumineux reste faible et de permettre ainsi une meilleure efficacité photosynthétique au moment des taches de soleil. Ces plantes auraient ainsi une sorte de cycle pseudo-crassulacéen.

La même adaptation permet d'expliquer la croissance élevée des arbres «sciaphiles» dans les petites clairières (ALEXANDRE, 1979). Au «fond» d'une petite trouée, une plante reçoit un éclairage relatif (E.R.) peu important, souvent de l'ordre de 5 %; ce n'est qu'en milieu de journée et lorsque le ciel est clair que l'éclairage devient important. A ce moment, tout le direct parvient au sol et on peut observer des E.R. de l'ordre de 75 %. Les stomates s'ouvrent alors en grand et la feuille transpire ses réserves hydriques beaucoup plus vite qu'elles ne sont renouvelées. Le retour rapproché à une période de faible énergie est indispensable pour que se rétablisse la pleine turgescence.

Ainsi, il convient de nuancer l'opinion de GRIME et HUNT (1975) qui soutiennent que les habitats sévères, en particulier fort ombragés, tendent à être colonisés par des espèces à faible taux de croissance maximale, qui possèdent souvent une faible respiration et une durée de vie des feuilles prolongée. En effet:

- Le faible taux de croissance maximale peut cacher des taux temporaires très élevés.
- La respiration peut être faible, mais peut aussi être amoindrie par le stockage du CO₂ respiratoire.
- La durée de vie des feuilles et des racines peut s'adapter, chez une même plante, aux conditions mésologiques ainsi qu'on l'observe chez le *Turraeanthus* par exemple (ALEXANDRE, 1977).

CONCLUSION

La majorité des espèces de la forêt dense ne présentent pas de dormance et trouvent dans le sous-bois constamment humide des conditions favorables à la germination. On trouve donc dans le sous-bois aussi bien les plantules d'espèces peu adaptées au manque de lumière et qui disparaîtront aussitôt leurs réserves épuisées, que des petits plants d'espèces mieux adaptées. Ces dernières, profitant sans doute des taches de soleil, parviennent à un bilan photosynthétique positif qui leur permet de survivre et même parfois de croître sensiblement. La moindre agression leur est cependant fatale et les causes de traumatisme sont nombreuses; la mortalité est donc élevée, quelle que soit l'espèce.

Au hasard des fructifications, de la dispersion et de la mortalité, la composition floristique de la régénération, de place en place, est en perpétuelle évolution.

La croissance de la végétation lors de cette régénération, dès que le microclimat s'est modifié par suite d'un chablis, est tout à fait remarquable, atteignant 2 m par an, voire davantage. Ces performances étonnantes soulèvent d'importants problèmes d'adaptation physiologique dont l'étude sera indispensable pour une sylviculture rationnelle.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE (D. Y.), 1972. — Régénération et implantation des arbres forestiers en Bass-Côte d'Ivoire. Rapport d'élève, ORSTOM, Adiopodoumé, 29 p.
- 1977. — Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire: *Turraecanthus africana* Pellegr. *Ecologia Plantarum* 12: 241-262
- 1979. — De la régénération naturelle à la sylviculture en forêt tropicale. Multigr. ORSTOM, Adiopodoumé, 33 p.
- 1982. — Aspect de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea* 37: 579-588.
- AMPOFO (S. T.) et LAWSON (G. W.), 1972. — Growth of seedling of *Afromosia elata* (Harm.) in relation to light intensities. *J. appl. Ecol.*, 9: 301-306.
- BAUR (G. N.), 1968. — The ecological basis of rain forest management. V. C. N. Blight, Government Printer, New South Wales, 499 p.
- BJORKMAN (O.) et al., 1972. — Photosynthetic performance of two rain forest species in their native habitat and analysis of their gas exchanges. *Carnegie Inst. Yb.*, 71: 94-102.
- CATINOT (R.), 1965. — Sylviculture tropicale en forêt dense africaine, Extraits de Bois et Forêts des Tropiques, C.T.F.T. éd.
- CLARKE (E. C.), 1956. — The regeneration of worked out greenheart (*Ocotea rodiaei*) forest in British Guiana. *Emp. For. Rev.*, 35(2): 173-183.
- CREMERS (G.), 1973. — Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. I. *Candollea* 28: 249-280.
- GOMEZ-POMPA (A.) et VASQUEZ-YANES (C.), 1981. — Successional studies of a rain forest in Mexico. In Forest succession, D. C. WEST, H. H. SHUGART et D. B. BOTHERN (eds.), Springer-Verlag N.Y., Heidelberg, Berlin.
- GRIME (J. P.) et HUNT (R.), 1975. — Relative growth-rate: its range and adaptative significance in a local flora. *J. Ecol.*, 63: 393-422.
- HALLÉ (F.) et OLDEMAN (R. A. A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson éd., Paris, 178 p.
- HORN (H. S.), 1971. — The adaptive geometry of trees. Monographs in population biology, 3. Princeton Univ. Press, 144 p.
- LEMEÉ (G.), 1957. — Sur les mouvements stomatiques d'arbres et arbustes héliophiles et sciaphiles du domaine de la forêt dense de Côte d'Ivoire. *C. R. Acad. Sc.*, 245: 2074-2077.
- LIEW (T. C.) et WONG (F. O.), 1973. — Density, recrutement, mortality and growth of Dipterocarp seedlings in virgin and logged over forest in Sabah. *Malay. Forest.* 36: 3-15.
- LOACH (K.), 1970. — Shade tolerance in tree seedlings. II. Growth analysis of plants raised under artificial shade. *New Phytol.*, 69: 273-286.
- NICHOLSON (D. I.), 1960. — Light requirements of seedlings of five species of Dipterocarpaceae. *Malay. Forest.*, 23: 344-356.
- 1965. — A review of natural regeneration in the Dipterocarp forest of Sabah. *Malay. Forest.*, 28: 4-24.
- OKALI (D. U. U.), 1971. — Rates of dry matter production in some tropical forest-tree seedlings. *Ann. Bot.*, 35(139): 87-97.
- 1972. — Growth-rates of some West African forest-tree seedlings in shade. *Ann. Bot.*, 36(): 953-959.
- ODUM (H. T.) et LUGO (A.), 1970. — Metabolism of forest-floor microcosm. In A tropical rain forest. U.S.A.E.C. (ed.), chap. 1-3.
- ODUM (H. T.) et al., 1970. — Metabolism and evapotranspiration of some rain forest plants and soil. In A tropical rain forest. U.S.A.E.C. (ed.), chap. 1-8, pp. 103-164.
- PIETERS (A.), 1961. — Premiers résultats de quelques études particulières sur la régénération naturelle en forêt dense équatoriale. Proc. 2^e Conf. For. Internat., Pointe-Noire, 1958, vol. 1, pp. 158-173.
- SYNNOTT (T. J.), 1973. — Problems affecting the establishment of a mahogany, *Entandrophragma utile*, from seed by natural regeneration in tropical high forest, Uganda. I.U.F.R.O. Symp. on «Seed Processing», Bergen, Norway, vol. II, paper n° 27 (13 p.).
- WADSWORTH (R. M.) et LAWTON (J. R. S.), 1968. — The effect of light intensity on the growth of seedlings of some tropical tree species. *J. W. A. S. A.*, 13: 211-214.

CONTRIBUTION À LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE D'UNE FORÊT DES ANDES VÉNÉZUÉLIENNES

Dynamique des trouées et des sous-bois

Bernard ROLLET

Jardin botanique, ONF, 97100 Basse-Terre, Guadeloupe.

SUMMARY

The floristic composition of natural clearings in a tropical montane forest has been studied in the Andes of Venezuela and compared with the surrounding primary forest.

Concepts of regeneration pressure, potentially modifying flowering and mosaic patterns, are briefly discussed with emphasis on *Podocarpus rospigliosii*.

Natural clearings do not seem to be particularly advantageous to trees, either for their regeneration or for any stimulation on their growth, though fruiting occur almost every year, i.e. in spite of a continuous regeneration pressure.

The invasion of small vines and shrubs impedes the regeneration of trees. Many tree species seem to require a lot of light; hence a frail stability of the montane rainforest due to the scarcity of seedlings.

INTRODUCTION

La forêt étudiée, «La Carbonera», occupe une surface de 360 hectares entre 2250 et 2550 m d'altitude dans les Andes vénézuéliennes, à une trentaine de kilomètres à l'est-sud-est de Merida. La pluviométrie annuelle est environ 1600 mm avec deux maxima en avril-mai et août-septembre. La température moyenne mensuelle oscille entre 11° et 13°C avec des minima entre 7° et 9,5°C et des maxima entre 16° et 19,5°C. Les plus grands vents surviennent en juin et en août et provoquent des chablis.

On se propose d'étudier la composition floristique des trouées naturelles provoquées par chute d'arbres, et de comparer cette composition à celle de la forêt primitive environnante.

PRISE DE DONNÉES

On étudie douze trouées naturelles en levant deux bandes de 2 × 10 m par trouée, perpendiculairement à l'axe principal, au 1^{er} et au 2^e tiers de leur longueur par quadrat 1 × 1 m seulement pour les individus > 1 m de haut (Fig. 1).

Pour chaque individu, on note le nom vernaculaire, le diamètre à 1,30 m du sol et la hauteur totale. Les espèces douteuses ont été récoltées et partiellement déterminées à l'herbier de la Faculté des Sciences forestières de Merida.

Le même type de levé est fait pour la forêt entourant la trouée (Fig. 1), mais on ajoute les arbres > 10 cm de diamètre existant dans les deux parcelles 10 × 10 m dont chaque levé 2 × 10 m est la bande centrale.

TABLEAU I. — Comparaison floristique des trouées et des sous-bois.

Nom scientifique	Non vernaculaire	Nombre d'individus des espèces pouvant atteindre 10 cm de diamètre.																													
		Trouées 1 à 5 m											N	Sous-bois 1 à 5 m											N						
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		11	12				
<i>Betula medeoloides</i>	Laurel euro	6		2				1						10	4	8	8	1		1	2	3	6	2	3	1	35	10			
<i>Alnus cuneata</i>	Laurel amarillo	4	4	2				2		1	2	2		16	7	4	1	3		1	2	3	6	2	3	2	10	5			
<i>Eugenia karwinskiana</i>	Gayabón	3	1					1		1				6	4	1	1	3		3	3						12	6			
<i>Myrcia fallax</i>	Platanillo	3	1	1	1	1	2	1		5	2	3		25	10	1	9	4		4	3	1	2	1	9	10	1	48	12		
<i>Allophylus ?</i>	(Sapind.)													2													1	1			
<i>Eugenia sp.</i>	Canelo	1		1				2	3		3	3		22	5	1	3		2		5	1	1	3	2	3	1	21	8		
<i>Coffeiferiada</i>	Nortife negro h.p.r.	8	13	4	19	3	3	2		8	6	3	8	75	11	11	3		4	5	1					2	2	31	9		
<i>Celastrus fragrans</i>	Mantaco h.p.r.	1		2	1		1			2	2	4		10	7	5	1		4	8	1	3	4	1	1	5	1	33	10		
<i>Meriania subumbellata</i>	Nortife blanco	1										4		5	2	1											1	2	2		
<i>Saprum stylare</i>	Lechoso	1												1	1																
<i>Prunus aphanozonpa</i>	Puji	1												11	8	8	37	4	3		5	1	2	2	3	1	1	28	6		
<i>Ashelandra</i>	Itomú	7	7							3	4	3	2	22	5	32	37	4	3		5	1	2	2	3	1	1	48	10		
<i>Passiflora urundinosa</i>	Palchaco													1	1																
<i>Alocasia corniflora</i>	Laurel mahurita	1									1	2	3	3	2						2	1						1	1		
<i>Billia columbiana</i>	Goelongo	1									1	1	1	1	1	1	1											1	1		
<i>Myrcia (Adunata ?)</i>	Sururo													1	1	1	1			5							2	4	14	3	
<i>Cordia alliodora</i>	Laurel babajo	1	1								1	4	4	1	1					2	1						1	1	6	3	
<i>Tillandsia usneoides</i>	Cabe de macho																														
<i>Tetrorchidium rubroaerium</i>	narfil	3	1					8	1	2	4	1		16	5													21	8		
<i>Melicoma ?</i>	<i>l. amarillo h.poa.</i>													7	5					9	4	1	4	2	1						
<i>Laplacea Pratiensis</i>	Caco																														
<i>Arbuta sp.</i>	Quindú	2						1		1	2	1		2	1				1	2		2	2				3	2	13	5	
<i>Roupala montana</i>	Mantaco h. fino										1	5	4	1	1				3	1									1	1	
<i>Quercus karwinskiana</i>	Cedrilla													9	4													3	4	2	
<i>Myrcianthes orthostemon</i>	Guayacito	2	2	1							3	3		5	3													4	4	4	
<i>Cordia karwinskiana</i>	Muruy																			3	1	2						1	1	2	
<i>Hieronyma martiniana</i>	Enalo													1	3	3															
<i>Alocasia grandifolia</i>	Algodón													2	22	4															
<i>?</i> (Rub.)	Quino blanco h.p.r.													9	2																
<i>Cestrum bicolor</i>	Aranjuran													1	1	1															
<i>Symplocos amplifolia</i>	Verdecito													2	2	1															
<i>Clusia multiflora</i>	Temaco h.p.r.													2	2							1	1	1							
<i>Wintersipha johorii</i>	Seisei													1	1																
<i>?</i> (Rub.)	Dalno blanco h.poa.													5	1																
<i>?</i> (Flacourt.)	Lechoso													1	1																
<i>?</i> (Laur.)	Huastita													3	1																
<i>Pluchea (Cinnamomifolia ?)</i>	Laurel macanillo													6	8	1															
<i>Polystichum guineense</i>	Laurel blanco													1	1																
<i>Santhylum bachinense</i>	Temaco																														
<i>Euterpe sp.</i>	Tuno																														
<i>?</i> (Laur.)	Laurel panamero																														
<i>Echolaena monosperma</i>	Tatajire																														
TOTAL		21	25	32	10	28	29	14	23	54	30	27	24	315	116	77	77	25	48	15	44	32	27	42	48	51	31	595	143		

COMPARAISON FLORISTIQUE DES TROUÉES ET DE LA FORÊT ENVIRONNANTE

Chaque trouée est donc connue par un échantillon de 40 m², ainsi que sa forêt voisine. On considérera, dans l'ensemble floristique ≥ 1 m de haut, les espèces qui deviennent des arbres pouvant dépasser 10 cm de diamètre (Tabl. I) et toutes les autres espèces, arbustes, lianes, herbacées.

Chaque tableau est séparé en deux sous-tableaux (nombre d'individus < 5 m et > 5 m de haut) et détaillé par espèces et par trouées. Le groupe Arbustes-Herbacées-Lianes a rarement des sujets > 5 m.

Densités d'espèces d'arbres (Tabl. II)

Les trouées sont bien moins riches en tiges de 1 à 5 m que le sous-bois, au total respectivement 315 et 515 tiges; il en est de même pour les tiges > 5 m: 47 et 70 tiges sur 480 m², ce qui distingue les forêts d'altitude des forêts de plaine; dans ces dernières, les trouées sont plus denses que les sous-bois.

Densités toutes espèces comprises (Tabl. III)

Les densités toutes espèces comprises sont à peu près les mêmes dans les trouées et dans les sous-bois. Mais une analyse par classes de hauteur (Tabl. III) montre que les trouées sont plus denses que les sous-bois pour

TABLEAU I. (Suite)

2 catégories de hauteur 1 à 5 m > 5 m.

Non scientifique	N° vernaculaire	Trouées > 5 m											Sous-bois > 5 m											R	F				
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			11	12		
<i>Refilobolobolus esulata</i>	Laurel curó											1	1	3													4	2	
<i>Antea ciorotroea</i>	Laurel amarillo	1										2	3	1	1			2							1		4	3	
<i>Eugenia karsteniana</i>	Guayabón			1								1	1																
<i>Myrcia foliata</i>	Piatenillo			1						2								1	2					1		1	11	5	
<i>Alapathus ?</i>	(Espind.)	1										1	0					5	2			1	2				1	1	
<i>Eugenia sp.</i>	Canalito											1	1	1	1						1	1					4	4	
<i>Gruffenriedia</i>	Martillo negro h.gr.	2	1	6		1						1	13	5													2	2	
<i>Cleistanthus fragrans</i>	Manteo h.gr.																									1		5	5
<i>Meriania rubroscillata</i>	Martillo blanco																										1		1
<i>Sapota atylare</i>	Lachosa																												
<i>Prunus sphaerocarpa</i>	Muji																												
<i>Aphelandra</i>	Totumo																												
<i>Nasutiflora undulata</i>	Paloaco																												
<i>Alouca densiflora</i>	Laurel macurite																												
<i>Bellia oolimbiana</i>	Camalongo																												
<i>Myrcia (Acuminata ?)</i>	Surure																												
<i>Doña Isadora</i>	Laurel bobaje																												
<i>Viburnum tinoides</i>	Cabo de hache																												
<i>Tetronidium rubriventum</i>	Martil																												
<i>? (Laur.)</i>	L. amarillo h.peq.																												
<i>Meliana ?</i>	Cacao																												
<i>Laplacea frutescens</i>	Quindú																												
<i>Andiata sp.</i>	Manteo h. fina																												
<i>Roupala umbata</i>	Cerna anada																												
<i>Guarea kunthiana</i>	Castillo																												
<i>Myrcianthes orthoceras</i>	Guayabito																												
<i>Ocotea karsteniana</i>	Mourey																												
<i>Sideroxylon martiniana</i>	Canelo																												
<i>Aichroea gracilifolia</i>	Alpagon																												
<i>? (Rub.)</i>	Quina blanca h.gr.																												
<i>Clethra bicolor</i>	Aranguera																												
<i>Symplocos amplifolia</i>	Verdecito																												
<i>Cissia multiflora</i>	Temapo h.gr.																												
<i>Melantheria javanica</i>	Seises																												
<i>? (Rub.)</i>	Quina blanca h.peq.																												
<i>? (Placout.)</i>	Lachosa																												
<i>? (Laur.)</i>	Huesto																												
<i>Phoebe (Cissampelos ?)</i>	Laurel macenillo																												
<i>Vokeya chusque</i>	Laurel blanca																												
<i>Zanthoxylum tachironsis</i>	Tembor																												
<i>Euterpe sp.</i>	Tuna																												
<i>? (Laur.)</i>	Paldar																												
<i>Euphacilla monosperma</i>	Laurel peramero																												
<i>? (Laur.)</i>	tejelire																												
TOTAL		4	1	12	1	1	1	7	3	2	4	47	48	0	11	9	5	5	3	5	8	3	2	4	8	20	55		

les tiges < 5 m, et moins denses pour les tiges ≥ 5 m. Ce déficit ne peut s'expliquer que par l'effet d'écrasement du chablis probablement moins prononcé sur les tiges < 5 m et par l'invasion postérieure des arbustes et des herbacées.

La densité du sous-bois > 1 m est de 2,5 individus par mètre carré; on avait trouvé 2,0 en Guyane vénézuélienne, en forêt dense de plaine. On remarque dans les deux cas l'allure des distributions en exponentielle négative.

Densités des arbustes, lianes et herbacées

Elles sont très variables d'une trouée à l'autre, dans la proportion de 1 à 14; on trouve 882 arbustes, lianes et herbacées ≥ 1 m sur 480 m² de trouées, soit 1,8 par m² et 570 seulement en sous-bois sur la même surface, soit 1,2 par m². En Guyane vénézuélienne, on avait 1,4 par m² en sous-bois.

On note que deux espèces arbustives, *Psychotria* et *Piper*, avec 305 et 132 individus respectivement, représentent à elles seules presque 50 % du nombre total des individus dans les trouées. Mais dans les sous-bois, ces deux espèces et un palmier représentent aussi 50 % du total des individus. Une cyclanthacée, un *Cyathea*, un *Guadua*, un *Psychotria* sont nettement plus abondants dans les trouées bien qu'assez abondants en sous-bois. Il y a donc déplacement de dominance pour certaines espèces; sept autres espèces non lianes

dont un *Solanum*, et une fougère n'apparaissent que dans les trouées. Les lianes y sont fréquentes mais du fait qu'elles sont en général fines et prostrées, elles n'apparaissent pas dans l'inventaire. Il n'y a pas envahissement de grosses lianes comme en plaine. En résumé, les trouées sont plus riches en arbustes, petites lianes et herbacées que le sous-bois (environ 50 % en plus pour la densité), mais moins denses en arbres pouvant dépasser 10 cm de diamètre.

Densité des individus ≥ 1 m et âge des trouées

L'âge de la trouée semble influencer la densité des arbustes et herbacées: les plus vieilles trouées sont généralement plus denses, par exemple 31 individus par m² au lieu de 1,7 par m². Au niveau des espèces, l'effet de l'âge est variable; il est faible sur *Psychotria* tandis que les trouées âgées sont plus riches en *Guadua*.

En ce qui concerne les arbres, les plus vieilles trouées sont moins riches en tiges < 5 cm de diamètre et plus riches en tiges ≥ 5 cm avec une plus grande variabilité pour les tiges ≥ 5 cm. Parmi les 1191 individus du

TABLEAU 2.

	Nombre d'individus		
	Moyenne pour 40 m ²	Intervalle de variation	Nombre moyen/m ²
Nombre d'individus entre 1 et 5 m Trouées	26,2	10 à 54	0,65
Nombre d'individus entre 1 et 5 m Sous-bois	43	15 à 77	1,07
Nombre d'individus ≥ 5 m Trouées	4	0 à 23	0,10
Nombre d'individus ≥ 5 m Sous-bois	5,8	2 à 11	0,14

sous-bois, il y en a 588 qui peuvent atteindre 10 cm de diamètre; sur les 1207 individus des trouées, il n'y en a que 314. Les trouées ne privilégient donc pas les espèces d'arbres. Le phénomène affecte surtout les jeunes tiges < 5 m de haut dont la proportion est 1/4 dans les trouées, 1/2 dans le sous-bois tandis que parmi les tiges ≥ 5 m de haut il y a à peu près la même proportion d'espèces d'arbres, 3/4 dans les trouées et dans le sous-bois.

Variabilité et dominance floristiques

Le Tableau 1 montre de fortes différences entre les espèces, tant au point de vue nombre d'individus (N) que nombre de présences dans les trouées ou les sous-bois (F). Une seule espèce, *Myrcia fallax*, est présente dans tous les sous-bois; plusieurs y sont fréquentes: *Beilschmiedia*, *Geissanthus*, *Prunus*, *Aphelandra*; cette dernière espèce est particulièrement abondante, mais sa variabilité est élevée, comme d'ailleurs toutes les autres espèces. Dans les trouées, on retrouve grosso modo les mêmes espèces que dans le sous-bois mais avec des densités souvent très différentes; par exemple, *Aphelandra* est peu représenté dans les trouées tandis que *Graffenriedia* est très représenté; certaines espèces n'existent que dans les trouées ou que dans le sous-bois. Ces caractères sont surtout marqués pour les tiges de 1 à 5 m.

La composition floristique de la forêt est étudiée ailleurs (ROLLET, 1983). Rappelons que sept à huit espèces se partagent la moitié du nombre des arbres ≥ 20 cm de diamètre: les deux *Podocarpus*, *Beilschmiedia*, *Weinmannia*, *Myrcia fallax*, *Eschweilera*, *Myrcia* (cf. *acuminata*), dans l'ordre décroissant du nombre d'arbres. Trois espèces, et même deux seulement selon la station, peuvent se partager la moitié des arbres ≥ 60 cm de diamètre: *Podocarpus rospigliosii*, *Beilschmiedia sulcata*, et quelquefois *Alchornea grandifolia*, *Podocarpus oleifolius*, *Hieronyma moritziana*, *Vochysia duqueti* ou *Clusia multiflora*.

TABLEAU 3. — Nombre d'individus par classe de hauteur.

Classe de Hauteur n	1-	2-	3-	4-	5-	6-	7-	8-	9-	10	TOTAL
Nombre d'Individus Trouées	707	335	91	44	20	14	5	2		1	1207
Nombre d'Individus Sous-bois	739	252	90	35	25	29	11	5	13	2	1191
Différence entre Trouées et Sous-bois	-32	+81	+1	+9	-5	-15	-6	-3	-13	-1	+16

En sous-bois, quatre espèces codominantes rendent compte de la moitié du peuplement < 5 m de haut. Ce sont, dans l'ordre décroissant du nombre d'individus: *Aphelandra*, *Myrcia fallax*, *Graffenriedia*, *Beilschmiedia*. La dominance est moins nette quand les espèces sont considérées en fréquence.

Dans les trouées, cinq espèces sont codominantes. Ce sont, dans l'ordre décroissant du nombre d'individus: *Graffenriedia*, *Myrcia fallax*, *Alchornea grandifolia*, *Aphelandra* et *Eugenia* sp.

Distribution des hauteurs et tempérament des arbres

Dans les inventaires forestiers classiques faits par catégories de diamètre, on peut se faire une bonne idée du tempérament des essences en examinant la distribution des arbres dans ces catégories. Il est peut-être plus écologique d'examiner leur distribution par catégories de hauteur, malheureusement plus rarement mesurée. L'approche est complémentaire.

Pour les hauteurs entre 1 et 5 m, la plupart des espèces sont plus abondantes en sous-bois que dans les trouées: ce sont les essences d'ombre à structure équilibrée (distribution en exponentielle négative), par exemple *Beilschmiedia sulcata*, *Myrcia fallax*, *Aphelandra*, *Vochysia*. Quelques espèces à caractère encore plus sciaphile sont absentes des trouées comme *Myrcia* cf. *acuminata*, *Euterpe* (?). Certaines traduisent leur préférence héliophile par leur abondance nettement plus élevée dans les trouées: *Guarea*, *Graffenriedia*, ou leur absence complète du sous-bois: *Tetrorchidium*, *Alchornea*, une Rubiacée (n.v. *Quino blanco hoja pequeña*). D'autres enfin semblent indifférentes: *Eugenia karsteniana*, *Aniba cicratrosa*.

MÉCANISMES DE LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE

1) Dans les trouées

Les densités et les richesses floristiques y sont plus faibles que dans les sous-bois, les cicatrations sont peu actives à cause de la croissance généralement lente. Il y a peu de stimulation d'essences de lumière, hormis les quelques espèces signalées plus haut. Si *Guarea* est assez fréquent, on n'a par contre rencontré aucun *Podocarpus rospigliosii* ni aucun *Cedrela*. Il y a foisonnement d'arbustes et parfois de bambou, mais il ne semble pas que les trouées aient une action très bénéfique sur la régénération des arbres.

TABLEAU 4.

Surface des bandes m ²	Pression modificatrice %	
	1 - 5 m	> 5 m
40	58	57
80	45	50
160	33	37
320	17	20
480	12	16

Fig. 1

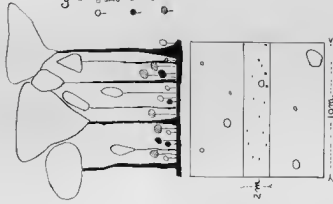
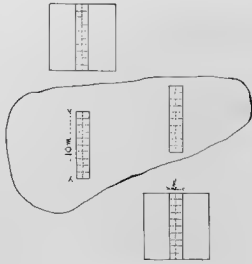


Fig. 2

Composition de la bande 2x10 m
(2x10m dans le sens de l'axe de la bande)

- arbres portant de hautes branches, dominants dans la bande 2x10m et dans le quadrat environnant 10x10m
- arbres portant de hautes branches dominants dans la bande 2x10m, mais absents dans le quadrat environnant 10x10m
- ⊙ arbres au feuillage ou au tronc plus courts que les autres

Fig. 3

Distribution spatiale de *Balanites aegyptiaca* en nombre d'arbres > 20cm dans la bande 20x25m (160 ha)

- (1) Nombre d'arbres (2) Nombre de parcelles de 10x10m dans chaque bande (3) Nombre de parcelles de 10x10m dans chaque bande (4) Nombre de parcelles de 10x10m dans chaque bande

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)	(19)	(20)	(21)	(22)	(23)	(24)	(25)	
1	14/20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	14/76	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
3	20/13	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
4	6/8	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
5	28/18	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
6	16/12	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
7	16/13	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
8	5/24	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
9	16/18	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
10	16/18	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

TABLEAU 5. — Pression modificatrice de la régénération ¹⁰

Surface Ha	1/4	1	4	8	16
Pression Σ en nombre d'individus	32,5	7,5	3,1	0,8	0,3
Pression Σ en nombre d'espèces	44,5	22,7	20,2	10,0	8,0

2) Dans le sous-bois

La figure 2 donne le dispositif adopté. On compte à l'extérieur de chaque trouée deux placeaux 10×10 m pour les arbres > 10 cm de diamètre et la bande centrale 2×10 m pour tous les individus > 1 m de haut : arbustes et lianes d'une part, et espèces pouvant atteindre 10 cm de diamètre d'autre part. Parmi ces dernières, on sépare les espèces à la fois présentes dans la bande et dans le placeau 10×10 m périphérique, et celles présentes dans la bande mais absentes du placeau. C'est ce dernier sous-groupe qu'on appellera *potentiel modificateur* de la régénération dans la bande 2×10 m, et dont le nombre d'individus et d'espèces sera comparé au nombre total d'individus et d'espèces de la bande. La proportion de ce potentiel modificateur par rapport à la population totale > 1 m de haut est appelée *pression modificatrice* dans la bande. Elle varie entre 0 et 1.

Cette pression pourrait s'exprimer aussi, non pas en proportion d'individus, mais en proportion d'espèces.

On obtient les chiffres suivants pour la pression modificatrice de la régénération en nombre d'individus (entre 1 et 5 m et > 5 m de haut) (Tabl. IV).

Le système d'échantillonnage a été adapté pour économiser l'inventaire des tiges > 1 m de haut qui demande beaucoup de temps sur de grandes surfaces et parce qu'il y a peu d'arbres > 10 cm de diamètre sur une bande 2×10 m, tandis qu'il y en aura entre quatre et six sur un placeau 10×10 m.

Ce serait évidemment plus rationnel de comparer non pas une bande et son placeau périphérique, mais toute la population du placeau < 10 cm de diamètre à celle ≥ 10 cm de diamètre. On peut adopter naturellement une limite de diamètre quelconque : par exemple, on compare la portion du peuplement entre 20 et 29 cm à celle > 30 cm de diamètre sur 16 ha d'un inventaire fait par VEILLON au-dessus de 20 cm de diamètre ; les résultats sont les suivants (Tabl. V) pour des surfaces en progression géométrique et exprimés en nombre d'individus et en nombre d'espèces.

On voit qu'au fur et à mesure de l'augmentation de la surface du peuplement, la pression modificatrice de la régénération diminue ; elle chute moins brutalement quand elle est exprimée en espèces. Dans les deux cas, elle diminue progressivement et on voit bien que ce que les auteurs appellent « théorie de la régénération en mosaïque » concerne un phénomène probablement beaucoup plus progressif dans le temps et dans l'espace que ce qu'on a imaginé en dépit des minicatastrophes locales que sont les trouées.

Plus la surface considérée augmente, plus les sous-étages ressemblent au couvert, c'est-à-dire moins il y a de modification potentielle. Pour de très grandes surfaces, la pression modificatrice sera évidemment voisine de zéro. On sait cependant que dans les trouées, les choses se passent légèrement différemment à cause d'une régénération relativement plus grande des espèces de lumière, donc d'une augmentation *ponctuelle* de la richesse et de la dissimilarité floristiques.

Parler de *mosaïque* se justifie moins dans les processus de régénération et de modifications floristiques subséquentes qu'au point de vue structure géométrique de la forêt ; encore le phénomène général des chablis revêt-il des intensités très variables selon les régions. L'observation des mosaïques en forêt tropicale dépend de l'échelle d'observation sur photos aériennes ou sur le terrain et nécessite une définition rigoureuse des différentes phases de reconstitution.

RÉGÉNÉRATION DE *PODOCARPUS ROSPIGLIOSII*

Les inventaires VEILLON déjà mentionnés permettent d'établir la distribution des diamètres de *Podocarpus rospigliosii* par classes de 10 cm de diamètre pour les arbres > 20 cm sur 360 parcelles de 1/20 ha soit 18 ha.

Diamètre cm	20-	30-	40-	50-	60-	70-	80-	90-	100-	110-	120-	139-	140-	150-	160-	170-	Total
Nombre d'arbres	18-	20-	23-	16-	29-	18-	18-	22-	13-	7-	9-	4-	2-	1-		1-	201

La manière dont a été levée la régénération > 20 cm de diamètre ne permet d'avoir des résultats que sur les secteurs 6-7-8-9-10 et partiellement sur le secteur 5 (Fig. 3), soit 178 parcelles ou 8,9 ha.

La distribution des arbres par classes de hauteur et de diamètre est la suivante:

Hauteurs m				Diamètres cm																
< 0,5	0,5	2-	5-	10-	20	30	40	50	60	70	80	90	100-	110-	120-	130-	140-	150-	160-	170
61*	103	36	31	17	10	8	9	7	19	11	11	12	8	4	8	4	1			1

Dans la première distribution, il y a 77 arbres entre 20 et 60 cm de diamètre dont 16 entre 50 et 60 cm et 124 arbres > 60 cm. On constate donc une grande accumulation de gros matériel. Rappelons que pour une essence édificatrice en équilibre, si on a 16 arbres dans la catégorie de diamètre 50-59 cm, on en aura à peu près autant dans la classe ouverte > 60 cm. Ici on en a 124. La distribution est vaguement en cloche très étalée avec des irrégularités qui la rapprochent plutôt d'une distribution erratique.

Le caractère héliophile de *Podocarpus rospigliosii* déjà très marqué dans la première distribution s'accroît dans la seconde: il y a très peu d'arbres de 10 à 19 cm (moins de 2 par ha), très peu de brins entre 2 m de haut et 5 cm de diamètre (4/ha) et moins de 11 brins entre 0,5 et 2 m de haut à l'hectare. La régénération > 0,5 m de haut n'a pas été comptée mais sa présence est indiquée dans 61 parcelles sur 178.

Par conséquent, la régénération est peu importante et relativement peu fréquente. Il y a des semis < 0,5 m dans une parcelle de 1/20 ha sur trois tandis que les arbres > 20 cm sont présents dans 49 parcelles de 0,25 ha sur 64.

TABLEAU 6.

F. rospigliosii > 20 cm de diamètre	F. clatfolius > 20 cm		TOTAL
	Absent	Présent	
Absent	3	14	17
Présent	28	22	50
TOTAL	31	36	67

$$\chi^2 = 6,025$$

$$P = 0,015$$

Le nombre d'arbres > 20 et > 60 cm de diamètre par parcelles de 1/20 et de 1/4 ha permet de se faire une idée de la nature des distributions spatiales, qui sont à tendance poissonnienne pour les parcelles de 1/20 ha (au moins pour les arbres > 60 cm) et qui traduisent des irrégularités dans les parcelles de 1/4 ha. Cela est dû sans doute à un mélange de populations de densités différentes et en tous cas à un certain gréganisme: il y a des parcelles avec plus de sept arbres, même jusqu'à dix-sept arbres.

La tendance de *Podocarpus rospigliosii* à apparaître en bouquets a été signalée par tous les auteurs qui ont fait des inventaires à la Carbonera.

Sa distribution spatiale en nombre d'arbres > 10 cm dans des parcelles 20 x 25 m contiguës visualise bien le phénomène; les arbres y apparaissent plutôt en paquets.

Il est intéressant de tester si la régénération du *Podocarpus* est liée à la présence d'arbres > 10 cm ou si elle est sans rapport avec eux. Il y a 40 co-occurrences et 61 co-absences.

$\chi^2 = 2,53$ correspond à une probabilité d'environ 0,12 qui ne permet pas de rejeter l'hypothèse d'indépendance entre le peuplement > 10 et la régénération < 10 cm. On peut donc accepter que la régénération est plutôt indépendante du peuplement : elle est plutôt ailleurs que dans les parcelles 20 x 25 m possédant des arbres, c'est-à-dire qu'elle est rare sous eux.

L'indépendance est beaucoup plus nette entre la présence des arbres > 60 cm et la régénération < 5 cm de diamètre : $\chi^2 = 0,32$ (P = 0,55). La régénération est présente dans environ la moitié des parcelles : elle est présente ou absente, qu'il y ait ou non des gros arbres dans la parcelle.

Si l'on se reporte à la figure 3 où la situation de la régénération est connue seulement dans 178 parcelles, on s'aperçoit que *Podocarpus rospigliosii* est présent sous une forme quelconque, grand arbre ou semis dans 116 parcelles ; les plants « installés » (> 0,5 m de haut) et les arbres sont présents dans 101 parcelles ; les plants < 0,5 m dans 79 parcelles, mais on sait que ces derniers ont un caractère fugace.

Donc *Podocarpus* est omniprésent, ce qui ne peut s'interpréter, compte tenu de la faiblesse des effectifs de régénération, qu'en imaginant un taux de survie élevé, une fois la crise d'extrême jeunesse surmontée. Bien que le résultat soit un peuplement clairplanté dans les petits et moyens diamètres, il faut supposer une pression constante de la régénération qui assure un passage soutenu vers les plus grandes tailles. BOCKOR (1979, p. 97) pense que *P. rospigliosii* nomadise dans l'espace et le temps («Wander in Raum und Zeit»).

Contrairement à ce qu'écrit AUBRÉVILLE (1973, p. 24), *Podocarpus rospigliosii* ne constitue pas des peuplements purs ; là où il est le plus dominant, il ne représente encore qu'un quart du biovolume, et en nombre de tiges > 10 cm on ne trouve que six arbres à l'hectare sur 724 en forêt mélangée («Mischwald») et 28 sur 638/ha dans le type de Selva nublada à *P. rospigliosii* (BOCKOR, 1979).

À la suite de la brillante synthèse de FLORIN sur la phytogéographie des Conifères actuels et fossiles (1963), AUBRÉVILLE a développé dans une série d'articles entre 1964 et 1973 la thèse que les gymnospermes tropicales sont aujourd'hui des reliques dans des niches où les feuillus exercent une concurrence moindre (crêtes, marécages, zones incendiées) et où leur régénération est souvent difficile : il n'en resterait actuellement qu'environ 600 espèces alors qu'il y en aurait eu environ 22 000 au Jurassique, au climax de leur développement.

En ce qui concerne *P. rospigliosii*, LAMPRECHT (1954, p. 99) rapporte des résultats de germination où il est montré que les graines germent à 63 %. Sans qu'il y ait des broses de semis en forêt, il y a des taches importantes mais on sait qu'elles sont fugaces s'il n'y a pas d'ouverture accidentelle. Faiblement tolérante au début de son existence, l'espèce devient très fortement héliophile. SAMBRANO (1963) mentionne en sous-bois des densités jusqu'à un million de semis par hectare, ce qui est probablement exagérément extrapolé, et des moyennes de 70 000 plants < 0,5 m par ha. La chute est brutale entre 0,5 et 4 m de haut : neuf individus seulement à l'hectare avec des âges entre 1 et 10 ans. Nous n'avons pas trouvé un seul brin > 1 m dans les douze trouées étudiées (480 m²), dont onze ont été levées dans le type de forêt le plus riche à *P. rospigliosii*, ce qui corrobore le dernier chiffre de SAMBRANO.

Comparaison des tempéraments de *Podocarpus rospigliosii* et de *Podocarpus oleifolius*

Il y a probablement trois espèces de *Podocarpus* dans la région : deux en tous cas sont importantes mais avec des écologies différentes ; *P. rospigliosii* se trouve à des altitudes en général inférieures et dans des milieux plus humides que *P. oleifolius*, mais on peut le rencontrer entre 1900 et 2600 m sur le versant nord des Andes (VEILLON *et al.*, 1965). Leurs co-occurrences ou co-absences ne sont pas indépendantes ; ils tendent plutôt à s'exclure (Tabl. VI).

CONCLUSION

En forêt tropicale d'altitude, les chablis semblent avoir un effet plutôt négatif sur la régénération. Les trouées engendrées par chute d'arbres isolés n'ont pas l'effet stimulateur qu'on attendrait sur la croissance. Il se produit un envahissement de petites lianes et d'arbustes qui semblent retarder longtemps la régénération des arbres. La lenteur de l'accroissement des arbres est un argument puissant pour conserver les reliques de ces forêts peu productives et pour introduire dans les zones inoccupées, très ouvertes ou très appauvries, des espèces exotiques à croissance rapide afin de faire face à la demande et contribuer ainsi indirectement à la protection des derniers lambeaux de forêt primitive.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. le Doyen de la Faculté des Sciences Forestières de Merida, Venezuela, qui a offert des facilités de transport et donné l'autorisation de travailler dans la forêt de la Carbonera, propriété de l'Université des Andes. Nous remercions très vivement l'Ingénieur forestier Marciano Berti pour ses déterminations et le personnel du Département de Botanique pour les facilités de matériel et de séchage.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE (A.), 1965. — Les reliques de la flore des conifères tropicaux en Australie et en Nouvelle-Calédonie. *Adansonia*, Série 2, 5 (4): 481-492.
- 1973. — Déclin des genres de conifères tropicaux dans le temps et dans l'espace. *Adansonia*, Série 2, 13 (1): 5-35.
- BOCKOR (L.), 1979. — Analyse von Baumartenzusammensetzung und Bestandesstrukturen eines andien Wolkenwaldes in Westvenezuela als Grundlage zur Waldtypengliederung. Dissert. Univ. Göttingen, 138 p.
- HOHEISEL (H.), 1976. — Strukturanalyse und Waldtypengliederung im primären Wolkenwald «San Eusebio» in der Nordkordillere der venezolanischen Anden. Dissert. Univ. Göttingen, 138 p.
- LAMPRECHT (H.), 1954. — Estudios silviculturales en los bosques del valle de la Mucury, cerca de Merida. Fac. Ciencias Forestales ULA Merida, 130p.
- 1958. — Der Gebirgs — Nebelwald der venezolanischen Anden. *Schweiz. Zeitschr. f. Forstwesen*, 109(2): 89-115.
- LAMPRECHT (H.) et VEILLON (J. P.), 1957. — La Carbonera. *El Farol*, 168: 17-24.
- ROLLET (B.), 1983. — Etudes sur une forêt d'altitude des Andes vénézuéliennes. La forêt de la Carbonera (Etat de Merida). A paraître, in *Bois For. Trop.*
- SAMBRANO (), 1963. — Estudios estructurales del bosque universitario San Eusebio, Estado Merida. Tesis ULA Fac. Ciencias Forestales, 80 p.

DYNAMIQUE FORESTIÈRE SUR 6 HECTARES DE FORÊT DENSE HUMIDE DE GUYANE FRANÇAISE, À PARTIR DE QUELQUES ESPÈCES DE FORÊT PRIMAIRE ET DE CICATRISATION

Gema MAURY-LECHON et Odile PONCY

L.A. 218 du CNRS, Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, 75005 PARIS.

SUMMARY

The authors propose a general survey of the area of natural primary forest of French Guyana chosen by the Muséum national d'Histoire naturelle: the study has been carried out since 1977 on forest regeneration and its relationship to Vertebrates.

The results of the first inventories on a 6 ha site reveal the main characteristics of the floristic and the demographic structures of this forest.

The autecological work on the natural regeneration was carried out on selected species. The results of the demographic analysis are presented for seven of them: *Carapa procera* DC. (Meliaceae), *Virola melanoni* (Benoist.) A.C. Smith (Myristicaceae), *Inga huberi* Ducke and *I. rubiginosa* (Rich.) DC. (Mimosaceae), *Goupia glabra* Aubl. (Celastraceae), *Laelia procera* (Poepp. & End.) Eichler (Flacourtiaceae), *Cecropia obtusa* Tréc. (Moraceae).

They represent the first elements of the global analysis of this forest and illustrate the different implantation «strategies» already underlined by several other authors.

The morphology of the fruits, seeds, and seedlings, and the types of germination are related to the species dynamics.

The importance of the part played by Vertebrates, and consequently that of the hunting impact, is shown through the comparison of the results obtained for *Carapa procera* in the protected area and in the hunting zone.

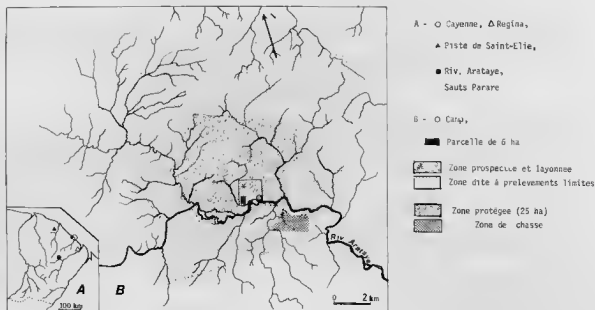
INTRODUCTION

Les travaux pluridisciplinaires du Muséum sur l'écosystème forestier guyanais touchent des sites différents, éloignés géographiquement (Fig. 1A). Décidées en 1976, deux séries d'études parallèles, entreprises en 1977 et se poursuivant à ce jour, concernent d'une part une forêt primaire naturelle située dans une région inhabitée et non chassée, au bord de la rivière Arataye (affluent de l'Approuague) à hauteur des Sauts Pararé (3°45' N, 52°50' W), et d'autre part la forêt de la piste de Saint-Elie (environ 16 km de Sinnamary, 5°15' N, 53° W) dont plusieurs parcelles sont soumises à l'exploitation expérimentale, papetière et agricole (un projet plus ponctuel s'est déroulé en forêt secondaire de l'île de Cayenne, cf. CHARLES-DOMINIQUE *et al.*, 1981).

Ces deux forêts sont de type dense humide et situées dans la même région climatique, caractérisée par une pluviosité voisine de 3000 mm et par l'alternance d'une saison des pluies de huit mois, de décembre à juillet (avec une courte période sèche en février-mars) et d'une saison sèche de quatre mois d'août à novembre (Atlas, 1979) (Fig. 2). Elles se développent sur des sols ferrallitiques typiques remaniés: appauvris et rajeunis, sur socle granitique (roches éruptives et cristallines) pour le secteur Arataye, appauvris et cuirassés, sur schistes Bonidoro (terrains métamorphiques anté-cambriens) pour celui de Saint-Elie.

Pour l'ensemble des travaux en cours, la forêt protégée de l'Arataye constitue un «témoin» qui permettra d'apprécier l'impact des activités humaines dans les forêts habitées ou exploitées. Le présent article ne concerne que la forêt de l'Arataye dont la dynamique est analysée à partir d'exemples précis.

FIG 1—Le site de la forêt de l'Arataye. A, Situation en Guyane française; B, les différentes zones d'étude.



I. — TRAVAIL DE TERRAIN — MÉTHODES

Délimitation des zones et préparation du terrain.

Le site (Fig. 1B) comprend plusieurs zones. Dans la plus centrale, qui est protégée et couvre 2500 ha, une surface de 200 ha a été layonnée sur 18,5 km pour effectuer la reconnaissance et la cartographie des différents biotopes (1977). Une parcelle de haute futaie de 6 ha, physiologiquement homogène, a été choisie pour servir de cadre à l'étude écologique de la régénération forestière et de ses relations avec les vertébrés terrestres.

Les «6 hectares» (Fig. 3)

L'analyse de cette parcelle de 200 × 300 m résulte d'un travail d'équipe qui inclut plusieurs aspects:

- Les mesures météorologiques (température et pluviosité) effectuées en forêt pendant la durée des séjours sur le terrain.

- Les relevés topographiques, et la cartographie du relief de la parcelle¹.

- L'installation d'un réseau de collecteurs (651, disposés selon une maille de 10 m) permettant l'étude qualitative et quantitative de la production en fruits et fleurs au cours des travaux de terrain².

- La cartographie au sol des troncs et grosses branches morts, et celle des zones de chablis³.

¹ à ⁷ Ont participé aux travaux de terrain respectivement: ¹ S. Barrier, G. Dubost, Ch. Erard, J. P. Gasc, M. Guillotin, G. Maury-Lechon (1979-80-81); ² G. Dubost, Ch. Erard, J. P. Gasc, M. Guillotin, G. Maury-Lechon, D. Sabatier (1979-1980); ³ G. Dubost, J. P. Gasc, G. Maury-Lechon (1979-1980); ⁴ O. Poncy, C. Sastre (1978); ⁵ A. Vuillecazes (1979); ⁶ L. Allorge (1981); ⁷ T. Tingo (Boni), M'Bola Grong (Bosch), Louis Norino (Palikour).

— La description de la forêt par l'inventaire des arbres. Tous les individus de diamètre égal ou supérieur à 30 cm ont été numérotés et mesurés en diamètres (à 1,30 m au-dessus du sol) et hauteur; sur 4 ha ils ont été cartographiés (tronc et couronnes)⁴. Pour les diamètres inférieurs, les troncs ont été mesurés et cartographiés à partir de 5 cm sur 1 ha⁵, et de 10 à 30 cm sur 2 ha⁶ (cf. Tabl. III).

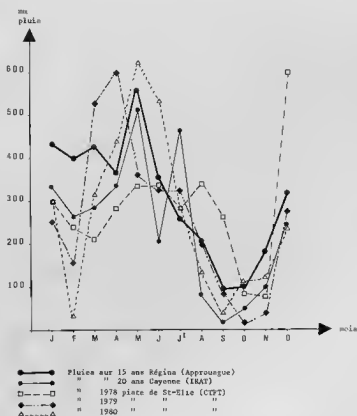
L'identification botanique à l'espèce de chaque arbre fait appel en grande partie à la collaboration d'informateurs locaux⁷. La mise en relation des noms vernaculaires et des binômes scientifiques s'appuie sur les fichiers de l'ORSTOM à Cayenne et du CTFT à Kourou, et sur nos travaux personnels. L'identification des échantillons d'herbier, étant donné l'absence de Flore de Guyane, est effectuée par comparaison avec les collections de l'ORSTOM de Cayenne et du Laboratoire de Phanérogamie du Muséum.

Les dimensions des arbres (25-40 m et plus) et la difficulté d'accès des couronnes expliquent que les récoltes d'échantillons fertiles soient incomplètes. Les prochains travaux de terrain (1983) leur seront exclusivement consacrés.

— L'analyse détaillée de quelques espèces arborescentes bien identifiées a porté sur la totalité des individus présents à partir des graines germées: sur 6 ha pour *Carapa procera* et *Virola melinonii*, sur 4 ha pour *Laeria procera*, *Goupia glabra*, *Cecropia obtusa*, *Spondias mombin*, *Caryocar nuciferum* et *Dicorynia guianensis*⁸, et pour toutes les espèces du genre *Inga*⁹. Dans dix parcelles de 100 m² chacune, toutes les tiges présentes, à partir des germinations, ont été prises en compte en 1979¹¹.

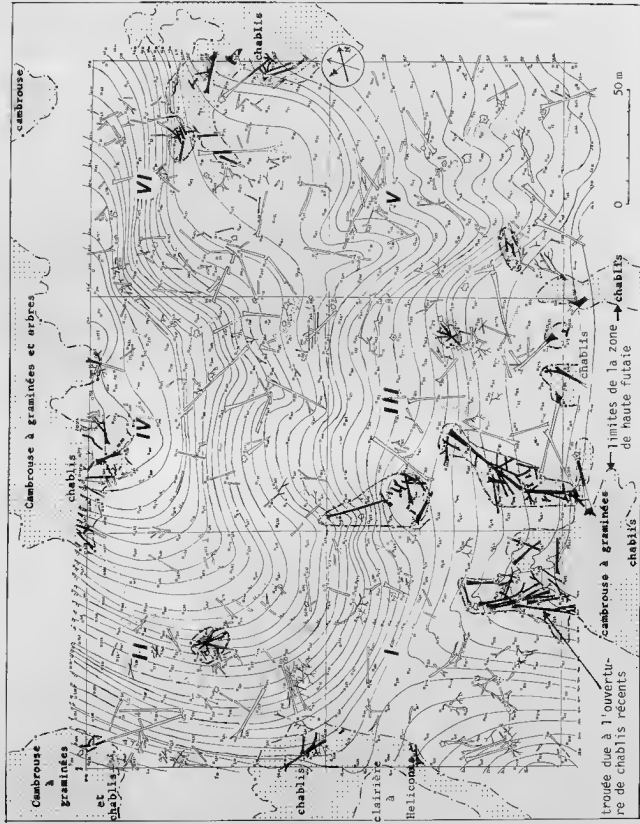
— La connaissance des stades juvéniles exige un travail systématique de récolte de fruits et de graines mûres, de semis directs et de cultures, en forêt et en serre climatisée à Paris¹⁰. L'influence de l'intervention des

FIG 2 — Pluviométrie comparée dans 3 localités guyanaises.



⁸ a ¹¹ Relevés et travaux de: ⁸G. Maury-Lechon (1980); ⁹O. Poncey (1981); ¹⁰G. Maury-Lechon, O. Poncey; ¹¹G. Maury-Lechon (1977, 1979, 1980).

Fig. 3 — Schéma de la parcelle de 6 ha montrant la topographie (courbes de niveau tous les 2 m), le réseau de collecteurs (631), les chablis anciens et récents.



Rose des vents : les vents secs sont de secteur S ; les vents de pluie sont de secteur NE pendant la saison des pluies (→) SE, hors saison des pluies (→)

vertébrés sur la germination a été évaluée par des semis comparatifs de graines non touchées par les animaux et de semences ayant transité par des caches ou dans les tractus digestifs ¹¹.

II. — DESCRIPTION DU MILIEU

1. — Climat

D'après les données globales (Atlas, 1979), la température annuelle moyenne de 26°C masque des écarts journaliers moyens de 6 à 8°C en saison des pluies, et de 10 à 12°C en saison sèche. En fait, les mesures effectuées au cours des missions montrent que les écarts en pleine forêt peuvent atteindre 16°C, même en saison des pluies. L'humidité relative moyenne annuelle est de 86 %. En saison des pluies, elle atteint souvent 100 %.

Les courbes pluviométriques annuelles de la piste de Saint-Elie (Fig. 2), par comparaison avec les valeurs moyennes sur quinze ans pour Régina (dernière localité sur l'Approuague avant notre zone d'étude) et sur vingt ans pour Cayenne, soulignent l'existence d'une petite saison sèche d'intensité variable en février. La forêt de l'Arataye et celle de la piste de Saint-Elie reçoivent des pluviosités comparables.

2. — Physionomie et topographie

La prospection de 200 hectares de zone protégée a permis de reconnaître différents types physionomiques de la végétation dans la forêt de l'Arataye: haute futaie avec visibilité à 15-20 m, forêt touffue avec visibilité à 5-10 m, forêt lianescente près des chablis, chablis, clairières à *Heliconia*, «cambrouses» à graminées bambusiformes avec ou sans arbres, forêt inondable, marécages sans arbres, formations marécageuses avec ou sans pinots (*Euterpe oleracea*) et pinotières pures.

La parcelle de 6 ha (Fig. 3), bien que choisie dans un secteur de haute futaie, contient quelques zones perturbées par des chablis récents. Son relief accidenté de collines aux pentes raides alternant avec des talwegs laisse peu de place aux replats. Les 6 ha ne comprennent pas de zone inondable. La dénivellation est de 44 m.

3. — Cadre floristique

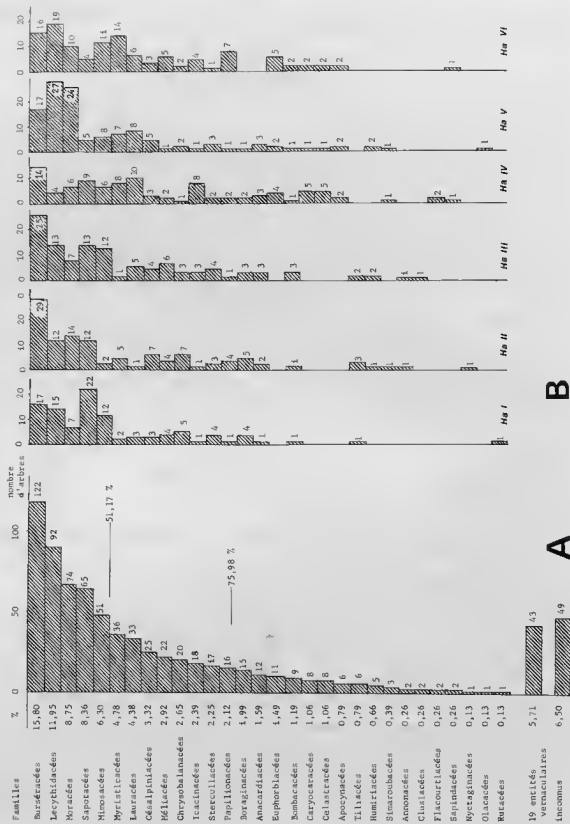
En 1978, 777 arbres de diamètre \geq 30 cm ont été dénombrés sur la parcelle de 6 ha. Ils constituent la trame de l'étude floristique de cette forêt.

a. Analyse floristique par famille (Fig. 4 à 6)

— Globalement sur les 6 ha (Fig. 4A), il apparaît que 52 % des tiges appartiennent aux cinq familles suivantes: Burséracées (5 espèces au moins: *Protium* spp., *Tetragastris* spp.), Lécythidacées (5 espèces au moins: *Eschweilera* spp., *Couratari* spp...), Moracées (8 espèces au moins: *Ficus* spp., *Cecropia* spp., *Brosinum* spp...), Sapotacées (6 espèces au moins: *Pouteria* spp., *Micropholis* spp., *Priurella* spp., *Regala* spp...), Mimosacées (15 espèces au moins: 12 *Inga*, *Newtonia*, *Parkia*, *Stryphnodendron*...). Treize familles regroupent 76 % des arbres. Le reste, 24 %, se répartit dans 17 autres familles représentées chacune par moins de 10 pieds (excepté les Boraginacées: 15, les Anacardiées: 12 et les Euphorbiacées: 11). Etant donné les diamètres considérés, certaines familles pourtant abondantes en sous-bois sont peu ou mal représentées, comme les Myrtacées, les Sapindacées, les Violacées, les Euphorbiacées, les Rubiacées, ainsi que l'ensemble des lianes et des palmiers.

— Comparaison des six parcelles de 1 ha (Fig. 4B): les 13 principales familles sont présentes sur chacune des parcelles, mais en abondance variable. Les 17 autres figurent sur certaines, que l'on peut regrouper grossièrement en deux ensembles:

FIG 4 — Composition floristique par familles de la population d'arbres de $\phi \geq 30$ cm.



— Parcelles I-II-III, caractérisées par l'absence de Caryocaracées, de Celastracées, d'Apocynacées et d'Euphorbiacées d'une part, d'autre part par le très petit nombre de Lauracées, d'Icacinacées et de Moracées. Malgré ces points communs, I se distingue par l'abondance des Sapotacées, II et III par la dominance des Burséracées; mais en II, les Mimosacées sont très peu représentées alors que les Césalpiniacées et Chrysobalanacées sont plus abondantes que dans les autres parcelles; c'est en III qu'on trouve le maximum de Méliacées par hectare.

Cet ensemble correspond à une zone topographique plane, de direction ENE-WSW, allant en diagonale de III vers II à travers I (Fig. 3) et bordée par deux collines, l'une à l'angle sud-est de I, l'autre à l'angle nord-ouest de II. Les vents de la saison des pluies soufflent vers l'ouest-sud-ouest.

— Parcelles IV-V-VI caractérisées par l'absence des Tiliacées, et le faible effectif des Burséracées, Sapotacées et Mimosacées. Mais en V, Lécythidacées et Moracées dominent; en VI, on remarque l'absence des Anacardiacées et Boraginacées et l'abondance des Myricistacées, Papilionacées (*Dicorynia guianensis* n'existe que sur cette parcelle) et des Euphorbiacées; en IV, on trouve le maximum de Lauracées, Caryocaracées, Icacinacées, Celastracées et les Flacourtiacées.

Cette zone coïncide avec les pentes les plus fortes qui sont grossièrement parallèles aux vents secs soufflant du sud. La ligne de crête de l'hectare V se place perpendiculairement à ces vents, donc dans la direction des vents de la saison des pluies, ainsi que le replat de l'ensemble précédent.

Au niveau du nombre de familles, les hectares IV et V sont les plus riches, avec un effectif de 23, contre 21 en II, 20 en III, 19 en VI et 18 en I (Fig. 4).

b. Analyse spécifique

Les récoltes et identifications sont très incomplètes de sorte qu'il est prématuré de fournir une liste exhaustive d'espèces. Sur la surface de 6 ha, on compte au minimum 141 espèces. Mais si l'on émet l'hypothèse que certains genres mal connus sont aussi diversifiés que l'est par exemple *Inga* (12 espèces sur les 6 ha), il est probable que ce nombre est bien supérieur et pourrait avoisiner 200 espèces.

c. Comparaison avec d'autres secteurs de forêt dense

Il est difficile de comparer les compositions floristiques des différents secteurs de forêt, en raison de la disparité des méthodes utilisées, concernant notamment les surfaces étudiées et le choix des classes de diamètre. Ces disparités soulèvent une fois de plus le problème de l'«aire minimale» et celui du choix du diamètre minimal utile pour l'analyse floristique. Ainsi, en forêt de l'Arataye, les premiers relevés effectués pour les classes de diamètre inférieur à 30 cm, indiquent (Tabl. I) que leur prise en compte favorise certaines familles moyennement importantes dans l'analyse des $\phi > 30$ cm: par exemple les Chrysobalanacées, les Boraginacées, les Méliacées, les Euphorbiacées. Nous présentons cependant (Tabl. II) les résultats obtenus dans différents sites de forêt guyanaise comparés à ceux d'une forêt d'Amazonie brésilienne et d'une forêt asiatique.

Malgré les disparités qui viennent d'être signalées, les classes de diamètre choisies sur les secteurs Arataye (5 à 30 cm et plus) et Saint-Elie (6 à 20 cm et plus) autorisent une comparaison entre ces deux sites: si l'on ne tient pas compte des familles de sous-bois, les résultats diffèrent peu pour les huit familles les plus abondantes.

4. — *Eléments de structure*

a. Aire basale

Sur une parcelle de 1 ha (VIEILLESCEZES, 1979), l'aire basale des tiges de $\phi > 5$ cm est de 38 m². CHARLES-DOMINIQUE *et al.* (1981) l'estiment à 24,7 m²/ha en forêt secondaire de Cabassou. La comparaison avec la forêt de Saint-Elie, plus délicate puisque les résultats sont exprimés pour les tiges de $\phi \geq 6$ cm, suggère cependant que l'aire basale est légèrement supérieure dans ce secteur que dans celui de l'Arataye: 38,2 m²/ha, d'après PUG (1979).

b. Densité

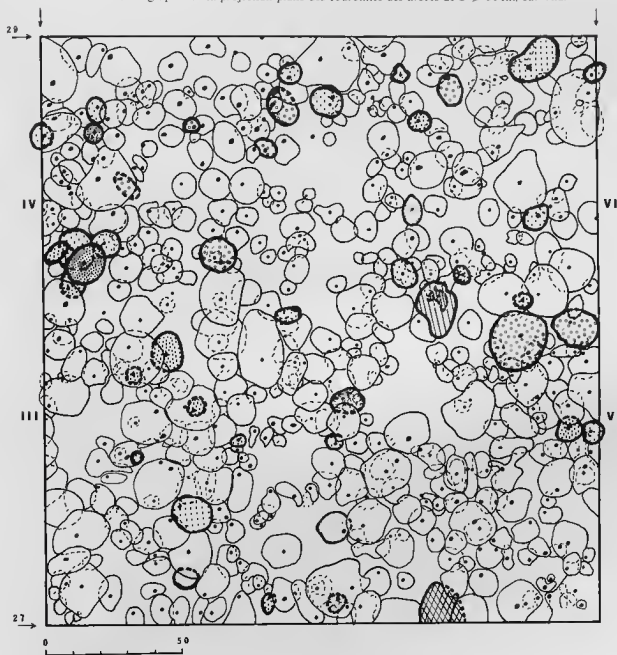
La comparaison des effectifs des arbres de $\phi \geq 30$ cm sur chacune des six parcelles montre que la densité est plus importante lorsque le relief est accidenté (Fig. 7B): les parcelles II, IV et V, qui comptent plus de 130 tiges, correspondent aux zones de plus fortes pentes. En suivant OLDEMAN (1974), on peut en effet admettre que, en forêt sur pente, l'étagement des couronnes entraîne une discontinuité de la voûte où la lumière pénètre mieux que dans la forêt sur terrain plat.

Les relevés des classes de diamètre < 30 cm ont été effectués sur 3 ha, de sorte qu'on peut comparer les chiffres obtenus avec ceux de la forêt de la piste de Saint-Elie, pour les arbres de $\phi > 20$ cm (Tabl. III). Ces données fragmentaires suggèrent que la densité est légèrement supérieure dans le secteur Saint-Elie.

TABLEAU 1.— Importance relative des familles dans les forêts primaires de l'ARATAYE et de STE ELIE et la forêt secondaire de CABASSOU.

Familles par ordre d'importance décroissante sur l'ARATAYE	Importance décroissante des familles (par numéro)				
	ARATAYE		STE ELIE		CABASSOU
	6 ha $\phi > 30$ cm	1 ha (1) $\phi \geq 5$ cm	1 ha (2) $\phi \geq 20$ cm	40 ha (3) $\phi \geq 20$ cm	8,5 ha (4) $\phi \geq 5$ cm
1 Burseracées	1	1	-	6	12
2 Lécythidacées	2	2	1	1	11
3 Moracées	3	9	-	17	-
4 Sapotacées	4	8	7	4	-
5 Mimosacées	5	5	-	9	3
6 Myristicacées	6	14	8	8	1
7 Lauracées	7	15	-	10	-
8 Clusiaceae	8	-	2	2	7
9 Méliacées	9	6	-	14	-
10 Chrysobalanacées	10	2	4	3	4
11 Icacinacées	11	-	-	12	-
12 Sterculiacées	12	10	-	18	-
13 Papilionacées	13	-	-	13	-
14 Euphorbiacées	14	4	-	-	9
15 Euphorbiacées	15	-	3	15	-
16 Anacardiaceae	16	-	-	-	-
17 Bombacacées	17	-	-	16	-
18 Caryocaracées	18	-	-	-	-
19 Celastracées	18	-	-	-	-
20 Apocynacées	20	-	-	7	13
21 Tiliacées	20	-	-	-	-
22 Humiriacées	22	-	-	-	-
23 Simaroubacées	23	-	-	-	14
24 Annonacées	24	11	5	-	8
25 Clusiaceae	24	-	6	5	-
26 Flacourtiacées	24	-	-	-	6
27 Sapindacées	24	13	-	-	2
28 Verrucariacées	28	-	-	-	-
29 Olacacées	28	-	-	-	-
30 Rutacées	28	-	-	-	-
Myrtacées	-	7	-	-	-
Elaéacées	-	12	-	-	-
Melastomacées	-	-	-	11	-
Araliacées	-	-	-	-	15
: 5 : 6 : 4 : 3 : 5 :					
: familles : familles : familles : familles : familles :					
: = 51 % : = 51 % : = 54 % : = 60 % : = 52 % :					
: 13 fam. : 13 fam. : 8 fam. : 6 fam. : 10 fam. :					
: = 76 % : = 78 % : = 76 % : = 75 % : = 78 % :					
: 30 fam. : : : 45 fam. : :					
: $\phi > 30$ cm : : : $\phi \geq 20$ cm : :					

(1) VIEILLEGAZES, 1979 ; (2) PUIG, 1979 ; (3) LESOIRE, 1981 ; (4) CHARLES-DOMINIQUE et al., 1981.


FIG 5—Cartographie de la projection plane des couronnes des arbres de $\phi > 30$ cm, sur 4 ha.

 *Carapa procera*

 *Cecropia obtusa*

 *Cecropia sciadophylla*

 *Goupia glabra*

 *Inga huberi*

 *Inga rubiginosa*

 *Laetia procera*

 *Virola melinonii*

c. Répartition des classes de diamètre, pour les arbres de $\phi > 30$ cm

La figure 7 montre qu'un tiers seulement de ces arbres dépasse 50 cm de diamètre. Quant aux tiges atteignant ou dépassant 100 cm, elles sont au nombre de 18. Il y a donc peu de très gros arbres, qui appartiennent à un petit nombre de familles: les seules Sapotacées en comptent 8, les Moracées 3, les Burséracées, Caryocaracées, Lécythidacées, Méliacées, Mimosacées, Papilionacées, respectivement 1 chacune. Il y a 1 indéterminé. La structure pour les 5 familles principales est présentée par la figure 6.

Contrairement à la totalité des $\phi > 30$ cm, les plus gros arbres sont situés préférentiellement sur les parcelles les moins accidentées (8 sur I, 3 sur VI) alors qu'on n'en trouve qu'un sur IV, très pentue. Ceci s'explique aisément par la difficulté pour un très gros arbre de se maintenir en forte pente.

d. Structure d'une parcelle de 1 ha (Ha I)

Les relevés effectués à partir de la classe de diamètre 5 cm (VIEILLESCEZES, 1979) mettent en évidence l'importance d'une telle étude structurale; cette parcelle présente, par rapport aux 5 autres, le plus faible effectif d'arbres de $\phi > 30$ cm (116, voir Fig. 7B). Par contre, les 3/4 des tiges ont un diamètre $\phi < 15$ cm, ce qui est le signe d'une régénération active.

En plus de la présence de pentes (voir § b), la proximité de chablis et de cambrousés favorise l'éclaircissement sur cette parcelle: en 1979 en effet, 15 zones de chablis avaient été dénombrées; deux nouveaux chablis se sont ouverts en 1979 et 1980 dans la parcelle voisine (III): le plus récent, important, correspond à la chute de quatre arbres, et le précédent à trois (Fig. 3).

III. — ANALYSE DE LA RÉGÉNÉRATION SUR LA PARCELLE DE SIX HECTARES

La dynamique de 7 espèces arborescentes a été abordée à partir de relevés complets de tous les individus depuis la graine germée jusqu'aux arbres les plus âgés. Les espèces choisies diffèrent par leur type de fruit et par leur biologie. L'étude démographique de *Carapa procera* a été menée au cours de deux séjours à 18 mois

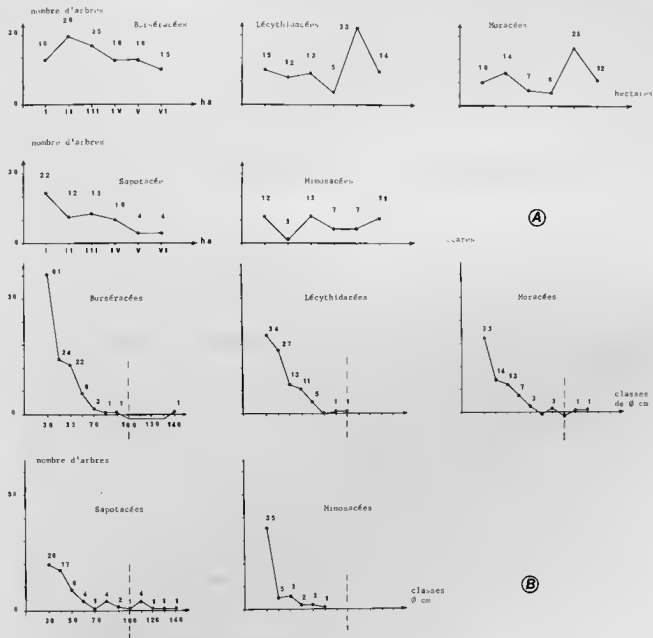
TABLEAU II. — Richesse spécifique comparée des forêts primaires et secondaires de Guyane française, du Brésil et de Malaisie.

Lieu	nombre espèces *	$\phi > 30$ cm	surface inventoriées ha.	A : arbres ; arbustes ; lianes	auteurs
Guyane française :					
Calée :					
Arataye :	141	30	6	A	équipe Paig., 1979
Ste Elie :	145	6	1	A	Lescur, CTFT, 1981
" " :	161	20	41	A	CTFT, 1981
" " :					
" " :	162	0,1	0,0048	A.a.l.	Maury-Lechon, 1982
Arboce (3,5 ans) :	110	1	0,012	A.a.l.	Maury-Lechon, 1982
Cubassou (80 ans) :	127	5	8,5	A.a.l.	Hladik, Prévost, 1981
Brazil :					
Nata teste-nunha :	179	15	1	A	France et al., 1976
" " :	235	5	1	A.a.l.	
Malaisie :					
Jungka forest :	400	28	20	A	Poore, 1968

* : nombres non exhaustifs, inventaires encore en cours en Guyane.

** : L. Allorge, G. Maury-Lechon, O. Poncy, D. Sabatier, Cl. Sastre, A. Vieillescezes.

FIG 6— Répartition des 5 principales familles, A, sur chaque parcelle de 1 ha, toutes les classes de ϕ 30 cm groupées; B, globalement sur les 6 ha, par classe de diamètre.



d'intervalle (mars-juin 1979, septembre-décembre 1980) et porte sur l'ensemble des six hectares, tandis que celle des six autres espèces comprend une seule série de relevés (octobre-décembre 1980; *Vitrola melinonii*, *Goupia glabra*, *Laetia procera*, *Cecropia obtusa*; février-mars 1981: *Inga huberi*, *I. rubiginosa*) et ne concerne que quatre hectares pour les cinq dernières espèces.

TABEAU III. — Densités comparées à l'hectare, en forêt primaire de l'ARATAYE et STE ELIE.

Diamètres cm	ARATAYE		STE ELIE	
	$\varnothing \geq 5$	$\varnothing \geq 6$	$\varnothing \geq 10$	$\varnothing \geq 20$
hectare I	1138	925	615	212
" II	-	-	-	-
" III	-	-	-	-
" IV	-	-	580	199
" V	-	-	-	-
" VI	-	-	345	172
(1)	-	-	-	-
STE ELIE	-	1130	622	255
(2)	-	-	-	217

(1) Relevé de Puig sur 4 parcelles disjointes de 2500 m² chacune (H. PUIG, 1979).

(2) Relevés C.T.F.T. sur 41 ha (J.P. LESCURE, 1981).

I. — *Carapa procera* DC., Meliaceae (Fig. 8A, 9A, 10A; Tabl. IV)

En avril 1979, ont fructifié 13 des 101 arbres de $\varnothing > 30$ cm de cette espèce; ils étaient répartis sur chacune des six parcelles de 1 ha (Fig. 9A).

TABEAU IV. — Structure de la population de *Carapa procera*.

classes diamètre \varnothing cm	nombre d'arbres par hectare						total sur	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → VI	6 ha
< 1	62	101	173	50	79	44	348	511
1	7	4	2	1	3	1	7	18
2	7	6	3	1 ₁	1	2	7	20
3	-	4	2	-	1	-	3	7
4	2	4	1	1	1	1	4	10
5-9	12	6	6	6	11	6	29	47
Total 1< \varnothing <10	28	24	14	9	17	10	50	102
10	5	10	11	4	16	15	46	61
20	1	1	5	2	8	4	19	21
30	2	2	3	-	1	3	7	11
40	2	2	1	2	-	-	3	7
50	-	-	1	-	-	-	1	1
60 et +	-	-	-	-	-	-	-	-
Total $\varnothing > 30$	4	4	5	2	1	3	11	19
Total $\varnothing > 10$	10	15	21	8	25	22	76	101
Total cous \varnothing	100	140	210	67	121	76	474	714

Le fruit «moyen» du *Carapa* (Fig. 8A) est grossièrement sphérique (9×8 cm), pèse 334 grammes et contient (8) 10 (15) graines d'environ 3×3 cm et de 20 grammes chacune. Les mensurations ont porté sur 100 fruits et 200 graines.

Les fruits mûrs éclatent au sol en tombant; les graines sont donc libérées juste sous la couronne, ou parfois entraînées sur quelques mètres en aval si la pente est forte. Pourtant, les germinations résultant de la fructification de 1979 recensées en 1979 et 1980, sont réparties sur l'ensemble des 6 ha jusqu'à une cinquantaine de mètres des porte-graines. La dispersion est donc du type zoochore.

Une évaluation de la production de fruits au sol a été faite sous 2 arbres choisis hors de la zone protégée, dans un secteur où la chasse a été pratiquée 3 mois en 1977 (10 personnes) et 4 mois en 1979 (9 personnes). Les mesures ont été poursuivies pendant deux mois et demi, c'est-à-dire depuis la pleine fructification jusqu'à l'épuisement des fruits. Les fructificateurs avaient des couronnes de surfaces très différentes, estimées à 168 m^2 pour l'arbre A, et à 28 m^2 pour l'arbre B.

Sur 10 *Carapa procera* observés dans les ha III-IV, 2 ont des couronnes du type A, 3 du type B et 5 de type intermédiaire. L'arbre A a produit 130 fruits pesant en tout 43,420 kg dont 27,300 kg de graines, soit en moyenne 8 graines (et 0,77 fruit) au mètre carré, tandis que B a donné 12 fruits, donc en moyenne 4 graines (ou 0,42 fruit) au mètre carré.

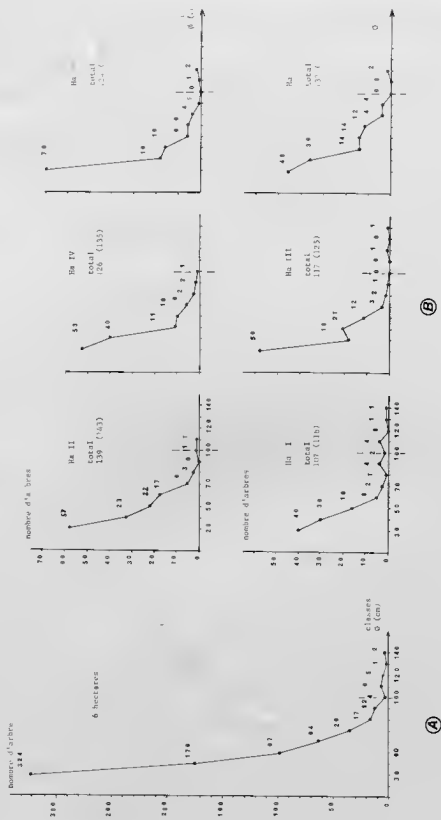
Sur les 130 fruits, c'est-à-dire sur environ 1300 graines de l'arbre A, il restait fin mai 1979, 30 plantules dont 12 seulement possédaient encore leur graine entière; les autres avaient été consommés (ou prélevés) après la germination. Donc, pour cet arbre situé en zone de chasse, 2,3 % des graines ont germé (et les plantules ont survécu) sous l'arbre mère et 0,92 % seulement ont conservé leur graine intacte après germination.

Sur les six hectares (zone protégée), en extrapolant et en traitant les arbres par catégories comparables à A, B et A-B, on peut estimer qu'environ 4000 graines sont parvenues au sol et que 92 pourraient avoir germé et survécu sous les arbres porte-graines. En fait, vingt mois plus tard, 142 plantules proviennent de la fructification de 1979 et sont réparties sur l'ensemble des six hectares. Ces résultats confirment l'intervention prépondérante des caches des rongeurs, principaux prédateurs de cette espèce. En effet, tandis que sur la zone chassée les fruits séjournent et s'accumulent parfois sous l'arbre fructificateur, en zone protégée sur les six hectares étudiés aucune graine de *Carapa* ne restait plus de 24 heures au sol. Dans la majorité des cas elles disparaissent en quelques heures, le bruit sourd de la chute des fruits ayant alerté les prédateurs (étude des rongeurs en cours: G. Dubost). Toute plantule située hors de la projection de la couronne de l'arbre-mère, ou à plus de 1-2 m de celle-ci, a été transportée par un vertébré. Il y a donc bien zoochorie.

L'exemple de la répartition du *Carapa procera* (Fig. 9A) sur les 6 ha démontre l'action fondamentale des vertébrés terrestres sur la physionomie des forêts guyanaises pour les espèces à graines du type *Carapa*, qu'on qualifiera de «type rongeur»: grosses, à téguments secs et durs, de couleur terne (ici marron), sans odeur notable pour l'homme, libérées au sol (par un fruit terne aussi), sans dispositif de dispersion, chargées de réserves, à germination cryptocotylaire (cotylédons protégés) et pouvant être soustraites à la plantule munie de feuilles assimilatrices sans en provoquer le dépérissement. En outre, ces grosses semences du type fortement hydraté (très fréquent chez les arbres des forêts denses) lorsqu'elles restent à la surface du sol sans être prélevées par les animaux, vont soit germer si l'humidité est suffisante, soit se dessécher rapidement et perdre leur pouvoir germinatif. Placées dans le sol, elles peuvent au contraire attendre quelque temps les conditions favorables pour germer sans perdre leur viabilité, comme en témoignent nos semis expérimentaux et l'apparition des germinations naturelles à partir de graines enfouies par les rongeurs sur les six hectares (trois plantules ont même germé et développé 3-4 feuilles dans le creux d'une base de tronc mort à 2 m du sol, probablement apportées là par quelque écureuil).

La population des *Carapa procera* comprend 714 individus de tous diamètres depuis la germination. Elle se répartit de manière équilibrée dans les différentes classes de diamètre (Tabl. IV) et l'ensemble des six hectares. Parmi les 511 individus juvéniles ($\sigma < 1$ cm), on compte au moins 142 plantules provenant de la fructification de 1979 et 57 de celle de 1980 (germinations encore en cours). Donc, 199 ont plus de 18 mois. La répartition

FIG 7 — Structure du peuplement d'arbres de $\phi > 30$ cm, sur la surface de 6 ha (A) et par hectare (B).



des classes de diamètre est détaillée sur le tableau IV et la figure 10A.

En 1980, la population des *Carapa* traduit comparativement un taux de survie de 20 % lorsque depuis les stades juvéniles ($\sigma < 1$ cm, 511 tiges) on passe, soit aux stades compris entre 1 et 9 cm de diamètre (102 tiges), soit aux stades plus âgés à partir de 10 cm (101 tiges). Le détail de ces deux périodes fait apparaître 11 % (55 tiges) de survivants entre les classes $\sigma > 1$ cm d'une part et 1-4 cm d'autre part, puis 85 % (47 tiges) de ces dernières atteignent la classe 5-9 cm. A partir des 102 jeunes de la classe 1-9 cm, les passages respectifs de l'une à l'autre des classes de 10 cm supérieures correspondent aux proportions suivantes d'arbres qui poursuivent leur développement: 60 % (61 tiges) de 1 à 10 cm, 34 % (21 tiges) de 10 à 20 cm, 52 % (11 tiges) de 20 à 30 cm, 64 % (7 tiges) de 30 à 40 cm, 14 % (1 tige) de 40 à 50 cm.

Les déficits les plus forts (Tabl. IV) se situent dans la classe de diamètre 3 cm tandis que la classe 10 cm renferme le plus grand nombre de tiges (excepté la classe $\sigma < 1$ cm).

La famille des Méliacées par ses arbres de diamètre $\sigma > 30$ cm prédominait sur l'hectare III et était bien représentée en VI, I et II. *Carapa procera* pour ces mêmes diamètres se conforme à ce schéma. La régénération la plus intense aux stades juvéniles ($\sigma < 1$ cm et 1-5 cm) se localise actuellement sur les hectares III, II, I et V (Tabl. IV). Sur les zones les plus escarpées des hectares VI et IV surtout, la population de *Carapa* se reproduit mal ($\sigma < 5$ cm: 4 et 3 tiges respectivement) mais une fois implantés, les jeunes survivent bien ($5 < \sigma < 10$ cm: 6 tiges chacun; $10 < \sigma < 20$ cm: 19 et 6 tiges; $\sigma > 30$ cm: 2 et 3 tiges). Les hectares V et VI se distinguent par leur nombre élevé d'arbres de 10 et 20 cm de diamètre (24 et 19 respectivement) en opposition avec les faibles effectifs des classes de diamètres inférieurs. Deux hypothèses sont possibles: ou bien les plantules de cette zone survivent en plus grand nombre, ou bien la régénération actuelle est très inférieure à ce qu'elle a été dans le passé.

2. — *Virola melinonii* (R. Ben.) A.C. Smith, Myristicaceae (Fig. 8B, 9B, 10B; Tabl. V)

Fin mars 1979, l'observation de monceaux de coques vides encore en bon état témoigne de l'importance de la dernière fructification qui ne provenait pourtant que de 3 des 51 arbres ($\sigma > 10$ cm) que comptent les 6 ha, plus un quatrième limitrophe sur l'angle SE de la parcelle I, qui a partiellement ensemencé cette parcelle.

Cette espèce a fructifié à nouveau en octobre-décembre 1980.

Les fruits de *Virola melinonii*^{12,13} (Fig. 8B) mesuraient environ 3×4 cm, et contenaient chacun une graine unique, arillée, de $1,5 \times 2,5$ cm environ. A maturité sur l'arbre, ils s'ouvrent en deux valves, exposant un ensemble de couleurs vives: valves vert vif à l'extérieur, jaune pâle à orange clair à l'intérieur; la graine brillante est enveloppée d'un arille laciné rouge vif. En forêt de l'Arataye, rares sont les graines qui parviennent intactes au sol.

Il n'y a aucune commune mesure entre les surfaces de sol couvertes par ces valves et celles des *Carapa*. Les coques des semenciers des hectares II et III jonchaient le sol respectivement sur 300 et 200 m². La pente favorise cet étalement mais les prédateurs restent la principale cause de la dispersion. Etant donné ses couleurs et son arille, la fructification du *Virola melinonii* attire en premier lieu tous les vertébrés de la voûte (primates et oiseaux surtout, comme en attestent les contenus stomacaux) qui utilisent les substances nutritives de l'arille. Cependant la graine dure, remplie de réserves (type noix de muscade), est également consommée au sol après avoir perdu l'arille, intéressant alors des rongeurs. La graine intacte pourrait être qualifiée du «type gros primates-oiseaux» tandis que, démunie de l'arille, elle acquiert le «type rongeur». Sa germination est cryptocotylaire (Fig. 9B). Comme pour le *Carapa*, c'est la germination qui révèle l'existence préalable d'une graine en terre car en surface leur présence est exceptionnelle sur les six hectares.

La population des *Virola melinonii* comprend 462 (Fig. 8B) individus de tous diamètres à partir de la graine germée. Elle est bien équilibrée (Tabl. V) dans toutes les classes sur les hectares II, IV, V et VI, c'est-à-dire sur les zones les plus pentues. C'est paradoxalement sur les parcelles qui portent le plus grand nombre de plantules que la régénération est la plus déficiente pour les classes de diamètre de 1 à 20 cm.

¹² L'étude détaillée de la fructification de cette espèce par D. Sabatier est en cours.

¹³ Howe *et al.* (1980, 1981) obtiennent sur *Virola surinamensis*, à Panama, des résultats proches de ceux qui sont exposés ici.

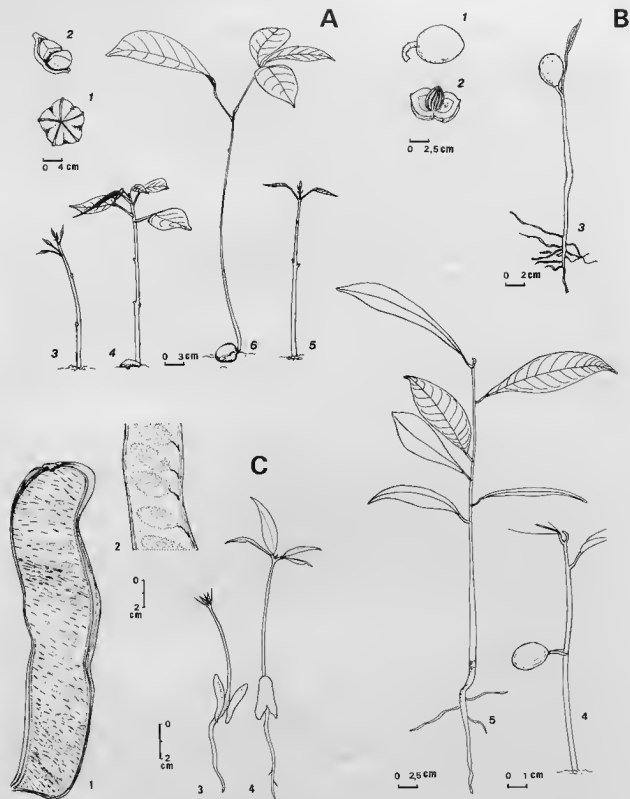
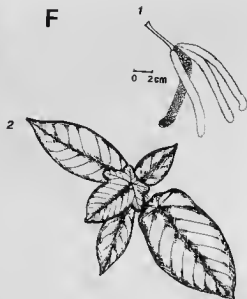
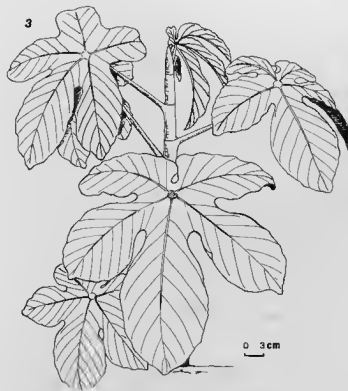


FIG 8 — Morphologie de la graine, de la plante.

A: *Carapa procera*. 1: fruit entier (le nombre de valves varie de 4 à 5 pour un même arbre); 2: valve isolée avec 2 graines; 3 à 6: développement plantulaire; les 2-3 premiers nœuds portent des cataphylles; les deux premières souvent subopposées puis la phyllotaxie devient spiralee (sauf exception; A 5). Limbes foliaires entiers pour les 5-6 premières feuilles, puis composées à 3 folioles, puis 5-7-9... foliolées. Les petioles deviennent géciculés à la base du limbe et épaissis contre la tige; A 6 (plantule âgée de 18 mois). Graines enfouies dans le sol pour les plantules A 3 à 5.

B: *Virola melinonii*. 1: fruit entier mûr; 2: graine mûre avec l'arille lacinié dans le fruit ouvert; 3 à 5: développement plantulaire; 3: plantule âgée de 5 jours, base de l'hypocotyle renflée; 5: plantule âgée de 18 mois, les cotylédons cryptocotylaires sont tombés.



C: *Inga huberi*. 1: vue externe de la gousse; 2: vue interne d'une valve montrant les graines; 3: plantule de 3 jours, cotylédons vus de profil; 4: plantule de 6 jours, à 2 feuilles bifoliolées opposées; 1 cotylédon vu de face.

D: *Goupia glabra*. Fruits mûrs et plantule âgée de 18 mois (5 rameaux axillaires) du chablis 1979 (hectare III).

E: *Laetia procera*. 1: fruit mûr, sépales persistants à la base de l'ovaire, et fruit immature; 2: péricarpe s'ouvrant en 3 valves; 3: endocarpe pulpeux contenant les graines (4); 5: très petit fruit montrant la position de l'endocarpe sur les valves ouvertes à maturité; 6: plantule âgée de 18 mois (3 rameaux axillaires) du chablis 1979 (hectare III).

F: *Cecropia obtusa*. 1: infrutescence mûre (détail des ovaires sur un seul «doigt»), 2-3: développement plantulaire; 2: feuilles primordiales entières, devenant lobées avant d'acquérir le type pelté; 3: plantule âgée de 7 mois.

TABLEAU V. — Structure de la population de *Virola melinonii*.

classes diamètre cm	nombre d'arbres par hectare						Total sur	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → V	6 ha
< 1	80	40	106	44	83	12	245	365
1	4	1	—	3	1	4	8	13
2	2	1	—	—	2	1	3	6
3	—	1	—	1	—	—	1	1
4	—	1	—	3	2	1	6	7
5-9	4	3	—	8	2	2	12	19
Total ϕ < 10	10	7	—	15	7	8	30	47
10	1	2	4	4	5	6	19	22
20	—	2	1	2	2	3	8	10
30	—	—	1	1	1	4	6	7
40	—	1	—	2	1	1	4	5
50	1	1	—	—	—	—	1	4
60	—	2	—	—	—	—	1	2
70	—	—	—	1	—	—	1	1
80 et +	—	—	—	—	—	—	—	—
Total ϕ ≥ 30	1	4	1	5	2	6	12	19
Total ϕ ≥ 10	2	8	6	11	9	15	39	51
Total tous ϕ	92	55	112	70	90	35	314	462

En fait sur les 365 plantules, 200 proviennent des germinations de 1979 et 93 de celles de 1980, donc 72 seulement ont plus de 18 mois (20 %). L'abondance des stades juvéniles (Fig. 9B) s'expliquerait ainsi par la proximité du semencier d'une part (cas de l'hectare I) et d'autre part par la grande fréquentation de certains hectares (III surtout, V et I en partie) par les primates et oiseaux qui parcourent les six hectares. Ces zones de germinations intenses subissent probablement une très forte mortalité des plantules étant donné leur déficit en tiges à partir de 1 cm (Tabl. V), en particulier sur l'hectare I (toutes classes de diamètre). *Virola melinonii* sur la zone étudiée se développe en terrain bien drainé (pentes fortes) dans les parties de «forêt de pente» à luminosité plus intense et sous-bois plus dégagé que dans les replats. Sa localisation est donc presque en opposition avec celle des *Carapa procera* qui peuvent supporter une inondation temporaire (en d'autres zones) et des éclaircissements plus réduits. La partie la plus élevée (replat en hauteur et sommet des pentes) des hectares II, IV et VI, qui présente la plus grande proportion de tiges à partir de 10 cm de diamètre, reste cependant la plus démunie en très jeunes stades ($\phi < 5$ cm et $\phi < 1$ cm).

En 1980, la population de *Virola melinonii* des six hectares suggère une survie de 13 % des plantules après la classe $\phi < 1$ cm (365 tiges) jusqu'aux diamètres compris entre 1 et 10 cm (46 plantules) et de 14 % jusqu'aux diamètres $\phi \geq 10$ cm (51 tiges). Aux stades juvéniles, le passage de la classe $\phi < 1$ cm à la classe 1-4 cm correspond en fait à la persistance de 27 jeunes, soit 7 % seulement, contre 70 % (19 tiges) de cette dernière à la classe 5-9 cm. Partant des 46 jeunes de la classe 1-9 cm, les 22 tiges de la classe 10 cm représentent une survie de 48 %. Au delà de 10 cm, les proportions d'arbres qui passent d'une classe à l'autre sont de 45 % (10 tiges) de 10 à 20 cm, 70 % (7 tiges) de 20 à 30 cm, 71 % (5 tiges) de 30 à 40 cm, 80 % (4 tiges) de 40 à 50 cm, 50 % (2 tiges) de 50 à 60 cm et 50 % (1 tige) de 60 à 70 cm.

Ici encore, la classe de diamètre 3 cm (1 tige) reste fortement sous-représentée tandis que la classe 10 cm inclut les effectifs les plus élevés (22 tiges), la classe $\phi < 1$ cm n'étant pas prise en compte.

La famille des Myristicacées avec les deux espèces *Virola melinonii* et *Iryanthera sagoitana*, développe un

maximum d'arbres de diamètres $\phi > 30$ cm sur les hectares VI surtout et IV, et elle est bien représentée en V. L'ensemble des tiges de *Virola melinonii* à partir de 10 cm, se conforme très exactement à cette répartition (Tabl. V), l'hectare I portant un minimum de 2 arbres.

TABLEAU VI.—Structure de la population de *Inga huberi* et *Inga rubiginosa*.

classes diamètres cm	nombre d'arbres par hectare						Total sur	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → VI	6 ha
<i>Inga huberi</i>								
< 1			170	70	129	169	528	-
1			4	3	6	8	21	-
2			5	1	7	3	16	-
3			3	3	2	1	9	-
4			1	1	2	2	6	-
5-9			4	-	3	3	10	-
Total 1-9<10			17	8	20	17	62	-
10			2	1	-	-	3	-
20			-	-	-	-	-	-
30		1	2	-	1	1	4	-
40			-	-	-	-	-	-
Total $\phi > 10$			4	1	1	1	7	5
Total tous ϕ			195	80	151	188	604	-
<i>Inga rubiginosa</i>								
< 1			14	10	23	26	73	-
1			-	3	-	-	3	-
2			-	1	1	1	3	-
3			-	2	3	1	6	-
4			-	1	-	3	4	-
5-9			-	-	-	-	-	-
Total 1-9<10			-	7	4	5	16	-
10			-	-	-	-	-	-
20			-	-	-	-	-	-
30			1	-	1	-	2	2
40			-	-	-	-	-	-
Total $\phi > 10$			1	-	1	-	1	2
Total tous ϕ			15	17	28	31	91	-

3.— *Inga huberi* Ducke, Mimosaceae (Fig. 8C, 9C, 10C; Tabl. VI)

Les relevés démographiques des *Inga* ont été effectués sur 4 parcelles, en février 81. En ce qui concerne *I. huberi*, la présence de nombreuses très jeunes plantules encore munies de leurs cotylédons, ainsi que celle de gousses au sol, atteste que 3 des 4 arbres de $\phi > 30$ cm que comptent les 6 hectares avaient fructifié environ 1 ou 2 mois avant.

Cette espèce n'avait pas jusqu'ici été signalée en Guyane française et son fruit était inconnu: c'est une gousse de 15 à 25 cm de long et 3,5-5 cm de large, aplatie, à valves glabres, vert brunâtre à maturité, caractérisées par des stries très irrégulières et très obliques; les graines font saillie; comme chez tous les *Inga*, le

fruit est indéhiscant; le péricarpe fibreux et résistant est ouvert par les vertébrés arboricoles qui recherchent les graines volumineuses (2-3 cm \times 1-1,5 cm). Leur tégument blanc, pulpeux, qui simule un arille, est la partie comestible du fruit, très sucrée. Lorsque la graine est mûre, cette pulpe recouvre sans y adhérer les cotylédons charnus, blanchâtres.

Au sol en forêt, on ne trouve au pied de l'arbre porteur que des gousses vides ou contenant des graines parasitées. Le rôle des animaux frugivores, du moins ceux qui ne détruisent pas l'embryon, est important pour la dispersion des semences: ils recrachent (ou avalent et libèrent dans leurs excréments) la diaspore qui est l'embryon complètement nu ou recouvert de la fine membrane interne du tégument. Les semences ont une très faible viabilité et sont incapables de résister à de mauvaises conditions, et en particulier à la déshydratation. Elles germent immédiatement, à l'ombre du sous-bois. Toutes les germinations d'*Inga* connues (PONCY, 1981 et 1984) sont de type «semi-hypogée» (NG, 1978): les cotylédons charnus restent au niveau du sol, mais sont complètement libérés du tégument.

L'analyse de la structure du peuplement (Tabl. VI) de cette espèce met en évidence la dominance écrasante des petits plants ($\phi < 1$ cm): une bonne partie (près du tiers) d'entre eux sont des plantules issues de la récente fructification; les autres sont généralement des plants de hauteur < 1 m, non ramifiés, portant un nombre variable d'entrenœuds courts. Cette abondance contraste avec la chute brutale des effectifs à partir de la classe 1 cm. Cependant la courbe de répartition correspond, au moins jusqu'à la classe 9, à celle d'une essence d'ombre (ROLLET, 1974) à pente très forte (Fig. 10C).

Ceci indique que la poursuite du développement est fortement ralentie à partir de ce stade sous le couvert forestier, les plants qui se développent étant ceux qui bénéficient des meilleures conditions locales à la faveur de trouées dans la voûte.

C'est aux alentours des arbres adultes que la plus forte concentration des jeunes plantules a été observée, notamment sur les parcelles III et V (Fig. 9C); sur la parcelle IV, qui ne contient pas d'individus de $\phi > 10$ cm, on compte un nombre de stades juvéniles nettement inférieur à celui des trois autres (Fig. 9C et 10C); ceci suggère que la dispersion s'effectue sur de faibles distances, et donc peut-être que les animaux consommateurs de la pulpe recrachent les cotylédons plus qu'ils ne les avalent. Mais une estimation correcte des distances de dispersion exige une analyse détaillée.

4. — *Inga rubiginosa* (Rich.) DC., Mimosaceae (Fig. 9D, 10D; Tabl. VI)

Nous n'avons pas observé sur le terrain la fructification des arbres de cette espèce dont les gousses, de structure comparable à celle de *I. huberi*, ont un péricarpe extérieurement recouvert d'une pilosité dense de couleur brun-roux, de dimensions 15-25 \times 2-3 cm. Les graines ont la même morphologie que celles de *I. huberi*.

La structure du peuplement par classes de diamètre met en évidence une absence totale de tiges de $\phi > 5$ cm, hormis deux arbres adultes de $\phi > 30$ cm. Comme pour *I. huberi*, la germination sciaphile permet aux jeunes plants de s'établir en sous-bois. Toutes les tiges de $\phi < 3$ cm sont monocaules et présentent, malgré leur petite taille, des signes de plantes âgées dont la croissance est extrêmement lente: tiges souvent traumatisées, tortueuses, entrenœuds très courts (souvent < 1 cm). La majorité des tiges de $\phi > 3$ cm sont des arbustes ramifiés, situés aux abords des zones perturbées des parcelles III et IV. Le développement des jeunes *I. rubiginosa* semble exiger un éclaircissement beaucoup plus intense que celui de *I. huberi*. Il peut se poursuivre seulement si une trouée s'ouvre dans la voûte, permettant au jeune plant de recevoir un rayonnement direct. Des individus vigoureux de cette espèce ont d'ailleurs été observés à plusieurs reprises dans les chablis voisins de la zone d'étude.

Plusieurs autres espèces d'*Inga* ont une dynamique de ce type: brusquement placés en pleine lumière par l'ouverture d'un chablis, ils peuvent se développer avec une vigueur comparable à celle des pionniers véritables (PONCY, 1981; LESCURE, 1979). Les données manquent pour apprécier la longévité des petits plants bloqués au stade juvénile, et leurs chances de survie.

5. — *Goupia glabra* Aubl., Celastraceae (Fig. 8D, 9E, 10E; Tabl. VII)

En novembre 1980, les goupis fructifiaient en forêt de l'Arataye, mais les seules traces au sol de cette fructification étaient de minuscules et rares rameaux en fruits projetés par les pluies d'orage. Sous les deux gros arbres de cette espèce situés à la limite des hectares V et VI, par exemple, les surfaces de sol portant des fruits s'avéraient trop imprécises.

Le goupis produit de petites baies (Fig. 8D) rouge vif virant au noir à maturité, de 4 à 5 mm de diamètre, portant chacune en moyenne (2) 5 (10) graines d'environ 2×1 mm (mesures effectuées sur 30 fruits et 153 graines). Singes et oiseaux les consomment au fur et à mesure de leur maturation. Le fruit entier joue ici le même rôle attractif pour les vertébrés de la voûte que la graine chez *Virola melanoni*, mais par ses dimensions inférieures, il concerne des animaux plus petits. Les graines de couleur claire ont une germination de type phanérocotylaire.

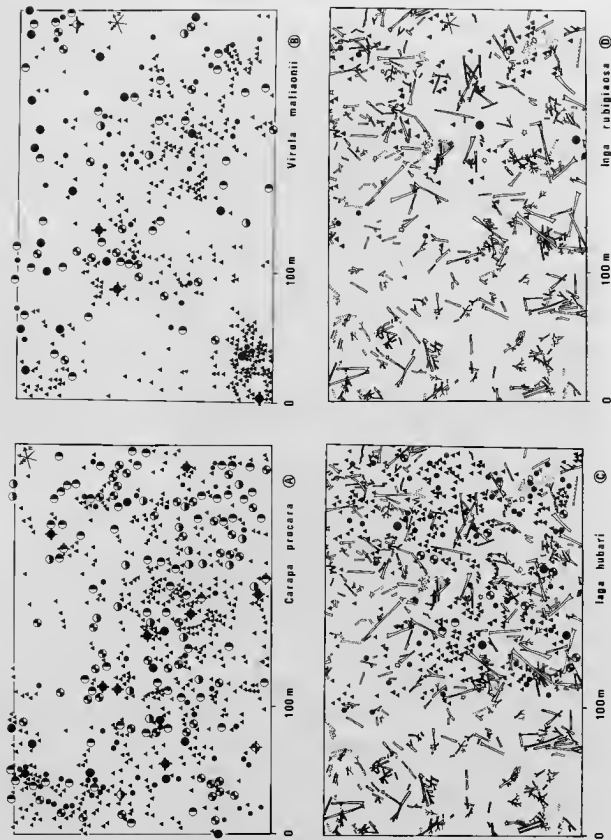
Sur la surface des 6 ha se développent 9 goupis de diamètre $\phi \geq 30$ cm, concentrés sur les hectares IV, V, VI (Fig. 9E); la population totale des quatre hectares étudiés (III à VI) ne comprend que 27 pieds de tous diamètres (plantes incluses) dont 24 concentrés essentiellement sur deux hectares: 13 individus dont 2 plantes de $\phi < 1$ cm en IV, 11 individus dont 6 plantes de $\phi < 1$ cm, 2 jeunes de 2 et 3 cm de diamètre et seulement 3 arbres adultes en VI. L'hectare III ne porte qu'une seule plantule et l'hectare V deux tiges: un jeune de 1 cm de diamètre et un arbre de 80 cm. Les classes de diamètre 4 cm, 5 à 9 cm, 20 cm et 50 cm ne sont pas représentées. Par contre, 5 arbres atteignent 60, 70 et 80 cm (3 sur l'hectare IV, 1 sur V et 1 sur VI).

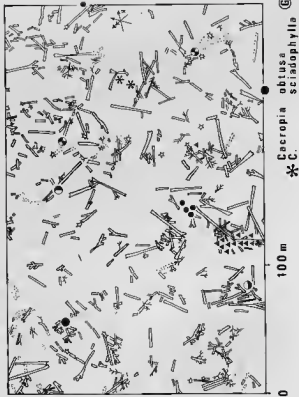
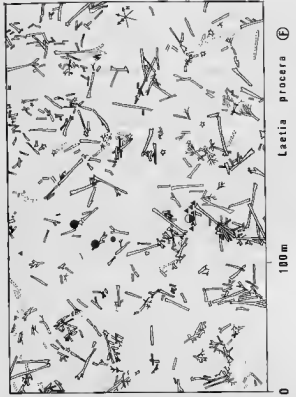
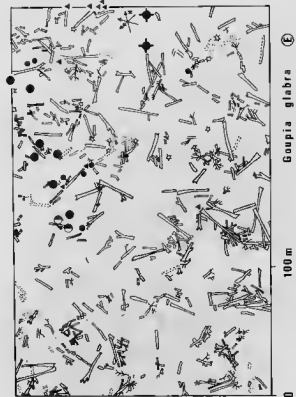
La population actuelle traduit une survie de 78 % des tiges environ entre le stade plantulaire (9 tiges) et la classe de diamètre $1 < \phi < 10$ cm (7 tiges) (absence de toute tige entre 5 et 10 cm), puis de 69 % entre les diamètres inférieurs à 10 cm (16 tiges) et ceux supérieurs à 10 cm (11 tiges). Lorsqu'elle réussit à germer et à s'implanter, cette espèce acquiert donc de fortes chances d'atteindre le niveau de la voûte et de persister en forêt primaire. Les plantules observées sur ces quatre hectares traduisent les exigences biologiques du *Goupia*

TABLEAU VII. — Structure de la population de *Goupia glabra*.

classes diamètre cm	nombre d'arbres par hectare						Total par	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → VI	6 ha
< 1	non recensé		1	2	—	6	9	—
1			—	1	1	—	2	—
2			—	2	—	1	3	—
3			—	1	—	1	2	—
4			—	—	—	—	—	—
5-9			—	—	—	—	—	—
Total 1<φ<10	non recensé		—	4	1	2	7	—
10			—	2	—	—	2	—
20			—	—	—	—	—	—
30			—	—	—	—	—	—
40			—	1	—	1	2	2
50			—	—	—	—	—	—
60			—	1	—	—	1	1
70			—	1	—	—	1	1
80			—	1	1	—	3	3
90 et +			—	—	—	—	—	—
Total φ > 30			—	5	1	3	9	9
Total φ > 10			—	7	1	3	11	—
Total tous φ			1	13	2	11	27	—

FIG. 9 — Cartographie de la répartition des tiges de toutes classes de diamètre dans la parcelle de 6 ha.





- $\phi \geq 30 \mu\text{m}$; ○ $10 \leq \phi < 20$; ● $1 \leq \phi < 5$; ▲ $\phi < 1$
- $20 \leq \phi < 30$; ● $5 \leq \phi < 10$; ○-fractifaculeurs

glabra. Caractéristique des trouées de grande surface ouvertes en forêt guyanaise (soit par coupes, soit par chablis multiples), le goupri germe sur les parties de sol les plus bouleversées et dépourvues d'humus telles que les mottes de terre arrachées lors du déracinement des arbres abattus par la tempête; tel est le cas de la plantule de l'hectare III. Sur les coupes anthropiques comme celle d'ARBOCEL sur la piste de St. Elie (25 ha de coupe papetière), il figure parmi les espèces pionnières dominantes et atteint jusqu'à 7 m de haut en 3-4 ans et 12 m en 6 ans (valeurs maximales). Il requiert un rayonnement solaire direct sur son feuillage dès la germination et tout au long de sa vie. Ses graines exigent pour le moins des températures élevées (EDMISTEN, 1970; QUATERMAN, 1970; VASQUEZ-YANES, 1974). En forêt de l'Arataye, il est donc logique que sa population se concentre en haut des zones pentues les plus abruptes où d'une part la persistance des troncs morts (Fig. 9E et Fig. 3) indique des perturbations antérieures qui ont permis son installation, et d'où d'autre part la dénivellation assure une pénétration lumineuse maximale dans cette «forêt de pente». D'une manière générale, la présence de *Goupia glabra* de fort diamètre en forêt primaire prouve l'existence en ces lieux de grands chablis anciens dont la vitesse de cicatrisation, plus lente que la croissance du goupri, a permis à ce dernier de toujours garder sa couronne en pleine lumière (Fig. 5) et d'atteindre des diamètres de 70 et 80 cm dans une forêt reconstituée où les vieux troncs ne sont qu'en partie décomposés comme en limites des hectares V et VI.

TABLEAU VIII. — Structure de la population de *Laetia procera*.

classe de diamètre : cm	nombre d'arbres par hectare						Total sur	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → VI	6 ha
< 1	non recensé	4	1	—	—	—	5	—
1	—	—	—	1	—	—	1	—
2	—	—	—	—	—	—	—	—
3	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	—	—	—	—	—
5-9	—	—	—	—	—	—	—	—
Total 1<φ<10	non recensé	—	1	—	—	—	1	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	—	1	—	—	—	1	—
30	—	—	—	1	—	—	—	—
40	—	—	—	—	—	—	—	—
50	—	—	—	—	—	—	—	—
60	—	—	—	—	—	—	—	—
70	—	—	—	1	—	—	1	—
80 et +	—	—	—	—	—	—	—	—
Total φ > 30	—	—	—	2	—	—	2	2
Total φ > 10	—	—	1	2	—	—	3	—
Total tous φ	—	—	5	4	—	—	9	—

6. — *Laetia procera* (Poep. et Endl.) Eichler, Flacourtiaceae (Fig. 8E, 9F, 10F; Tabl. VIII)

Parmi les *Laetia procera* qui fructifiaient en novembre-décembre 1980 en forêt de l'Arataye, l'un d'eux se trouvait sur les fortes pentes de l'hectare IV (Fig. 9F).

Les fruits de cette espèce (Fig. 8E) mesurent en moyenne 1,4 × 2,3 cm et renferment 5-6 graines (beige clair) bien formées de 0,20 × 0,25 cm. Les mesures ont porté sur 77 fruits et 25 graines. A maturité, le fruit vert clair à jaune pâle s'ouvre en trois valves formant une rosette, beige clair à sa face interne, sur laquelle se dresse

l'endocarpe pulpeux de même teinte contenant les graines. Malgré leur couleur discrète, la grande majorité de ces masses pulpeuses sont consommées sur l'arbre dès l'ouverture des fruits, ou aussitôt après leur chute sur le sol pour une très faible partie. A cause de leur forme et de leur couleur, on serait tenté de qualifier ces fruits de «type chiroptère-oiseau». Sous un fructificateur suivi en zone protégée hors des 6 hectares sur terrain plat, les coques de 934 fruits se sont accumulées sur une surface de 300 m² (correspondant à la projection de la couronne) pendant les quinze jours de pleine fructification et jusqu'à l'épuisement de la production totale. Sur ce total, une vingtaine de fruits seulement ont été projetés au sol par les pluies d'orage avant d'être ouverts; ils contenaient d'ailleurs, dans la majorité des cas, des graines mal formées.

La population de *L. procera* est très réduite (Tabl. VIII); en plus des 2 pieds de $\sigma > 30$ cm inventoriés sur l'ensemble des 6 ha, l'analyse détaillée sur 4 ha a permis de repérer seulement 1 pied de 20 cm de σ et 6 jeunes tiges: 4 d'entre elles, âgées de 12 à 18 mois, sont situées sur l'hectare III à proximité du seul adulte présent sur cette parcelle; comme celles du *Goupia glabra* (Fig. 9E), elles ont poussé dans le creux produit par le déracinement d'un gros arbre du chablis créé en 1979 et à proximité du seul *Laetia procera* adulte présent sur cette parcelle. Sur l'hectare IV, la jeune tige de 1 cm se trouve en contrebas du fructificateur de 1980 et la jeune plantule vers le haut de la pente près des zones de grands chablis (Fig. 3).

La biologie de cette espèce est très comparable à celle du *Goupia glabra* tant sur les hectares de l'Arataye que sur la coupe papetière d'ARBOCEL (piste St-Elie). Sa très faible représentation sur les six hectares laisse supposer des exigences plus fortes au niveau de la germination et de l'implantation, mais aussi au niveau de la survie puisque les stades adultes ne comptent que 3 arbres (σ de 20 à 70 cm) et que les stades juvéniles se résument à 5 tiges de 1 à 2 ans et 1 seule un peu plus âgée, les classes de diamètre de 2 à 20 n'étant absolument pas représentées. La survie totale peut s'évaluer à 20 % des plantules ($\sigma < 1$ cm: 5 tiges) aux jeunes ($\sigma < 10$ cm: 1 tige) et de 50 % depuis les tiges de $\sigma < 10$ cm (6 tiges) jusqu'aux arbres supérieurs à 10 cm (3 individus). On peut aussi envisager des problèmes au niveau de la conservation du pouvoir germinatif des graines pendant le transit dans le tractus digestif et après dispersion. Sur la parcelle ARBOCEL, sur un transect de 920 m² (460 x 2 m) et un total de 1114 tiges de $\sigma > 1$ cm, 94 individus sont des *Goupia glabra* et 53 seulement des *Laetia procera* (MAURY-LECHON, 1982 a, b).

7. — *Cecropia obtusa* Tréc., Moraceae (Fig. 8F, 9G, 10G; Tabl. IX)

Hors des hectares étudiés, les *Cecropia obtusa* fructifiaient en novembre-décembre 1980. Les infrutescences cylindriques (Fig. 8F) de couleur vert glauque contrastent avec celles de *Cecropia sciadophylla* de teinte orangée.

Des comptages réalisés sur des tronçons de 1 cm prélevés sur 8 infrutescences différentes et totalisant 1886 graines (soit 238 par cm) conduisent à penser qu'une infrutescence complexe (formée en moyenne par 4 infrutescences simples cylindriques) pourrait contenir environ 7500 graines de 0,15 x 0,20 cm chacune en moyenne. Comme pour les espèces précédentes, les fructifications sont en majeure partie consommées dans la couronne ou sitôt tombées au sol. La germination est de type phanérocotylaire.

La population totale de *Cecropia obtusa* de diamètre 30 cm ou plus sur les six hectares (Fig. 9G) se résume à 2 arbres, 1 dans le chablis sur pente de l'hectare II et l'autre limitrophe sur l'hectare V (Tabl. IX). Les quatre hectares (III à VI) recensés en détail totalisent 21 individus: 2 forts diamètres (30 et 20 cm) sur les chablis anciens sur forte pente de l'hectare V et I, 2 de la classe de diamètre 5-9 cm, 5 jeunes de 1 à 3 cm de diamètre et 12 plantules de section inférieure à 1 cm sur l'ensemble.

Au niveau des stades juvéniles, 11 plantules sur 12 ($\sigma < 1$ cm) et 4 jeunes sur 5 ($1 < \sigma < 5$ cm) sont rassemblés sur le chablis multiple de 1979 sur l'hectare III, les plantules se situent au niveau du sol dans l'amonoellement central de plusieurs troncs et les jeunes se développent au sommet de l'énorme motte de terre soulevée par les racines du premier arbre abattu dans ce chablis à environ 2 m du sol, en pleine lumière. La quatorzième plantule se trouve dans un chablis voisin formé de grosses branches en 1979 aussi, et le cinquième jeune dans le chablis limitrophe de l'hectare VI contre les plantules de *Goupia glabra*.

La survie peut être estimée à 58 % depuis le stade plantulaire (12 tiges: $\phi < 1$ cm) jusqu'aux jeunes de diamètre $1 < \phi < 10$ cm (7 tiges) et de 11 % depuis les individus de diamètre $\phi < 10$ cm (19 tiges) jusqu'aux arbres de diamètre $\phi > 10$ cm (2 tiges). Des valeurs voisines de 42 % et 40 % caractérisent respectivement la persistance des stades juvéniles de moins de 1 cm à 1-4 cm puis de 5 à 9 cm. Le transect d'ARBOCEL contenait 197 plantules de cette espèce contre les 94 de goupî et les 53 de *Laetia procera*. Ces chiffres résument les aptitudes comparées de ces trois espèces qui se retrouvent intactes dans cette forêt primaire de l'Arataye (Fig. 9E-F-G).

TABLEAU IX. — Structure de la population de *Cecropia obtusa*.

classes diamètre : cm	nombre d'arbres par hectare						Total sur	
	I	II	III	IV	V	VI	4 ha III → VI	6 ha
< 1	non recensé	12	-	-	-	-	12	-
1			2	-	-	-	2	-
2			1	-	-	1	2	-
3			1	-	-	-	1	-
4			-	-	-	-	-	-
5-9			-	1	1	-	2	-
Total 1< ϕ <10	non recensé	4	1	1	1	-	7	-
10	1 non	-	1	-	-	-	1	-
20	1 recensé	-	-	-	-	-	-	-
30	-	1	-	-	1	-	1	-
40 et +	-	-	-	-	-	-	-	2
Total $\phi > 30$	-	1	-	-	1	-	1	2
Total $\phi > 10$			-	1	1	-	2	-
Total tous ϕ			16	2	2	1	21	-

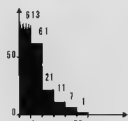
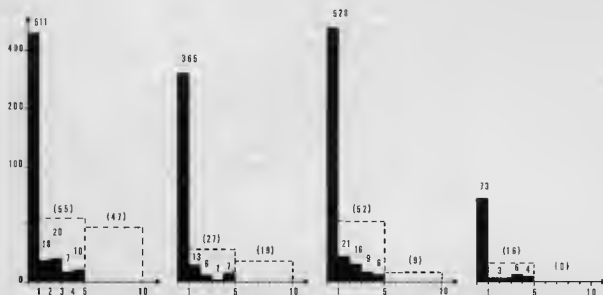
IV. — DISCUSSION

L'étude comparative de la structure du peuplement des sept espèces (Fig. 10) illustre différents aspects de la dynamique forestière dans les formations primaires de Guyane française situées hors de toute intervention humaine et dans une zone peu perturbée de haute futaie. Deux groupes principaux apparaissent : d'une part les espèces typiques de la forêt primaire en équilibre (*Carapa procera*, *Virola melnionii*) et d'autre part des espèces de cicatrisation (= « pioneer-species » des Anglo-Saxons) : *Goupia glabra*, *Laetia procera* et *Cecropia obtusa*, dont la présence est liée à des bouleversements importants dans la voûte et dans le sol (chablis multiples avec déracinements). En forêt primaire de l'Arataye, leur présence apparaît comme accidentelle, tandis qu'elle caractérise la végétation de grandes coupes anthropiques comme celle d'ARBOCEL¹⁴ (25 ha, forêt de la piste de St-Elie)¹⁴ (MAURY-LECHON, 1982 a, b).

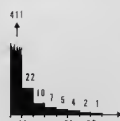
Les deux espèces d'*Inga* présentées, que l'on ne trouve pas dans la végétation secondaire, sont liées au complexe floristique de la forêt primaire. La structure observée pour leurs populations illustre un mode d'implantation en forêt conforme à la stratégie « forêt-forêt » décrite par ALEXANDRE (1980) pour un arbre ivorien, le *Turraeanthus africana*; ce sont les « gap-species » des Anglo-Saxons. Après la germination sciaphile, les plants s'établissent en sous-bois et sont capables d'y survivre, avec une croissance faible ou nulle, tant que les conditions d'éclaircissement sont insuffisantes. Les observations déjà effectuées sur les différents *Inga* forestiers (PONCY, 1981) semblent montrer qu'ils présentent un gradient d'intermédiaires entre les essences d'ombre capables de se développer sous le couvert forestier et les essences héliophiles qui ne supportent pas

¹⁴ En effet, l'étude du recré sur un transect de 420 m dans cette zone montre que les tiges de ces 3 espèces représentent 31 % de l'effectif.

Fig. 10 — Répartitions comparatives par classes de diamètre des populations de 7 espèces arborescentes, étudiées sur 4 ha.



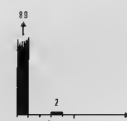
A *Carapa procera*



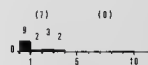
B *Virola melinonii*



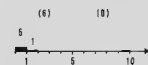
C *Inga huberi*



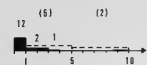
D *Inga rubiginosa*



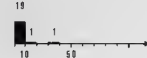
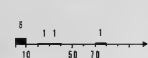
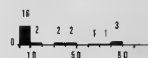
E *Goupia glabra*



F *Laetia procera*



G *Cecropia obtusa*



nombre d'arbres
classes de diamètre cm

d'être surcimées. *I. huberi* et *I. rubiginosa* sont deux exemples de ce gradient. La première, relativement tolérante à l'ombrage, semble posséder une stratégie voisine de celle de *Carapa procera* et de *Virola melinonii* qui correspondent aux «shade-tolerant species» de HARTSHORN (1980). L'autre, dont l'effectif dans les classes de diamètres supérieurs à 1 cm est faible ou nul, est beaucoup plus exigeante vis-à-vis de la lumière et semble ne pouvoir se développer qu'à la faveur de larges trouées, où l'on rencontre des pieds vigoureux.

Le groupe des espèces de forêt équilibrée qui «tolèrent l'obscurité» produit de gros fruits et de grosses graines (4 à 1,5 cm) remplies de réserves, par opposition au groupe des espèces pionnières dont les fruits, moyens à petits, renferment des graines minuscules (0,2 cm). La taille des fruits et des graines, leur aspect et leur couleur constituent les critères de sélection pour les prédateurs.

Chez les deux espèces de forêt primaire, les vertébrés prélèvent en général seulement les semences: les Rongeurs terrestres s'attaquent à celles de *Carapa procera* dont le fruit indéhiscents s'ouvre au moment de sa chute, alors que les vertébrés de la voûte (mammifères et oiseaux) consomment les graines encore en place dans les fruits, qui sont soit déhiscents et s'ouvrent avant l'abscission (*Virola melinonii*), soit indéhiscents comme ceux d'*Inga*: dans ce cas, ce sont les prédateurs qui, attirés par la pulpe de la graine, libèrent celle-ci et la disséminent. Chez les espèces pionnières, la prédation porte sur le fruit entier (baie du goupri) ou la majeure partie de celle-ci (portions d'infertescence de *Cecropia* ou mésocarpe pulpeux du *Laetia procera*): les parties prélevées contiennent alors de grandes quantités de graines. Ces diaspores sont surtout consommées par des oiseaux et primates de petites tailles (*Goupri*) ou des oiseaux et des chiroptères (*Cecropia*, *Laetia*).

La distinction entre espèces de forêt primaire et espèces de cicatrisation repose entièrement sur les possibilités de germination des graines, puis d'implantation et de survie des plantules dans les diverses zones de la forêt. Ces phases de vie dépendent du type biologique des semences et des plantules, lui-même lié étroitement à la morphologie de l'embryon mûr. C'est ainsi que la connaissance morphologique de ce dernier dans la graine mûre permet déjà de prévoir le type plantulaire et par conséquent aussi le type biologique de l'espèce.

Carapa procera (Fig. 8A) et *Virola melinonii* (Fig. 8B) germent selon le mode cryptocotylaire. Restant ainsi à l'abri des téguments séminaux indurés, les cotylédons ne se déshydratent pas et la jeune plantule peut résister à un manque d'humidité temporaire. Leurs réserves étant abondantes, la très jeune plante n'est pas dépendante du milieu en ce qui concerne la lumière et les éléments nutritifs. Ce type de graines produit des

TABLEAU X. — Caractéristiques quantitatives des plantules.

espèce	hauteur tige cm	Ø collet cm	nombre à nœuds	nombre rameaux axillaires	âge
<i>Carapa procera</i>	50	0,8	5 (3-2)	0	12-18 mois
<i>Virola melinonii</i>	16	0,5	2 (1)	0	5 jours
<i>Inga huberi</i>	31	0,8	5 (6)	0	12 mois
<i>Goupria glabra</i>	12	1	1	0	7 jours
<i>Laetia procera</i>	50		8-12	0-1	12 mois
<i>Cecropia obtusifolia</i>	26	0,15	9 (4)	5	12-18 mois
<i>Laetia procera</i>	62	0,70	13	1	12-18 mois
<i>Cecropia obtusifolia</i>	200 à 450	0,8 à 3,1	> 20	0	12-18 mois
<i>Inga huberi</i>	11	0,18	4 (5)	0	inconnu
<i>Virola melinonii</i>	32	0,45	15 (4)	0	inconnu

* : nombre feuilles présentes entre parenthèses, * : écaillés

plantules vigoureuses à tige haute, de «type forestier», qui en une ou deux semaines portent le bourgeon apical et les ébauches foliaires très au-dessus du niveau du sol vers 30 et 20 cm (Fig. 8A-B) pour les deux taxons étudiés (Tabl. X). Les espèces de ce type forment souvent de manière simultanée les deux à trois premiers nœuds épicotyles (*C. procera*) et les ébauches des feuilles correspondantes (un décalage plus net existe entre le premier et le deuxième nœud chez *V. melinonii*). Sans discontinuité, la tige s'allonge jusqu'à attendre la taille définitive du premier entrenœud, puis avec un ralentissement dans la croissance verticale, la plantule allonge les nœuds préformés et déploie les limbes foliaires correspondants (3-5 feuilles chez *Carapa procera* 1-3 chez *V. melinonii*; Fig. 8A-B). Il semble bien que jusqu'à ce stade la morphogenèse plantulaire dépende totalement des réserves énergétiques de l'embryon, le milieu extérieur n'intervenant qu'au niveau de la nature du substrat permettant l'ancrage du système racinaire. La plantule entre alors dans une phase de vie ralentie si elle est implantée en milieu obscur. En zone dégagée bien éclairée, sa croissance ne marquera pratiquement pas d'arrêt. Pendant la période de «latence», qui compense l'absence de dormance des graines (celle-ci caractérise plutôt les espèces pionnières : JULIANO, 1940; KEAY, 1960; LEBRON, 1977; VASQUEZ-YANES, 1976), la plantule utilise encore les réserves séminales restantes : les surfaces chlorophylliennes de ses feuilles primordiales n'entrent vraiment en activité que lorsqu'une des taches lumineuses (voûte peu dense, petite trouée de chablis) stimule la photosynthèse et active la croissance.

Sur une zone étudiée, le passage du stade plantulaire ($\varnothing < 1$ cm) au stade juvénile avec diamètre de 1 cm correspond à une «survie» de 3,5 % des tiges pour les deux espèces (Tabl. IV et V).

La germination semi-hypogée des *Inga* est de type intermédiaire entre celui de *Carapa* et de *Virola* et celui des espèces pionnières (*Goupia*, *Laetia*, *Cecropia*; voir ci-dessous). Comme chez *Virola* et *Carapa*, les cotylédons charnus constituent des réserves pour la plantule, mais, d'une part ils sont exposés dès le début de la germination, d'autre part ils persistent assez peu de temps (environ deux mois), se détachant lorsque la plantule a émis 3 à 6 feuilles. La survie en sous-bois pendant la phase de latence dépend donc entièrement de leur appareil foliaire : longévité, résistance aux parasites et aux prédateurs. D'autre part, les premières observations (PONCY, 1981) sur la croissance des *Inga* en forêt montrent que l'axe épicotyle (ou ses réitérations traumatiques) reste orthotrope et monocaule tant qu'il ne dispose pas d'un éclaircissement suffisant pour développer les rameaux plagiotropes du modèle de TROLL (HALLE et OLDEMAN, 1970) auquel se conforment les espèces du genre. Il semble donc que l'adaptation des *Inga* à la survie en sous-bois soit liée à la souplesse de leur architecture et à leur aptitude à prolonger la phase initiale de croissance orthotrope de la plantule, avec une croissance faible ou nulle, à un niveau d'énergie très bas. Ce dernier aspect étant commun à la plupart des plantules forestières sciaphiles.

Les germinations phanérocotylaires (cotylédons libres, non protégés) de *Goupia glabra*, *Laetia procera* et *Cecropia obtusa* (Fig. 8D-E-F) forment des plantules d'aspect fragile (petites dimensions, tissus minces et souples, entre-nœuds courts) de «type pionnier» (BUDOWSKI, 1963; WHITMORE, 1975, 1982) ou de type «grand chablis». Aussitôt dégagées de leurs téguments, ces très jeunes plantules deviennent totalement tributaires de leurs chloroplastes. L'édification des feuilles primordiales repose sur l'activité photosynthétique des cotylédons foliacés, verts et minces. Cela explique la nécessité absolue d'un éclaircissement intense («shaded-intolerant species»). Etant donné la discrétion de ces plantules (graines de 0,2 cm), il ne serait pas impossible que des germinations plus nombreuses passent inaperçues parce qu'ayant germé dans des emplacements défavorables où ces éléments juvéniles dépérissent aussitôt.

Dès la germination et sans période de repos, la plantule édifie à un rythme accéléré de nombreux nœuds et entre-nœuds très courts. Les dimensions des feuilles et entre-nœuds augmentent avec l'âge. Dès la première année, les méristèmes axillaires développent des ramifications feuillées. La phyllotaxie spiralee de l'axe plantulaire devient distique sur les rameaux. Une grande surface chlorophyllienne est ainsi développée. La plantule de *Goupia glabra* (Fig. 8E) illustre le mieux ce type biologique. Très vite, elle constitue un arbre miniature aux feuilles pubescentes et souples, par opposition aux feuilles glabres et rigides des adultes (Tabl. X).

Cecropia obtusa, bien que proche de ce type dans les premières semaines (Fig. 8F) décuple très vite ses dimensions au cours des premiers mois (Tabl. X). Sur ARBOCEL (piste de St-Elie), six mois après coupe et passage de deux feux, les plus grandes de ces plantules atteignent 2 m (MAURY-LECHON *et al.*, 1985) et sur la motte racinaire de l'hectare III (Arataye) 4,5 m en 18 mois. Outre la forte pubescence des tiges et feuilles, ces dernières ont une texture particulièrement rigide. La plantule de *Laetia procera* (Fig. 8E) s'écarte de l'aspect fortement pionnier des deux espèces précédentes, confirmant ainsi sa morphologie légèrement plus forestière, à savoir axe plantulaire plus robuste (Tabl. X) portant des feuilles vert sombre brillant et rigides se ramifiant plus tardivement (12^e nœud ici) et de croissance proche de celle de *Carapa procera* (à 12-18 mois d'âge, *Carapa procera* mesure 50 cm et *Laetia procera* 62 cm contre 26 cm pour *Goupia glabra* et 450 cm pour *Cecropia obtusa*: Tabl. X).

V.— CONCLUSION

La mise au point des travaux entrepris sur le site de l'Arataye permet déjà une description générale de la physionomie et de la floristique, qui sera affinée ultérieurement. Les premières comparaisons avec d'autres sites connus indiquent des différences floristiques et structurales qui pourraient être dues en partie à l'impact de l'activité humaine (chasse, exploitation forestière) dans une forêt de la zone côtière comme celle de la piste de St-Elie (Atlas, 1979).

L'étude ponctuelle de 7 espèces illustre trois types fondamentaux du fonctionnement de cette forêt primaire naturelle: la dynamique de type forestier avec *Carapa procera* et *Virola melinonii*, la dynamique de type chablis forestier avec *Inga huberi* et *I. rubiginosa* et la dynamique de type pionnier (grandes ouvertures de la voûte) avec *Goupia glabra*, *Laetia procera* et *Cecropia obtusa*. Ces stratégies confirment celles déjà décrites par ALEXANDRE (1977), GOMEZ-POMPA *et al.* (1976), HARTSHORN (1978, 1980), LEBRON (1980) et WHITMORE (1975, 1982).

Mise en parallèle avec l'étude de la coupe papetière ARBOCEL sur la piste de St-Elie, cette analyse met en relief les nuances biologiques existant entre les trois espèces pionnières. La comparaison des espèces d'un même type conduit aussi à mettre en évidence les complémentarités existant dans les taxons forestiers (*Carapa procera* et *Virola melinonii*) et dans les taxons de chablis (*Inga huberi* et *I. rubiginosa*). De ces nuances vis-à-vis des ouvertures de la voûte (DENSLOW, 1980; WHITMORE, 1982) et de la topographie (ASHTON, 1964) par exemple, résulterait en partie la richesse spécifique des forêts tropicales par ailleurs dépendante d'autres facteurs tels que son passé historique (FEDEROV, 1966; ASHTON, 1967, 1977) et les variations climatiques du Pléistocène (FLENLEY, 1979; PRANCE, 1981). L'abondance des Méliacées en forêt d'Uganda est interprétée par EGGLING (1947) comme un stade forestier de richesse spécifique inférieure à celle de la formation climax caractérisée par la présence de *Cynometra alexandri* qui se régénère bien. Des restes (rares) de poteries amérindiennes ayant été trouvés sur l'hectare I, on peut se demander s'il n'en serait pas de même pour certaines parties de la forêt de l'Arataye bien qu'il n'y ait plus eu de peuplements humains dans cette zone depuis la fin du XVIII^e siècle (excepté quelques orpailleurs de la Compagnie de l'Approuague de 1840 à environ 1900).

D'une manière générale, les types morphologiques des fruits, des graines (des embryons mûrs surtout) et des plantules traduisent les comportements biologiques des espèces en soulignant à la fois l'existence des trois types dynamiques principaux et l'aspect complémentaire des différentes espèces entre elles dans un même groupe ou d'un groupe à l'autre.

Nos analyses spécifiques sont une première étape vers une étude globale de la dynamique de la forêt du secteur Arataye qui sera poursuivie sur la parcelle des six hectares et qui comprendra le suivi de l'évolution démographique des sept espèces présentées ici et d'autres espèces.

La création sur les six hectares des deux grands chablis multiples de 1979 (hectare III) et 1980 (hectare I) vient appuyer les observations de LEIGH (1975) et HARTSHORN (1978) quant à la fréquence occasionnelle, mais peut-être annuelle, de ces grandes ouvertures naturelles de la voûte sur de grandes surfaces forestières.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDRE (D. Y.), 1977. — Régénération naturelle d'un arbre caractéristique de la forêt équatoriale de Côte d'Ivoire: *Turraeanthus africana* Pellegr. *Oecologia plantarum*, 12(3): 241-262.
- 1980. — Aspects de la régénération naturelle en Côte d'Ivoire. Document polycopié, 7 p.
- ASHTON (P. S.), 1964. — Ecological studies in the mixed dipterocarp forests of Brunei State. *Ox. For. Mem.* 25.
- 1969. — Speciation among tropical rain forest trees: Some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 155-196.
- 1977. — A contribution of rain forest research to evolutionary theory. *Ann. Mo. bot. gdn.* 64: 694-705.
- Atlas des départements d'outre-mer. 4. La Guyane. Ed. CEGET/CNRS & ORSTOM, 1979, 36 cartes.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), ATRAMENTOWICZ (M.), CHARLES DOMINIQUE (M.), GÉRARD (H.), HLADIK (A.), HLADIK (C. M.) et PRÉVOST (M. F.), 1981. — Les Mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes-animaux. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 35: 341-435.
- DENSLow (J. S.), 1980. — Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica*, 12, Suppl. «Tropical Succession»: 47-55.
- EDMISTEN (J.), 1970a. — Studies of *Phytolacca isosandra*. In ODUM (H. T.) and R. F. PIGEON (eds.), *A Tropical Rain Forest. Ch. D-7*. U.S. Atomic Energy Commission. Oak Ridge, Tennessee.
- EGGELING (W. J.), 1947. — Observations on the ecology of Budango rainforest, Uganda. *J. Ecol.*, 34: 20-87.
- FEDEROV (A. A.), 1966. — The structure of the tropical rainforest and speciation in the humid tropics. *J. Ecol.*, 54: 1-11.
- FLENLEY (J. R.), 1979. — The Equatorial Rain Forest: a Geological History. Butterworth, London.
- HALLÉ (F.) et OLDEMAN (R. A. A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. *Monogr. Bot. & Biol. Végét.*, 6, 178 p., Masson, Paris.
- HARTSHORN (G. S.), 1978. — Tree falls and tropical forest dynamics. In P. B. TOMLINSON and M. H. ZIMMERMANN (eds.), *Tropical Trees as Living Systems*. Cambridge Univ. Press, London, pp. 617-638.
- 1980. — Neotropical Forest Dynamics. *Biotropica* 12, Suppl. «Tropical Succession»: 23-30.
- HOWE (H. F.) et VAN DE KERCKHOVE (G. A.), 1980. — Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science*, 210: 925-927.
- HOWE (H. F.), 1981. — Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology*, 62(4): 1093-1106.
- LEBRON (M. L.), 1977. — An autoecological study of *Palcourea riparia* Benth.: an ecologically important species in the recovery of a disturbed tropical rain forest in Puerto Rico. Ph. D. Dissertation, Botany Dept. University of North Carolina, Chapel Hill.
- LEIGH (E. G., Jr.), 1975. — Structure and Climate in tropical rain forest. *A. Rev. Ecol. and Syst.*, 6: 67-86.
- LESCURE (J. P.), 1978. — An architectural study of the vegetation's regeneration in French Guiana. *Vegetatio*, 37(1): 53-60.
- 1981. — La végétation et la flore dans la région de la piste de St-Elie. *Bulletin de Liaison «ECEREX»*, 3: 4-24. Cayenne.
- MAURY (G.), 1979. — Plantules et régénération forestière en Guyane française: premières constatations sur une coupe à blanc de 25 ha. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 126(3): 165-171.
- MAURY-LECHON (G.), 1982a. — Régénération forestière sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide de Guyane française. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 294 (III): 975-978.
- 1982b. — Régénération forestière en Guyane française: recré sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide (ARBOCEL). *B. F. T.* 197: 3-21.
- MAURY-LECHON (G.), BETSCH (J. M.) et BETSCH-PINOT (M. C.), 1985. — Dynamiques comparées de la végétation et de la pédofaune dans un recré en zone forestière tropicale. (ce volume)

- NG (F. S. P.), 1978. — Strategies of establishment in Malayan forest trees. In P. B. TOMLINSON and M. H. ZIMMERMANN (eds.), *Tropical as Living Systems*, Cambridge Univ. Press, Chap. 5: 129-162.
- OLDEMAN (R. A. A.), 1974. — Ecotopes des arbres et gradients écologiques verticaux en forêt guyanaise. *La Terre et La Vie*, 28: 487-162.
- PONCY (O.), 1981. — Le genre *Inga* (Légumineuses, Mimosoïdeae) en Guyane française: Floristique; morphologie, principalement des formes juvéniles; écologie. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI, mai 1981, 248 p.
- 1984. — Graines, germinations et plantules dans le genre *Inga* (Légumineuses, Mimosoïdeae): étude morphologique chez quelques espèces de Guyane française. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 120: 35-42.
- POORE (M. E. D.), 1968. — Studies in Malaysian rainforest. I. The forest on triassic sediments in Jengks Forest Reserve. *J. Ecol.*, 56: 143-196.
- PRANCE G. T., RODRIGUES (W. A.) et DE SILVA (M. F.), 1976. — Inventario florestal de un hectare de mata de terra firme km 30 da estrada Manaus-Itacoatiara. *Acta Amazonica*, 6: 9-35.
- 1981. — Biological Diversification in the Tropics. Columbia Univ. Press, New York.
- PUIG (H.), 1979. — Production de litière en forêt guyanaise: résultats préliminaires. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 115(3-4): 338-346.
- QUATERMAN (E.), 1970. — Germination of seeds of certain tropical species. In H. T. ODUM and R. F. PIGEON (eds.), *A Tropical Rain Forest*. Ch. D-5. U.S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, Tennessee.
- ROLLET (B.), 1974. — L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaine. *Mém. C.T.F.T.*, 298 p., Nogent-sur-Marne.
- VASQUEZ-YANES (C.), 1976. — Estudios sobre la ecofisiología de la germinación en una zona calido-humeda de México. In A. GOMEZ-POMPA, C. VASQUEZ-YANES, S. DEL AMO and A. BUTANDA (eds.), *Investigaciones Sobre la Regeneracion de Selvas Atlas en Vera-Cruz, México*. Ch. 10. Cia. Continental Editorial, Mexico.
- VIEILLESCHAZES (A.), 1979. — Production de litière en forêt guyanaise. DEA, Univ. P. Sabatier, Toulouse, 37 p.
- WHITMORE (T. C.), 1975. — Tropical Rain Forest of the Far East. Clarendon Press, Oxford, 282 p.
- 1982. — On Pattern and Process in Forests. In E. I. NEWMAN (ed.), *The Plant Community as a Working Mechanism*: 45-59.

DYNAMIQUES COMPARÉES DE LA VÉGÉTATION ET DE LA PÉDOFAUNE DANS UN RECRÛ EN ZONE FORESTIÈRE TROPICALE (Guyane française)

Gema MAURY-LECHON *, Jean-Marie BETSCH * et Marie-Christine BETSCH-PINOT *

* L.A. 218 C.N.R.S., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16 rue Buffon, 75005 PARIS.

** E.R. 204 C.N.R.S., Laboratoire d'Ecologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4 avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

SUMMARY

In a clear cut area of 25 ha the comparison between the secondary vegetation dynamics and that of the soil microfauna was made. The results demonstrate the role played by the peripheric covering offered to the most disturbed places by the ligneous plants of the less disturbed places. Under the shade and the litter given by those peripheric covering trees, the strongly disturbed soil undergoes reconstitution through (1) progressive incorporation of organic materials and (2) increase of the hydric retention capacity, until such a soil is able to support again germinations.

The joined evolution of the biomass of (1) the diverse vegetal formations in the mosaic patterned secondary outgrowths, and of (2) the microfauna estimated along a stationnal transect was analysed in a burnt clearing which was progressively covered from its borders by the litter of the surrounding unburnt clearing.

Results outline that the energy required for the reconstitution of a soil able to support germinations is equivalent to the energy used for the production of about 50 tons of dry plant biomass per hectare.

INTRODUCTION

Dans le cadre des recherches pluridisciplinaires entreprises par le Muséum sur l'écosystème forestier guyanais, une action D.G.R.S.T.¹ a été réalisée sur la piste de St-Elie (Fig. 1A) en collaboration avec divers organismes de recherche: C.T.F.T., I.N.R.A., O.R.S.T.O.M., Muséum, afin d'analyser les répercussions de l'exploitation forestière et de l'utilisation agro-pastorale ultérieure de ces sols. Le programme du Muséum comprenait en particulier l'étude dynamique d'une coupe papetière de 25 ha nommée ARBOCEL, située sur cette piste à 16 km de Sinnamary.

La reconstitution de la végétation et son évolution au cours des six premières années de repousse ont été mises en parallèle avec celle de la microfaune du sol. La définition des formations végétales, de leurs biomasses au bout de trois ans et demi et des biomasses de microarthropodes, permettait d'évaluer l'énergie nécessaire à la restauration des sols les plus perturbés par l'exploitation.

Les processus de biodégradation de la matière organique dans le sol sont en effet un aspect essentiel du fonctionnement de cet écosystème; c'est grâce à eux que sont assurées la décomposition de la matière organique morte (feuilles, inflorescences, fruits, bois, cadavres, fèces, matière sèche des pluviocissivats) qui arrive au sol sous forme de molécules plus ou moins complexes et la minéralisation des éléments nécessaires

¹ Travail effectué avec les contrats n° 76-7-1063, 77-7-0912, 79-7-0442.

à la croissance des végétaux. Ce phénomène concerne une biomasse considérable puisque sur le site ECEREX, la production de litière est de l'ordre de 81/ha/an à laquelle il faut ajouter une tonne correspondant à la biomasse des décomposeurs produite annuellement et la matière sèche provenant des pluiolessivats. Un recyclage optimal de la litière au sens large conditionne de ce fait une productivité primaire optimale.

La biodégradation de la matière organique fait intervenir une chaîne trophique où les actions des décomposeurs, de la méso- et microfaune aux bactéries et aux champignons, sont fortement intriquées. Ces actions connaissent des synergies et des antagonismes dus à des facteurs externes (donc une influence du biotope) et à des facteurs internes au peuplement. Un mauvais fonctionnement de cette chaîne trophique, sous l'action de facteurs limitants, compromet toute chance d'une productivité primaire satisfaisante.

MÉTHODES

Les analyses de détail de la parcelle ARBOCEL ont concerné un transect T_1 commun de direction NW-SE (Fig. 1A) sur 2×460 m pour la végétation (Fig. 1C) et pour la microfaune sur quatre stations de prélèvement: forêt témoin ($T_1 - 50$), défrichement non brûlé ou formation n° 10 ($T_1 + 50$ NB), défrichement fortement brûlé ou sol nu ($T_1 + 50$ B), défrichement superficiellement brûlé ou formation n° 7 ($T_1 + 300$ B). En outre, l'étude du recré comprenait un deuxième transect NW-SE de 2×200 m perpendiculaire à T_1 et proche de T_2 (Fig. 1B) et 74 parcelles de 1 m^2 situées parallèlement à ces transects et dans l'hectare le plus central d'ARBOCEL. De même, les travaux sur la microfaune s'étendaient sur le transect T_2 en bas fond (stations $T_2 - 50$ en forêt témoin et $T_2 + 200$ NB).

Toutes les tiges de diamètre supérieur et égal à 1 cm ont été mesurées en hauteur et en diamètre à 1,30 m du sol sur le transect T_1 . Sur les parcelles de 1 m^2 , toute plante présente était prise en compte. Les profils de T_1 représentent tous les individus dont le tronc ou la couronne projetés au sol touchent une ligne droite tendue sur tout le transect. Les biomasses correspondent à la pesée directe de tous les végétaux présents sur 25 m^2 de chaque formation (poids frais et poids sec) et 50 m^2 pour la formation n° 10.

Les déterminations botaniques reposent sur des inventaires vernauculaires (informateurs créole, bosch et palikour) doublés d'herbiers de terrain comparés avec les collections de l'O.R.S.T.O.M. de Cayenne et avec celles de l'herbier national du Muséum à Paris.

La diversité de groupes de Collemboles a seule été calculée, du fait de l'avancement de l'étude taxonomique. Elle est basée sur la formule de SHANNON et WEAVER. Seuls les résultats concernant la litière et l'ensemble du profil litière + sol sont figurés ici, ceux relatifs à l'horizon de surface et à l'ensemble du sol pouvant être consultés dans BETSCH, BETSCH-PINOT et MIKHALEVITCH (1981) et BETSCH et BETSCH-PINOT (1983).

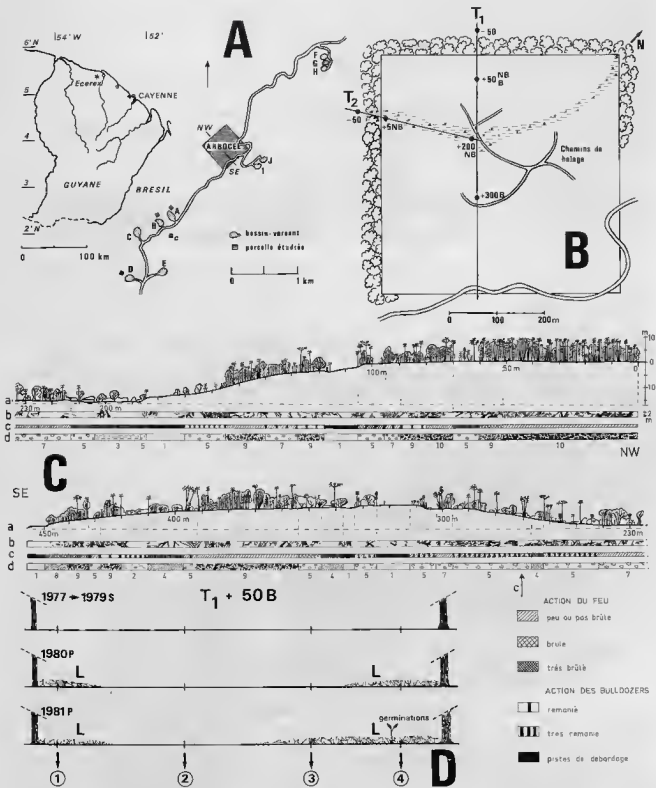
La biomasse sera comprise ici, à l'état frais, par évaluation des volumes des microarthropodes selon un certain nombre de standards tenant compte des groupes zoologiques et du microbiotope dont ils proviennent (litière, sol). On n'envisagera ici que la biomasse de microarthropodes du profil total dans son rapport «formation modifiée / forêt-témoin».

DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION

Les plantules des espèces herbacées et ligneuses caractéristiques du recré de cette région atteignent 10 à 50 cm dès le huitième mois. Elles se développent sur l'ensemble de la surface en une mosaïque de formations qui souligne l'action des engins mécaniques, du feu et des effets de lisière (MAURY, 1979; MAURY-LECHON, 1982; DE FORESTA, 1981).

Au cours de la première année, la végétation la plus dense se localise dans les bas-fonds et les talwegs. Ce sont curieusement les plateaux et les pentes à végétation clairsemée de première année qui portent les

FIG 1. — Le site ECEREX, sur la piste de St. Elie, en Guyane française.



- A, dispositif général; - B, parcelle ARBOCEL, coupe papetière; T₁ = transect commun à la régénération végétale et à la recolonisation par la pédofaune; T₂ = transect en bas-fond hydromorphe pour la pédofaune; - C, transect T₁, recré végétal à trois ans et demi (a = structure du recré; b = projection au sol des troncs morts, sur une bande de 2 m de largeur; c = traitements du sol par le feu ou /et les bulldozers; d = types de formations végétales, de 1 à 10 — voir texte); - D, petit transect stationnel pour la pédofaune, dans un défrichement fortement brûlé (voir texte).

formations arborées les plus évoluées au cours de la troisième année.

1. — Formations végétales et biomasses de la 4^e année

Au cours de la quatrième année, 10 formations ont été reconnues dont 3 herbacées et 7 ligneuses (Fig. 1C):

- n° 1 : touffes rares en bordure des zones compactées sur les pistes; h = 1 m.
- n° 2 : formation herbacée basse à *Pityrogramma* sur sol brûlé drainé; h = 1 m, bi: 4,8 t/ha (biomasse sèche en tonnes); Fig. 2A.
- n° 3 : formation herbacée haute à *Acrostichum*, *Typha* et *Pityrogramma* sur sol brûlé et inondé; h = 2 m; bi: 5 t/ha; Fig. 2C.
- n° 4 : formation arbustive fermée basse à 1 strate à *Solanum subinerme*, sur sol brûlé, drainé et sec; h = 2 m; bi: 5,9 t/ha; Fig. 2B.
- n° 5 : formation arborée ouverte avec zone de sol nu et plaques de végétation sur sol très remanié; h = 4 (9)m; bi: 17,9 t/ha.
- n° 6 : formation arborée fermée à 1 strate à *Vismia confertiflora* dominant sur sol inondé; h = 5-7 m; bi: 34 t/ha; Fig. 2D.
- n° 7 : formation arborée fermée à 1 strate à *Vismia guianensis*, *Vismia latifolia* et *Laetia procera*, sur sol remanié; h = 4-7 m; bi: 23,7 t/ha; Fig. 3E.
- n° 8 : variante de la formation précédente, avec *Palicourea guianensis* dominant près des zones ouvertes: routes et larges pistes; h = 4-5 m; bi: 36 t/ha.
- n° 9 : formation arborée fermée à 2 strates avec strate supérieure pauvre en *Cecropia sciadophylla* (9-11 m) et strate inférieure à *Vismia* (3 spp.) et *Laetia procera*; h = 4-7 m; bi: 33t/ha.
- n° 10 : formation arborée fermée à 2 strates avec strate supérieure riche en *Cecropia sciadophylla* (9-11 m) et strate inférieure à *Goupia*; h = 5-9 m, située près des lisières forestières; bi: 39,6 t/ha; Fig. 2F₁-F₂.

2. — Evolution des formations végétales sur 6 ans

— Formations herbacées et arbustives

La dynamique du recru est d'autant plus accélérée et de courte durée que les perturbations du sol ont été plus intenses. Les formations herbacées ou arbustives correspondent à ces zones les plus dégradées. La formation à *Pityrogramma* (n° 2) atteint son développement maximal à la fin de la première année (Fig. 3B), la formation à *Acrostichum* (n° 3) dans la deuxième année (Fig. 3C), puis la formation arbustive à Solanées (n° 4) au cours de la troisième année (Fig. 3D). Elles régressent ensuite selon un rythme comparable: la troisième année pour les *Pityrogramma*, la quatrième année pour les *Acrostichum* et les *Typha*, la cinquième année pour les Solanées.

— Formations arborées à 1 strate

Les formations arborées fermées à 1 strate (Fig. 3E-F) avec dominance de *Vismia* (n° 7) ou de *Palicourea* (n° 8) présentent aussi cette vitesse de croissance accentuée qui caractérise les formations herbacées. Cependant, contrairement à ces dernières, le rythme accéléré est maintenu jusqu'à la sixième année. Cette dynamique rapide et constante correspond au développement régulier des trois espèces de *Vismia* qui dominent dans la formation n° 7 (Fig. 3E). La formation n° 8 à *Palicourea guianensis*, à cause de la dominance des Rubiacées, traduit un ralentissement dès la troisième année puis des irrégularités au cours des quatrième et cinquième années (Fig. 3F). Ceci résulte du ralentissement de croissance des *Palicourea guianensis* et *Istertia spiciformis* qui atteignent leurs tailles maximales, et de l'envahissement progressif par d'autres espèces de plus grande taille, en particulier *Istertia coccinea* et *Goupia glabra* qui prennent le relais. Dès la sixième année, le

FIG. 2.— Structure des formations végétales de trois ans et demi d'ARBOCEL : parcelles de 25 m² où la biomasse a été mesurée. a : profil vertical; b : projection au sol des troncs morts et des tiges des végétaux vivants; A-F : formations (voir texte) n° 2 = A, n° 4 = B, n° 3 = C, n° 6 = D, n° 7 = E, n° 10 = F₁-F₂. Biomasses exprimées en poids sec par tonne à l'hectare.

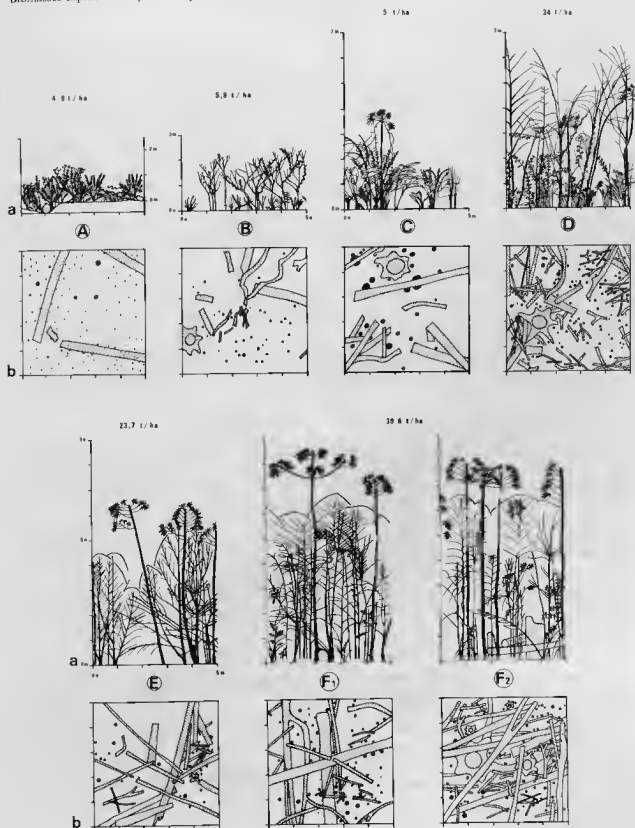


diagramme de cette formation rejoint l'aspect caractéristique des autres formations fermées à 1 ou à 2 strates (n° 7, 9, 10; Fig. 3E-G-H).

— Formations arborées à 2 strates

Les formations fermées à 2 strates avec strate supérieure à *Cecropia* (n° 9 et 10) définies la quatrième année (Fig. 3G-H), se distinguent par deux premières années de végétation à 1 strate. La croissance relativement lente de la première année s'intensifie au cours des années suivantes. A partir de la troisième année, une différence de rythme apparaît entre les *Cecropia* et les autres espèces. La croissance des *Cecropia* ralentit nettement dès la quatrième année et tend à devenir stationnaire à partir de la sixième année pour l'ensemble de la parcelle. Le nombre d'individus vivants a diminué fortement entre la quatrième et la sixième année dans toutes les formations arborées (tiges mortes dressées encore présentes comme pour les Solanées en octobre 82: fin de la sixième année).

La strate inférieure poursuit au contraire régulièrement sa croissance depuis la coupe. Elle a ainsi commencé à «absorber» la strate supérieure à partir de la cinquième année pour la formation à *Goupia glabra* (n° 10) et à partir de la sixième année pour la formation à *Vismia* et *Laetia* (n° 9). Dans cette dernière, comparativement à la formation n° 10 à *Goupia glabra*, le développement de la strate inférieure a été freiné au cours des deux premières années.

Dans la formation n° 10 près des lisières (Fig. 4A-B), tout le sous-bois s'est dégagé par disparition des herbacées (*Pityrogramma*, *Scleria*) et des Solanées, et par réduction du nombre de tiges (sur 50 m de formation à partir des lisières il y avait: 259 tiges en 1980 et 242 en 1982, donc disparition de 53 tiges sur 295, soit presque 1/6). Dans ce nouveau milieu en fin de sixième année commencent à réapparaître aussi des germinations d'espèces forestières, en particulier quelques *Eperua falcata*. Les parties très brûlées, bien que totalement surcimées depuis deux ans, restent nues encore (sol non reconstitué). Par ailleurs, les nombreux troncs et branches qui jonchent le sol depuis la coupe commencent à se décomposer et à se désagréger sérieusement.

— Formations des chemins de halage

L'évolution comparée de ces neuf formations montre le rôle prédominant joué par le feu et le compactage du sol qui résulte de l'utilisation des engins mécaniques de l'exploitation. Elle souligne aussi le rôle positif de la proximité des lisières forestières dans la reconstitution de la forêt. La formation n° 10 qui en représente l'aspect le plus évolué n'existe pas au-delà de 100 m à partir des lisières.

Le sol nu des chemins de halage (formation n° 1) présente un retard minimal de deux ans sur les bordures remaniées, de trois ans sur la zone périphérique peu tassée et de six ans dans les parties plus compactées. Ces dernières restent encore partiellement nues en fin de la sixième année (Fig. 3A), cependant la végétation recouvre peu à peu ces parties à mesure qu'elle est surcimée et reçoit une litière et un ombrage. En octobre 1982 des plantules se développent au milieu de l'une des parties les plus compactées: ce sont surtout les espèces caractéristiques du recré mais certaines espèces forestières comme le *Symphonia globulifera* (plantule de moins d'un an) commencent aussi à s'installer à titre exceptionnel.

— Dynamique de la station T₁ + 50 NB: défrichage sur sol très brûlé

Au niveau de la lentille brûlée de la plateforme N-NW, l'action intense du feu sur le devenir du recré a été analysée. Dans cette zone où domine la formation n° 10 la plus évoluée, les parties les plus brûlées sont restées nues pendant six ans. En fin de la sixième année, cette lentille est complètement surcimée et la litière recouvre la totalité de sa surface. Les premières plantules y sont apparues au cours de la cinquième année dans la zone la plus périphérique qui était déjà surcimée. A présent (sixième année), elles s'installent dans une zone plus large mais le centre reste encore vide de germinations bien que recouvert de litière. L'étude de la microfauune du sol, des caractéristiques de ce dernier et de la litière correspondante, en explique les raisons.

FIG. 3. — Dynamique des formations d'ARBOCEL durant les six premières années (1976-1982).

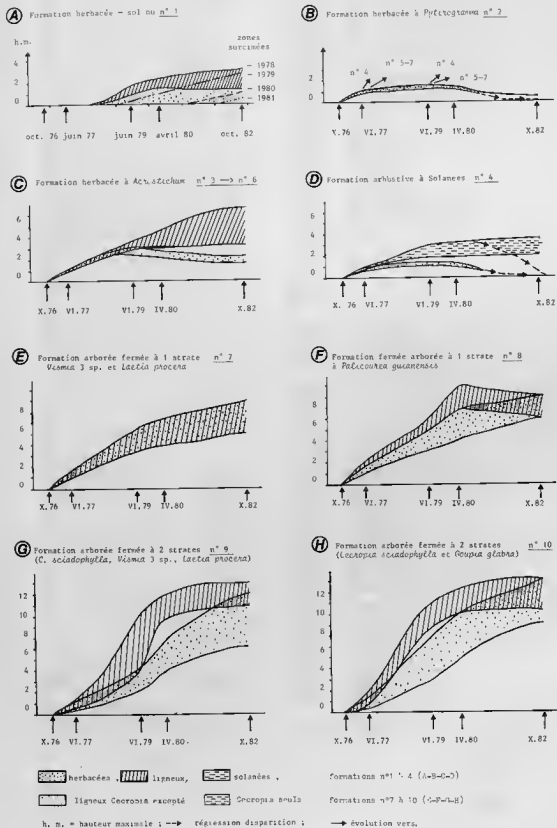
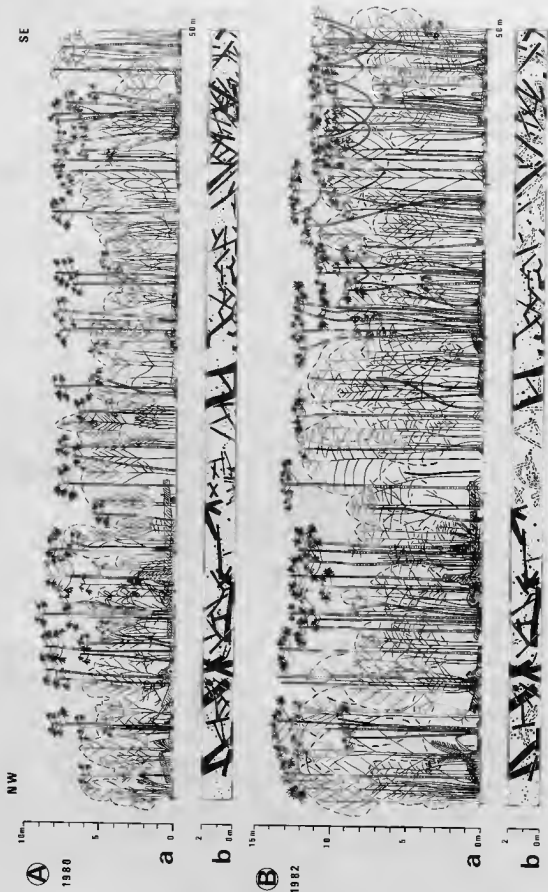


FIG. 4 — Evolution de la formation arborée la plus évoluée (n° 10) : 50 m la lisière, transect NW-SE T₁ à trois ans et demi (avril 1980, Fig. 1A) et à six ans (octobre 1982, Fig. 1B).
 a : profil vertical; b : projection plane des troncs morts et des bases des ligneux de diamètre 1 cm et plus, sur 2 × 50 m.



A partir des biomasses végétales mesurées au cours de la quatrième année lorsque les formations ont été définies, et à partir de l'évolution mesurée des hauteurs de ces formations depuis la coupe, un graphique théorique de l'évolution possible des biomasses végétales a été établi afin de quantifier l'énergie requise pour la reconstitution des sols les plus brûlés.

Il est à remarquer que sur cette lentille, comme sur les chemins de halage ou les layons, les germinations nouvelles concernent surtout les espèces secondaires caractéristiques du recrú de cette région et se produisent souvent par agrégats, en particulier à l'aplomb de l'arbre fructificateur. Les espèces extérieures, de forêt primaire, comme le *Symphonia globulifera*, restent encore des cas isolés au cours de la sixième année (partie centrale des 25 ha).

DYNAMIQUE DE LA PÉDOFAUNE

La parcelle ARBOCEL a été plus particulièrement suivie par l'équipe chargée de l'étude de la biodégradation de la matière organique dans le sol parce que l'analyse de sa dynamique sur une période relativement longue autorisait des comparaisons et des interprétations des données obtenues sur les bassins-versants pendant une période nettement plus courte.

Le protocole initial d'échantillonnage des microarthropodes du sol sur la parcelle ARBOCEL (BETSCH *et al.*, 1980), prolongé par l'analyse fine, depuis 1979, d'un petit transect stationnel sur une zone fortement brûlée (BETSCH, BETSCH-PINOT et MIKHALEVITCH, 1981), a permis d'une part de fixer les grandes lignes de l'évolution des effectifs et des structures de peuplements, principalement pour les Collemboles (BETSCH et BETSCH-PINOT, 1983), d'autre part d'estimer les biomasses de microarthropodes qui participent au recyclage de la matière végétale morte tombée au sol, dans les principales situations envisagées au cours des cinq premières années du recrú.

Les résultats exposés ici concernent le transect stationnel T_1 , sur sols à dynamique de l'eau superficielle et latérale, de la parcelle ARBOCEL (BETSCH *et al.*, 1980 et 1981) pour les quatre stations suivantes: $T_1 - 50$, $T_1 + 50$ NB, $T_1 + 50$ B, $T_1 + 300$ B.

1. — Structure et évolution du peuplement de Collemboles

Les résultats concernant la diversité de groupes peuvent s'interpréter ainsi:

— Forêt-témoin

Le niveau d'organisation du peuplement montre une concordance assez régulière entre les différents niveaux du profil litière-sol.

— Défrichement non brûlé

La litière et le sol évoluent presque indépendamment l'un de l'autre. La litière réagit très fortement à l'alternance de saisons avec une atténuation croissante de la hiérarchisation en saison sèche; mais l'ensemble du sol a évolué jusqu'en 1980, indépendamment du rythme des saisons.

— Défrichement superficiellement brûlé

On y trouve une courbe typique de série alternante régressive initiale jusqu'en 1979 S où les réserves du sol s'épuisent puis, dès la première chute de litière suffisante pour former un tapis continu en 80 P, de série alternante progressive. La chute de litière provenant du recrú a modifié très rapidement la dynamique du peuplement de l'ensemble du profil.

— Défrichement fortement brûlé

Il n'a pas connu de recrû proprement dit. Toutes les modifications qui l'intéressent sont dues au fait qu'il est entouré par le défrichement non brûlé déjà évoqué dont la litière recouvre progressivement les marges.

Sur les quatre points échantillonnés le long d'un transect stationnel, le point 2 n'est pas recouvert et reste le témoin de cette situation; les points 1 et 4 étaient recouverts de litière dès 1980 P: en 1, sous la litière de *Vismia gulamensis*, le sol présente une matière organique presque entièrement liée aux argiles alors qu'en 4, sous *Cecropia* et *Vismia latifolia*, la proportion de matière végétale figurée est beaucoup plus importante et la rétention de l'eau y est nettement plus forte: le point 3 était recouvert de litière en 1981 P (Fig. 1D).

En 2, témoin du défrichement fortement brûlé, la diversité de groupes de Collemboles est toujours faible. En 4, la diversité s'est élevée de 80 P à 81 P. Des germinations commencent à intervenir en 81 P, ce qu'on peut mettre en corrélation avec une humidité actuelle du sol importante, surtout en H1, et un peuplement de Collemboles à équipartition assez élevée.

En 3, le recouvrement récent par la litière amène les différents horizons du profil édaphique à des niveaux d'organisation du peuplement très comparables à ceux obtenus en 4 en 80 P.

En 1, l'équipartition dans la litière s'est sensiblement abaissée de 80 P à 81 P, mais celle du sol et de l'ensemble du profil atteint des valeurs importantes. Il n'y a pas encore de germination, ce qu'on peut rapprocher du fait que l'humidité actuelle du sol n'arrive pas à s'élever suffisamment.

2. — Biomasse des microarthropodes du sol

— La forêt-témoin présente une biomasse de microarthropodes évaluée à environ 150 kg/ha en saison sèche et à 200 kg/ha en saison des pluies en moyenne.

— Le défrichement non brûlé, après un fléchissement initial, voit sa biomasse de microarthropodes dépasser celle de la forêt-témoin.

— Le défrichement superficiellement brûlé, après une phase initiale médiocre (1977-79: 10 % de la biomasse du témoin), a connu une remontée à 50 % dès la première chute consécutive de litière provenant du recrû.

— Les quatre situations du défrichement fortement brûlé ont présenté les évolutions suivantes:

· dans le témoin de cette situation (2), la biomasse de microarthropodes reste à un niveau extrêmement bas.

· la zone marginale recouverte dès 1980 P par la litière de *Vismia* seul (1) voit la biomasse de microarthropodes remonter immédiatement à 60 % puis à 80 % (1981) de celle du témoin.

· la zone marginale recouverte dès 1980 par la litière de *Cecropia* et accessoirement de *Vismia* (4) présente une remontée de la biomasse des microarthropodes à 60 % (1980), puis à 160 % (1981) de celle du témoin.

· enfin, la zone recouverte en 1981 par la litière de *Cecropia* et accessoirement de *Vismia* (3) remonte immédiatement à environ 70 % de la biomasse de microarthropodes du témoin.

CONCLUSION

On peut dégager les faits suivants:

— La litière est le moteur de l'évolution favorable d'un sol; son effet se fait sentir presque immédiatement après le premier apport conséquent, d'autant plus qu'il s'agit d'un milieu neuf qui attire particulièrement les décomposeurs (KILBERTUS et VANNIER, 1983).

De plus, au vu des résultats concernant la diversité des Collemboles, la biomasse de microarthropodes, l'évolution du taux de matière organique et de la rétention hydrique, on peut qualifier la litière de *Cecropia* d'améliorante par rapport à celle de *Vismia* par exemple.

Le rôle joué par les *Cecropia* prend ainsi un relief nouveau. Espèce colonisatrice des grandes ouvertures forestières, anthropiques ou naturelles, et dans les deux cas sur sols remaniés (MAURY-LECHON et PONCY,

FIG 5. — Evolution de la diversité de groupes des Collemboles dans la litière et dans le profil total (litière + sol) sur sol à dynamique de l'eau superficielle, dans la parcelle ARBOCEL (Guyane française).
 (P = saison des pluies; S = saison sèche; 1, 2, 3, 4 = les quatre sous-stations du défrichement fortement brûlé; voir texte).

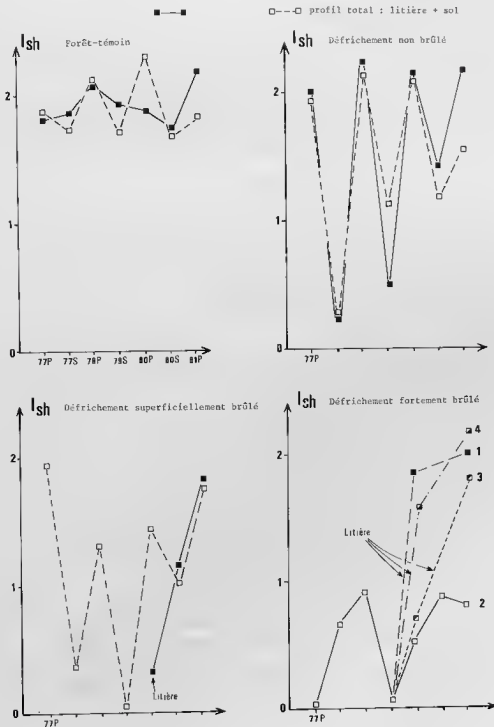
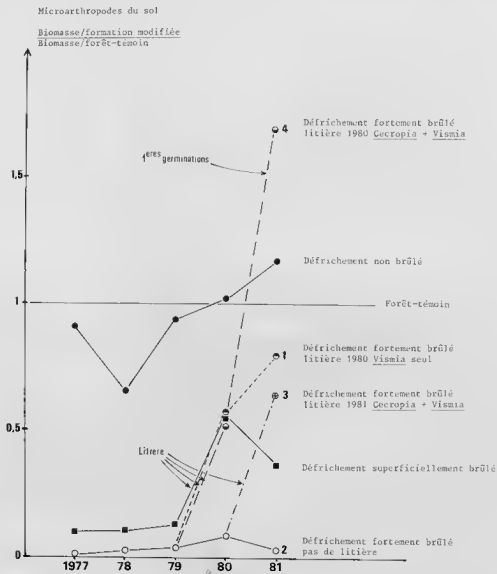


FIG 6. — Evolution du rapport biomasse des microarthropodes du sol dans les formations modifiées et dans la forêt-témoin dans les quatre situations principales sur sol à dynamique de l'eau superficielle (parcelle ARBOCEL).



1985), sa dynamique accélérée apporte le premier ombrage et la première litière. Dès le sixième mois (MAURY, 1979), des germinations apparaissent sous et contre les quelques feuilles de *Cecropia* tombées au sol, à l'ombre de la plantule qui les avait perdues. Ce rôle se maintient jusqu'à ce que les autres ligneux atteignent la cime des *Cecropia* et la dépassent, marquant ainsi la fin de cette vie éphémère mais particulièrement intense des *Cecropia*.

— L'évolution d'un sol même superficiellement brûlé, est fortement retardée par l'action du feu.
 — L'évolution initiale d'un sol fortement brûlé (le phénomène est sensiblement identique pour les pistes de débardage) dépend entièrement de l'apport, sur ses marges, de la litière d'un recrû adjacent; cette évolution ne peut se poursuivre qu'après restauration d'un sol rechargé en matière organique grâce à l'activité des décomposeurs et à nouveau capable d'une rétention hydrique suffisante pour que les germinations puissent avoir lieu et se maintenir; ceci exige deux ou trois ans après le premier apport de litière; alors seulement, on observe un recrû propre à cette situation. Mais cette restauration d'un sol propre à supporter un recrû exige le travail d'une chaîne de décomposeurs équivalent à celui qui permet au recrû adjacent sur sol non brûlé de progresser en biomasse sèche de près de 50t/ha: le coût énergétique de la restauration d'un sol après brûlis apparaît colossal.

Collaboration technique en Laboratoire de Jean Mercier. Sur le terrain: D. Sabatier et H. de Foresta ont participé aux travaux de mars-avril 1980 et O. Poncey à ceux de septembre-octobre 1982.

BIBLIOGRAPHIE

- BETSCH (J. M.), KILBERTUS (G.), PROTH (J.), BETSCH-PINOT (M. C.), COUTEAUX (M. M.), VANNIER (G.) et VERDIER (B.), 1980. — Effets à court terme de la déforestation à grande échelle de la forêt dense humide en Guyane française sur la microfaune et la microflore du sol. *Proc. VII. Intern. Coll. Soil Zool.*, D. DINDAL (ed.), EPA-Washington D.C.: 472-490.
- BETSCH (J. M.), BETSCH-PINOT (M. C.) et MIKHAILEVICH (Y.), 1981. — Evolution des peuplements de microarthropodes du sol en fonction des traitements subis par une forêt dense humide en Guyane française. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 2: 245-263.
- BETSCH (J. M.) et BETSCH-PINOT (M. C.), 1983. — Recolonisation d'une coupe papetière par les microarthropodes du sol, en particulier les Collemboles, en forêt dense humide subéquatoriale (Guyane française). *Proc. VIII. Intern. Coll. Soil Zool.*, LEBRUN *et al.* (éd.): 519-533.
- FORESTA (H. DE), 1981. — Premier temps de la régénération naturelle après exploitation papetière en forêt tropicale humide. Thèse 3^e cycle, Montpellier, multigraphie, 147 p.
- KILBERTUS (G.) et VANNIER (G.), 1983. — Influence du fractionnement des feuilles de *Eperua falcata* sur sa recolonisation par les animaux et les microorganismes du sol en forêt tropicale humide. *Bull. Soc. Lorr. Acad. Sci.*, 21-22: 39-59.
- MAURY (G.), 1979. — Plantules et régénération forestière en Guyane française: premières constatations sur une coupe à blanc de 25 ha. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 126, *Actual. bot.*, n° 3: 165-171.
- MAURY-LECHON (G.), 1982. — Régénération forestière sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide de Guyane française. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 294 (III): 975-978.
- 1982. — Régénération forestière en Guyane française II: recrû sur 25 ha de coupe papetière en forêt dense humide (Arboce). *Bois et Forêts des Tropiques*, 197 (3): 3-22.
- MAURY-LECHON (G.) et PONCEY (O.), 1985. — Dynamique forestière sur 6 ha de forêt dense humide de Guyane française à partir de quelques espèces de forêt primaire et d'espèces de cicatrisation. (ce volume)

LES CHAMPIGNONS DANS LA DÉGRADATION DE LA FORÊT PRIMAIRE
DE L'ARATAYE (GUYANE FRANÇAISE)
INTRODUCTION À LA BIOLOGIE DES GENRES *COOKEINA* KUNT.
ET *PHILLIPSIA* BERK

Leda M. MELENDEZ-HOWELL

LA 257 du CNRS, Laboratoire de Cryptogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 12 rue de Buffon, 75005 PARIS.

SUMMARY

Our areas of work being in the «Primary Forest» we could see the wonderful health and the cleanliness of the woods in this area of Amazonas. In a spot of primary forest in French Guyana, we could notice only two species of parasitic Fungi (one being a *Polyporus* and the other one being a *Discomycete*).

According to the seasons, the different kinds of saprophytic Fungi follow one another on the dead woods (they are very few on living woods). According to the type of the Fungi there are different parts of the stem which may be concerned; as for the essences, there is not specific choice.

For biological researches, the genera *Cookeina* and *Phillipsia* are a chosen material, as they are numerous in all Tropics. To characterize the species, it is less useful to know about the ascospore germination than to know about the geographical origin of these Fungi.

As for the *Phillipsia*, the number of bands could not be always an exact taxinomical character.

Nos aires de travail se trouvant situées en «Forêt Primaire», nous avons constaté la «grande santé» et la «propreté» des bois dans cette zone de l'Amazonie. En effet, les Champignons et les Bactéries ont peu d'emprise sur l'arbre vivant. Nous n'avons relevé que deux Champignons parasites: un Polypore, proche du *Polyporus sulfureus* (Bull.) Fr. et un petit Discomycète parasitant certains *Renalmia*. Nous n'avons trouvé que rarement des Champignons saprophytes sur le tronc vivant. Il en va autrement pour les troncs abattus (par les éléments naturels dans la «réserve», par la main de l'homme, ailleurs). A titre de comparaison, la plupart des Champignons saprophytes des bois ont été prélevés sur des essences diverses dont l'abattage avait été effectué deux ans auparavant. Quatre ans après, les souches sont largement décomposées (méconnaissables parfois). Il apparaît que, selon les «saisons» (cf. J. LESCURE, 1973, au sujet des «Régions climatiques et milieux écologiques»), les différents groupes de Champignons se succèdent sur le tronc abattu.

En ce qui concerne l'Arataye, en «saison sèche», nous avons trouvé:

- une douzaine de Discomycètes,
- une cinquantaine de Pyrénomycètes,
- une vingtaine de Gastéromycètes,
- et environ 150 Basidiomycètes, Polypores, pour la plupart.

Parmi les Discomycètes, des genres tels que les *Cookeina*, les *Phillipsia*, les *Scutellinia* (Cooke) Lamb.,

emend. Le Gal, les *Calycella* (Fr.) Sacc., les *Mollisia* (Fr.) Karst., emend. Boud., Rehm, sont les mieux représentés, de même que les Xylariacées chez les Pyrenomycètes, tandis que les Polypores et les Lépiotes sont les plus abondants chez les Basidiomycètes.

En «saison des pluies», nous retrouvons à peu près les mêmes Champignons que ceux de la «saison sèche», mais nous remarquons que:

- certains Gastéromycètes (Lycoperdons) sont plus abondants,
- les Polypores, propres à la «saison sèche», sont moins nombreux.
- les Clavaires sont très fréquentes,
- il apparaît des Russules, des Amanites, certains *Pluteus*, *Cantharellus* et grandes Lépiotes,
- des Basidiomycètes tels que les Hygrophores et les Pholiotés, ainsi que des Discomycètes (*Scutellinia*), poussent volontiers parmi les mousses, en saprophytes, aussi bien sur l'arbre vivant que sur les branches mortes et sur les pentes des terrains.

En «saison des pluies», comme en «saison sèche», des Marasmes et des Collybies sont communs chez les Basidiomycètes. Certains Pyrenomycètes et les genres *Cookeina* et *Phillipsia* croissent en toutes saisons.

Des Lycoperdales et des Lépiotes frères adoptent facilement la sciure résultant de la décomposition des troncs.

Les parties du tronc concernées par le développement mycélien et la fructification varient selon le type de Champignon: les Discomycètes, tels que les *Scutellinia*, préfèrent l'écorce et l'aubier pourrissants, quant aux *Calocera*, aux *Lentius* et aux *Schizophyllum*, ils s'attaquent également au cœur (y compris sur le bois de la pirogue!).

Pour ce qui concerne les essences, il n'y a généralement pas de choix spécifique, mais certains Champignons tels que les *Mucidula* se nourrissent en même temps de souches vivantes et de souches mortes.

Les facteurs qui déterminent la présence d'une espèce donnée sur du bois mort sont complexes (obstacles de nature chimique et biologique).

La plupart des Champignons ici signalés se trouvent *indistinctement* distribués dans les parcelles (Mission Muséum), en «zone de réserve» comme ailleurs.

Certains Basidiomycètes et Ascomycètes africains sur lesquels nous avons travaillé, semblent correspondre aux mêmes espèces que celles des Tropiques latino-américains, bien que les essences ne soient pas nécessairement les mêmes, ni la forêt «primaire».

INTRODUCTION À LA BIOLOGIE DES GENRES TROPICAUX *COOKEINA* KUNT. ET *PHILLIPSIA* BERK.

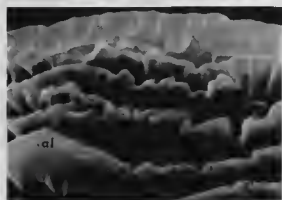
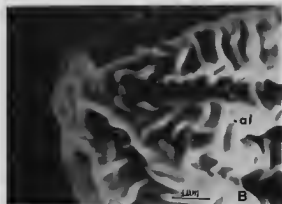
Les recherches biologiques sur les Discomycètes, en général, sont difficiles (difficultés de germination, problème dans l'obtention des cultures, etc.).

Nous avons choisi ces deux genres en fonction de leur abondance dans tous les pays tropicaux (africains, latino-américains, Caraïbes), en toute saison.

Sur place, la germination *in vitro* s'obtient facilement chez les deux groupes. Dans les deux cas, également, les cultures sur des «milieux mixtes» (maltéa 1 % + paille) évoluent normalement jusqu'au stade des «cordons». L'étude de divers paramètres (luminosité, hygrométrie, etc.) devrait permettre, ultérieurement, l'obtention du cycle complet.

Des systématiciens tels que Korf (1953) se sont servis des différences trouvées par Rosinski (1953) lors de la germination de l'ascospore du *Sarcoscypha coccinea* (Scop. ex Fr.) Lamb. et de sa variété *jurana* Boud. pour rapprocher les Discomycètes «écarlat» (genres *Plectania*, *Sarcoscypha* et *Rhizopodella*). De la même manière, plus tard Paden (1974) différencie les *Phillipsia dominguensis* (Berk.) Berk. et *P. lutea* Denison.

Les genres *Cookeina* et *Phillipsia* sont classés dans la famille des Sarcoscyphacées.



Pl. 1. — A: *Cookeina tricholoma*. Germination ascospore multiple. — B, C et D: *Phillipsia aocymia* (Berk. et Curt.) Saver. Ascospore à ailes épaisses et rugueuses dont le nombre varie selon l'angle d'observation. — E: *Cookeina sulcipes*. Germination ascospore (on devine les pores germinatifs, pg, à travers l'ornementation de l'ascospore). — F: *Cookeina tricholoma*. Pores germinatifs (pg) sur la surface ascospore. — G: *Phillipsia dominguensis*. Culture où l'ascospore en germination produit des conidies (co).



Pl. II. — A et B: *Phillipsia subpurpurea* Berk. et Br. Ascospore où le nombre d'ailes (al) varie selon l'angle d'observation, en particulier sur les deux parties de l'ascospore biséptée. — C: *Cookeina sulcipes*. Coupe de l'apothécie. — D: *Cookeina sulcipes*. Sommet de l'asque (opercule: o). — E: *Cookeina tricholoma*. Sommet de l'asque: ascospore prompt à l'éjection. — F: *Cookeina sulcipes*. Empreintes laissées sur la paroi de l'asque par l'ornementation ascosporelle. — G: *Phillipsia dominguevis*. Germination ascosporelle sans production de conidies. — H: *Cookeina tricholoma*. Coupe de l'apothécie.

En ce qui concerne la germination, l'ascospore du *Cookeina sulcipes* (Berk.) Kunt. et celle du *Cookeina tricholoma* (Mont.) Kunt. sembleraient en effet germer différemment (Pl. I, Fig. A et E), mais nous avons constaté l'irrégularité des résultats, souvent en fonction de la provenance du matériel (conditions écologiques), du type de milieu de culture et des conditions d'ensemencement. D'ailleurs sur les photos ici présentées, les pores germinatifs sont nets sur l'ascospore du *C. tricholoma*, mais on les devine aisément sur celle du *C. sulcipes* et finalement la germination peut être multiple et non seulement bipolaire dans les deux cas. Nous avons beaucoup travaillé sur la germination ascosporelle en général et avons souvent remarqué la même chose pour des espèces dont la composition génétique est connue (*Ascobolus immersus* Pers. ex Fr. et ses mutants, par exemple).

Les asques des *Cookeina*, en particulier, montrent l'empreinte laissée par l'ornementation ascosporelle sur l'épipleme de l'asque (Pl. II, Fig. F) mais d'après la microscopie électronique à transmission, la paroi interne de l'asque n'est pas essentiellement modifiée.

Nous avons effectué une comparaison des ascospores de certains *Phillipsia* (Herbier M.N.H.N.) avec notre matériel frais de provenances diverses. D'après nos recherches au microscope électronique à balayage, le nombre d'ailes des ascospores ne saurait pas toujours être un caractère taxinomique exact, beaucoup d'espèces proches ayant ces ailes en nombre comparable (l'angle de vision, leurs ramifications à des hauteurs différentes sur la surface ascosporelle, la rugosité plus ou moins marquée de ces ailes prêtent à confusion) (Pl. I, Fig. B, C et D; Pl. II, Fig. A et B). Il est cependant utile de signaler leur densité sur l'ascospore. En ce qui concerne la germination, le problème demeure, la présence ou l'absence des conidies ayant trait à beaucoup de facteurs (Pl. I, Fig. G; Pl. II, Fig. G).

Dans ces deux genres, la couleur des apothécies est fort variable sous les Tropiques: selon l'intensité de la lumière (parmi d'autres variables), sur une même branche, une même espèce de *Cookeina*, par exemple, peut se présenter avec une pigmentation allant du rouge-vif à l'orange, en passant par le mauve et le gris violacé, jusqu'au blanc.

Ces deux genres, saprophytes sur des bois en décomposition où ils atteignent jusqu'à l'aubier profond et au-delà (*Cookeina*), et sur des bois vivants également (*Phillipsia*) sont à revoir d'après des recherches biologiques. Une meilleure classification naturelle de leurs espèces devrait en résulter.

A. Diop a assuré la prise des vues au microscope électronique à balayage. Nous l'en remercions vivement. Mme M. Dumoni a effectué le tirage des photos. Nous tenons aussi à la remercier.

BIBLIOGRAPHIE

- BELLEMÈRE (A.), MELENDEZ-HOWELL (L. M.), NICOLAS (A.) et ROSSIGNOL (J. L.), 1981. — Etude ultrastructurale comparative du développement des ascospores chez la lignée sauvage et chez des mutants à ascospores «ceinturées» ou «albinos». *Crypta, Mycol.*, 2: 299-359.
- KORF (R. P.), 1953. — The new rules of typification as they affect *Sarcoscypha* and *Vetularia*. *Mycology*, 45: 296-301.
- LESCURE (J.), 1973. — Biogéographie et écologie des Amphibiens de Guyane française. *Soc. Biogéogr.*, séance du 18 octobre, pp. 68-70.
- MELENDEZ-HOWELL (L. M.), 1976. — Recherches préliminaires sur la germination des spores de Discomycètes. *Rev. Mycol.*, 40(2): 117-123.
- PADEN (J. W.), 1974. — Ascospore germination in *Phillipsia dominguenis* and *P. lutea*. *Mycology*, 66: 25-31.
- ROSINSKI (M.), 1953. — Two types of spore germination in *Sarcoscypha coccinea* (Scop. ex Fr.) Lamb. *Mycology*, 45: 302-305.

ALTERNANCE DE CATAPHYLLES ET DE FEUILLES ASSIMILATRICES CHEZ LES *ARACEAE*: IMPLICATIONS ÉCOLOGIQUES

Patrick BLANC

Laboratoire de Botanique tropicale, Université Pierre et Marie CURIE (Paris VI), 12 rue Cuvier, 75005 PARIS¹.

SUMMARY

The morphological and adaptive significance of alternative levels, characterized either by cataphylls or by photosynthetic leaves, is shown in the family *Araceae*. Within a single plant, the cataphyll levels allow a fragmentation of the photosynthetic sites. This dissociation is realized along vertical or horizontal planes, and may be spatial or temporal; spatial dissociation occurs by actual splitting of the short axis (splitting of bulbils); temporal dissociation occurs both in wet tropical climatic zones (with no or little change through the year), and in dry tropical or temperate climatic zones with a seasonal stress (dry or cold season). The alternating levels of cataphylls and photosynthetic leaves is interpreted as an adaptation to low light intensity under the canopy, secondarily, to a dry season, and thirdly to a cold season. Cataphyllar levels may be related to normal growth, or to vegetative propagation.

Les *Araceae* forment, le long de leur tige, deux types de pièces foliaires: des cataphylles et des feuilles assimilatrices. Les cataphylles sont des feuilles réduites à la gaine; elles entourent complètement la tige au niveau du nœud. La préfeuille d'un axe est toujours une cataphylle mais d'autres cataphylles peuvent être formées pendant la croissance végétative d'un axe, intercalées entre des feuilles assimilatrices. Ces deux types de pièces foliaires présentent d'importantes différences biologiques: la feuille assimilatrice, constituée d'une gaine, un pétiole et un limbe, persiste en tant qu'organe structuré et chlorophyllien pendant un laps de temps prolongé alors que la cataphylle disparaît (caduque) ou change de structure rapidement en se nécrosant (marcescente); la cataphylle n'est toujours que faiblement chlorophyllienne et cela pendant un laps de temps très court. Les principales traces d'existence de la cataphylle sont la cicatrice qu'elle laisse sur la tige et les entre-nœuds qui la séparent de la pièce foliaire précédente et de la pièce foliaire suivante: ces traces sont la conséquence de l'initiation méristématique qui est la même pour une cataphylle et pour une feuille assimilatrice. Ainsi, c'est la tige, par son allongement, qui est marquée par la formation d'une cataphylle. Sur une tige, plus le nombre de cataphylles successives sera important et plus les feuilles assimilatrices situées de part et d'autre du niveau à cataphylles seront éloignées. Cet éloignement a pour conséquence directe l'exploitation d'espaces lumineux différents par les feuilles assimilatrices qui sont séparées par cette portion de tige vide d'organe assimilateur.

Les feuilles assimilatrices peuvent se succéder de façon continue le long d'un axe, leur ensemble formant un niveau assimilateur continu; les cataphylles n'existent, dans ce cas, qu'en tant que préfeuilles d'axes; cette croissance caractérisée de nombreuses espèces (cf. BLANC, 1978). Chez *Philodendron* et *Anthurium*, la tige est constituée par un enchaînement linéaire d'articles monophylles qui forment une (*Philodendron*) ou deux

¹ L'auteur remercie F. HALLÉ pour la lecture critique du manuscrit et A. ROUSTEAU pour l'aide apportée à la réalisation finale des illustrations.

croissance caractérisée de nombreuses espèces (cf. BLANC, 1978). Chez *Philodendron* et *Anthurium*, la tige est constituée par un enchaînement linéaire d'articles monophylles qui forment une (*Philodendron*) ou deux (*Anthurium*) cataphylles, une seule feuille assimilatrice et une inflorescence terminale (cf. ENGLER, 1877). Dans ce cas, il y a bien alternance de cataphylles et de feuilles assimilatrices le long d'une même tige mais l'alternance régulière d'un seul représentant de chaque type de pièce foliaire, ainsi que la réduction des entre-nœuds, n'entraînent pas une dissociation des niveaux assimilateurs. En fait, lorsqu'il y a dissociation des niveaux assimilateurs par des niveaux cataphyllaires, chaque niveau assimilateur peut être représenté par :

— une branche constituée d'un ensemble de feuilles petites, proches les unes des autres, mais ne se recouvrant pas. L'espace utilisé pour l'assimilation chlorophyllienne est alors un plan horizontal;

— un manchon continu de feuilles entières ou découpées disposées le long d'un axe vertical; c'est généralement une liane plaquée à un tronc d'arbre. L'espace utilisé pour l'assimilation chlorophyllienne s'inscrit dans une fraction de cylindre vertical;

— une rosette de feuilles entières dont les limbes se répartissent dans tout l'espace disponible à partir de la zone d'insertion commune. L'espace défini par les feuilles correspond à une demi-sphère posée sur le sol ou contre un tronc d'arbre;

— une feuille isolée dont le pétiole est souvent long et le limbe disposé horizontalement; le limbe peut être entier ou, très souvent, découpé en segments pouvant être très nombreux. L'espace défini par le limbe est un plan horizontal, souvent proche du cercle.

Le déplacement des niveaux assimilateurs peut s'effectuer dans l'espace et, dans ce cas, plusieurs niveaux assimilateurs seront présents simultanément, séparés par les niveaux cataphyllaires; mais ce déplacement peut également s'effectuer dans le temps et le niveau cataphyllaire permettra alors la succession des niveaux assimilateurs dans le temps, mais au même endroit.

I. — DÉPLACEMENT VERTICAL DANS L'ESPACE

Les cataphylles sont sur un axe vertical à croissance ascendante et, périodiquement, les niveaux cataphyllaires sont séparés par des niveaux assimilateurs disposés horizontalement. Cette stratégie n'a été rencontrée que chez des espèces lianescentes dont la tige est plaquée à un support vertical par des racines adventives.

1. — Rosettes (Pl. I, 1)²

Ce cas se rencontre chez des espèces épiphytes du genre *Philodendron* dont les rosettes de feuilles assimilatrices, à entre-nœuds courts, sont séparées par des flagelles ascendants ne portant que des cataphylles; la dynamique de croissance de *Philodendron linnaei*, une espèce guyanaise, a déjà été décrite (BLANC, 1980). La germination a lieu sur un tronc, souvent près du sol, puis les rosettes se succèdent vers le haut, espacées de un à trois mètres. Ainsi, la lumière atteint chaque niveau assimilateur latéralement et les surfaces assimilatrices ne se recouvrent pas. La floraison apparaît à l'intérieur des rosettes de feuilles assimilatrices situées dans la couronne de l'arbre.

2. — Feuilles isolées (Pl. I, 2)

Plusieurs espèces des genres *Rhaphidophora* et *Amydrium* présentent ce mode de croissance. *Amydrium medium* est une espèce très fréquente dans le bois des forêts denses humides de la région malaise; cette

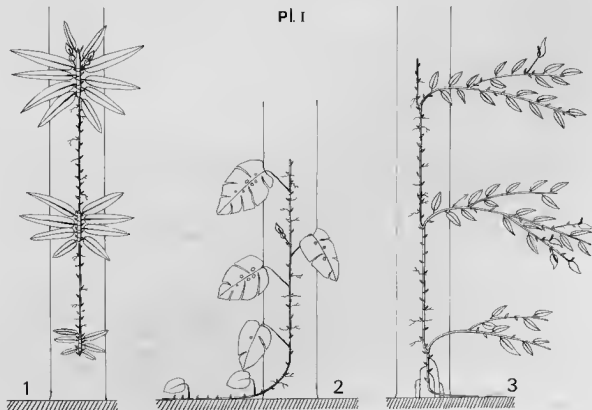
² Les échantillons de référence sont déposés au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

fréquence est vraisemblablement liée à l'efficacité de son système de colonisation. La germination a lieu au sol et les premières pièces foliaires sont des cataphylles. La tige grimpe verticalement sur les rochers et les bases de troncs d'arbres en se fixant par les racines adventives. Les feuilles assimilatrices sont émises isolément et de façon irrégulière: elles sont séparées les unes des autres par un nombre variable de cataphylles (de l'ordre de deux à huit); habituellement, le nombre de cataphylles émises entre deux feuilles assimilatrices diminue lorsque la plante s'élève sur le support. Les limbes foliaires sont toujours suffisamment espacés et leurs zones de captation de la lumière ne se recouvrent pas. Très souvent, la tige se développe également au sol et les limbes sont alors séparés horizontalement. La floraison apparaît à l'intérieur d'un niveau cataphyllaire.

3. — Branches plagiotropes (Pl. 1, 3)

Pothos oxyphyllus, une espèce du sous-bois de la forêt dense humide de Sumatra, germe au sol et forme un axe qui se fixe à un support vertical par ses racines adventives. Cet axe orthotrope ne forme que des cataphylles puis se détache du support, devient plagiotrope et émet des feuilles assimilatrices. Au niveau du coude formé par le détachement de la branche, un relais de croissance orthotrope apparaît, se plaque au support par ses racines adventives et n'émet, à son tour, que des cataphylles; il se détache un à deux mètres au-dessus, formant des feuilles assimilatrices. La plante se présente donc physionomiquement sous forme d'une tige principale plaquée le long du tronc, ne portant que des cataphylles avec, périodiquement, des branches latérales horizontales et feuillées, séparées les unes des autres de un à deux mètres. Les branches porteuses de feuilles assimilatrices se ramifient et s'étalent ainsi dans le plan horizontal; les feuilles assimilatrices d'une

Pl. I: Déplacement vertical dans l'espace des niveaux à feuilles assimilatrices. 1) *Philodendron lunnaei* Kunth (d'après BLANC, 1980); 2) *Amydrium medium* (Zoll. et Mor.) Nicolson; 3) *Pothos oxyphyllus* Miq...



même branche ne se recouvre donc pas. L'espace séparant deux niveaux assimilateurs permet à la lumière de pénétrer latéralement et d'éclairer ainsi tous les niveaux. La floraison intervient à l'intérieur des niveaux assimilateurs mais les inflorescences sont fréquemment séparées des feuilles par des cataphylles. Le mode de croissance particulier de cette espèce entraîne son appartenance au modèle architectural de MANGENOT, ce modèle n'étant observé chez aucune autre Monocotylédone (cf. CASTRO DOS SANTOS, 1981).

II. — DÉPLACEMENT HORIZONTAL DANS L'ESPACE

Les cataphylles sont sur un axe horizontal et séparent les niveaux assimilateurs émis de façon périodique le long d'axes verticaux. L'essentiel du développement de la plante se fait dans le plan horizontal et en contact direct avec le sol, entraînant un enracinement adventif continu; ce déplacement horizontal des niveaux assimilateurs est très souvent lié à la multiplication végétative.

1. — Rosette (Pl. II, 1)

Les rosettes de feuilles assimilatrices séparées entre elles par des axes horizontaux, n'émettant que des cataphylles, se rencontrent souvent chez les espèces aquatiques ou de sites très humides. Les axes porteurs de cataphylles sont des stolons et il s'agit alors de multiplication végétative puisque chaque rosette devient indépendante grâce au développement de son propre système racinaire adventif. *Cryptocoryne ciliata* est une espèce de la mangrove du Sud-Est asiatique; elle forme des clones très importants s'étendant uniquement grâce au système de stolons: à la base d'une rosette de feuilles, un méristème axillaire se développe en axe grêle souterrain, à croissance horizontale et n'émettant que des cataphylles; après avoir parcouru une distance de 0,5 m à 1 m, l'extrémité de l'axe se redresse et forme une rosette de feuilles assimilatrices; un stolon axillaire de relais apparaît et d'autres stolons sont encore formés ultérieurement, toujours issus de bourgeons latéraux situés à la base de la rosette. Une dynamique de croissance comparable avait été décrite chez *Montrichardia arborescens* (BLANC, 1978), une espèce peuplant les berges des rivières de Guyane mais présentant une tige verticale développée avec une touffe de feuilles terminales. Chez les espèces présentant cette alternance de rosettes et de stolons, la floraison apparaît à l'intérieur de la rosette de feuilles assimilatrices.

2. — Feuilles isolées (Pl. II, 2)

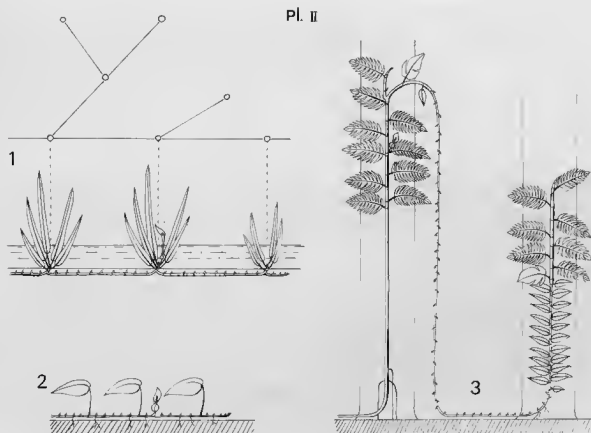
Ce cas se rencontre chez des espèces lianescentes dont la croissance s'effectue momentanément au sol, comme nous l'avons montré chez *Amydium medium*. Mais chez *Aglaonema costatum*, une espèce herbacée du sous-bois des forêts tropicales asiatiques, fréquemment cultivée, la croissance s'effectue toujours par émission de feuilles assimilatrices séparées par plusieurs cataphylles. Cette plante se développe horizontalement, la tige étant couchée dans la litière. La floraison apparaît dans les niveaux cataphyllaires. *Alocasia beccarii*, de Malaisie, présente cette dynamique de croissance dans les zones particulièrement sombres du sous-bois alors qu'elle peut former plusieurs feuilles assimilatrices à la suite dans des sites moins sombres.

3. — Manchon vertical de feuilles (Pl. II, 3)

De nombreuses espèces lianescentes, comme *Rhaphidophora korthalsii*, des forêts de Malaisie, n'émettent que des feuilles assimilatrices tout le long de leur tige. Lorsque la tige atteint l'extrémité de son support, ou qu'elle se détache accidentellement, elle se transforme en flagelle qui redescend au sol, n'émet que des cataphylles, et parcourt une distance parfois très longue (jusqu'à plusieurs dizaines de mètres) avant que son extrémité rencontre un support vertical et se fixe par des racines adventives pour former des feuilles assimilatrices. Ainsi, chaque manchon de feuilles assimilatrices recouvrant un tronç d'arbre se trouve séparé

d'un autre manchon, et donc d'un autre arbre, par le flagelle porteur de cataphylles. La floraison intervient à l'intérieur du manchon de feuilles assimilatrices. Là encore, l'axe porteur de cataphylles est lié à la multiplication végétative puisque chaque tige située sur un tronc d'arbre peut poursuivre son développement indépendamment de la nouvelle plante formée à l'extrémité du flagelle.

Pl. II; Déplacement horizontal dans l'espace des niveaux à feuilles assimilatrices. 1) *Cryptocoryne ciliata* Fisch.; 2) *Aglaonema costatum* N.E. Br.; 3) *Rhopidophora korthalsii* Schott.



III. — DÉPLACEMENT PAR RUPTURE

Les cataphylles sont formées sur des axes courts, à l'intérieur de l'espace exploité par les feuilles assimilatrices de l'axe principal, porteur des axes courts. Les axes courts, correspondant alors à des bulbilles, sont bloqués dans leur croissance après avoir formé ces quelques cataphylles protectrices; la reprise de leur croissance et l'apparition de feuilles assimilatrices n'interviendront qu'après séparation de la bulbille, c'est-à-dire que les feuilles assimilatrices n'apparaîtront que lorsque les volumes d'exploitation de la bulbille et de la plante-mère seront dissociés. La formation des cataphylles est donc ici liée à un autre processus de multiplication végétative.

1. — En milieu terrestre (Pl. III, 1)

Des espèces tubérisées, particulièrement dans les genres *Anorhophallus* et *Dracontium*, présentent des bulbilles sur la face supérieure de leur tubercule; chez *Dracontium asperum*, ces bulbilles sont disposées de façon série à l'aisselle des pièces foliaires et elles peuvent être très nombreuses. Elles affleurent souvent à la surface du sol et se détachent lors de perturbations: dessèchement et réhydratation du sol, passage d'animaux...

2. — En milieu aérien (Pl. III, 2)

Remusatia vivipara se rencontre en Asie du Sud-Est et en Afrique occidentale. C'est une espèce épiphyte qui forme un petit tubercule fixé au tronc d'arbre par ses racines adventives. Plusieurs feuilles assimilatrices sont émises pendant la période de végétation puis quelques axes grêles axillaires apparaissent, ces axes ne formant que des cataphylles; chacune des cataphylles axille une bulbille constituée d'un axe court recouvert de cataphylles recourbées vers l'extérieur; ces cataphylles en crochets permettent une dispersion épizoochore des bulbilles, vraisemblablement par les oiseaux et les mammifères. La très vaste aire de répartition de cette espèce est à relier à ce mode de dispersion végétative.

3. — En milieu aquatique (Pl. III, 3)

Chez *Cryptocoryne walkeri* et d'autres espèces de Sri Lanka, des petits tubercules axillaires sont formés là où apparaîtraient les stolons d'autres espèces; ces tubercules ne forment que des cataphylles, puis entrent en phase de latence. Une perturbation du courant de l'eau ou un déplacement du sol environnant entraînent une séparation des bulbilles qui sont ainsi dispersées par le courant.

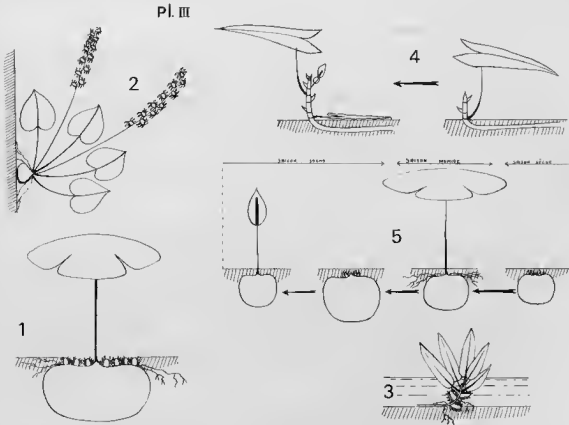
IV. — DÉPLACEMENT DANS LE TEMPS

Les entre-nœuds sont courts et la croissance est continue. Les feuilles assimilatrices sont isolées et séparées entre elles par des cataphylles. La brièveté des entre-nœuds et la tubérisation fréquente de la tige entraînent un déplacement négligeable du point végétatif dans l'espace. Les feuilles se succèdent donc au même endroit mais sont séparées entre elles par le laps de temps nécessaire à la formation de plusieurs cataphylles; ce laps de temps correspond souvent à la durée de vie de chaque feuille assimilatrice.

1. — Sans lien avec les saisons (Pl. III, 4)

De nombreuses espèces à rhizome ou à tubercule gorgés de réserves habitent le sous-bois des forêts denses humides où la saison sèche n'est que faiblement marquée. Ainsi, *Alocasia demodata* vit dans les sous-bois sombres de Malaisie; sa tige est tubérisée et atteint 10 à 20 cm de longueur, ses parties âgées se nécrosant au fur et à mesure. Cette espèce ne possède habituellement qu'une seule feuille assimilatrice fonctionnelle à la fois; cependant, dans les sites plus éclairés, tels que bords de chemins ou de cours d'eau, cette même espèce possède souvent deux ou même trois feuilles assimilatrices simultanément. La feuille assimilatrice est portée par un long pétiole et le limbe est disposé horizontalement; cette position horizontale est facilitée mécaniquement par les lobes postérieurs du limbe, le pétiole s'insérant ainsi vers le centre de gravité du limbe, comme dans une feuille pétiée. Cette position horizontale favorise une captation maximale de la lumière mais, lorsque deux feuilles coexistent, leurs limbes se recouvrent en partie du fait de leur disposition et de leurs grandes surfaces par rapport à la longueur du pétiole. La feuille vit vraisemblablement quelques mois, à en juger par ce que l'on constate en culture, et une plante possède une feuille assimilatrice fonctionnelle quelle

Pl. III: 1, 3: Déplacement par rupture des niveaux à feuilles assimilatrices: 1) *Dracontium asperum* C Koch; 2) *Remusatia vivipara* (Lodd.) Schott; 3) *Cryptocoryne walkeri* Schott; 4, 5: Déplacement dans le temps des niveaux à feuilles assimilatrices. 4) *Alocasia denudata* Engl.; 5) *Amorphophallus kerri* N.E. Br.



que soit la saison; les individus proches les uns des autres ne sont d'ailleurs pas synchronisés quant à leur rythme de formation de la feuille assimilatrice. La floraison apparaît à l'intérieur du niveau cataphyllaire.

2. — Lié aux saisons (Pl. III, 5)

Suivant la latitude, la saison contraignante est froide ou sèche. Peu d'espèces d'*Araceae* vivent dans les milieux à saison contraignante marquée, mais presque toutes les espèces qui s'y trouvent sont tubérisées et souterraines (*Arum*, *Biarum*, *Arisaema*, *Amorphophallus*...). La saison contraignante entraîne un repos végétatif apparent puisqu'il ne se forme pas de feuille assimilatrice. Les feuilles assimilatrices se succèdent à intervalles réguliers correspondant aux saisons favorables (humide ou chaude) et sont séparées entre elles par des cataphylles. Ainsi, bien que la plante passe par une phase de repos végétatif apparent, le méristème apical continue à émettre des cataphylles. NOUGARÈDE et RONDET (1981) montrent que, chez *Arum italicum*, le point végétatif fonctionne de façon continue tout au long de l'année. Chez *Amorphophallus kerri*, de Thaïlande, la feuille assimilatrice apparaît dès le début de la saison des pluies puis disparaît quelques mois plus tard, après la fin de la saison humide; la feuille assimilatrice, très grande et multipartite, s'étale dans un plan horizontal. La floraison intervient à l'intérieur d'un niveau cataphyllaire, à la fin de la saison sèche.

DISCUSSION

Tous ces exemples montrent que les niveaux à cataphylles correspondent, selon les espèces, à des stades différents dans le développement. Les caractères en commun que présentent tous les niveaux à cataphylles sont d'ordre morphologique (nature même de la cataphylle) et d'ordre biologique (dissociation des niveaux assimilateurs). En les comparant aux niveaux à feuilles assimilatrices, les niveaux à cataphylles peuvent présenter, selon les cas, les caractères suivants :

— les entre-nœuds s'allongent, le diamètre de l'axe diminue, la dorsiventralité de la tige, quand elle existe, s'atténue ou disparaît, le nombre de racines adventives diminue et la sexualité n'apparaît jamais à l'intérieur du niveau cataphyllaire. Toutes ces simplifications morphologiques évoquent un retour à une phase juvénile; ceci est manifeste chez les espèces lianescentes présentant une phase juvénile à feuilles plaquées au support comme *Rhaphidophora korthalsii*; le flagelle, après sa phase exploratrice, donne naissance à des feuilles juvéniles plaquées et jamais à des feuilles détachées de type adulte. Ces niveaux cataphyllaires, à caractères juvéniles, se rencontrent dans le cas de multiplication végétative par flagelles et stolons mais également dans le cas de déplacement vertical par niveaux cataphyllaires ascendants. Ces simplifications morphologiques s'accompagnent d'une vitesse de croissance en longueur, c'est-à-dire un déplacement du point végétatif, nettement plus grande que dans les niveaux à feuilles assimilatrices;

— les caractères morphologiques de la tige ne se modifient pas et, très souvent, la sexualité apparaît à l'intérieur du niveau cataphyllaire. Ceci se rencontre dans le cas de déplacement horizontal, vertical, ou dans le temps. Le niveau à cataphylles ne présente donc pas de caractères juvéniles et la vitesse de croissance de l'axe semble comparable, que la tige émette des cataphylles ou des feuilles assimilatrices. Des cas intermédiaires peuvent cependant coexister comme chez *Amphydrium medium* où le niveau à cataphylles présente des caractères morphologiques simplifiés, sans floraison et avec une vitesse de croissance rapide lorsque la tige se développe au sol, alors que les niveaux cataphyllaires présentent des caractères de type adulte, avec floraison, lorsque la tige grimpe sur un support vertical; les feuilles assimilatrices apparaissent entre les niveaux cataphyllaires sont d'ailleurs morphologiquement plus simples au sol que sur un support vertical;

— les cataphylles sont formées par des axes spécialisés, à entre-nœuds réduits, souvent tubérisés et correspondant alors à des bulbilles. Il s'agit, dans ce cas, d'une structure particulière directement liée à la multiplication végétative.

Qu'ils présentent des caractères juvéniles ou adultes, les niveaux cataphyllaires dépendent, en grande partie, des réserves nutritives formées par les niveaux assimilateurs: le niveau à cataphylles peut être considéré comme parasite du niveau assimilateur, bien que la tige soit habituellement chlorophyllienne. Le déplacement du point végétatif par le niveau cataphyllaire est donc limité par cette dépendance trophique et se pose alors le problème du stimulus responsable de l'arrêt de formation de cataphylles pour l'émission de feuilles assimilatrices. Il est possible que ce stimulus dépende uniquement des corrélations internes à la plante mais des facteurs mésologiques encore à préciser, et pouvant être liés, entre autres, à la lumière et à l'apport hydrique doivent, dans certains cas au moins, jouer un rôle dans le rythme d'émission des cataphylles et des feuilles assimilatrices.

Plusieurs niveaux à cataphylles et à feuilles assimilatrices peuvent être émis selon une croissance monopodiale et la floraison, terminale, apparaît à l'intérieur d'un niveau à cataphylles ou d'un niveau à feuilles assimilatrices suivant les cas. Le relais de croissance débute alors par l'émission de cataphylles ou de feuilles assimilatrices. Ainsi, la croissance monopodiale ou sympodiale d'une part, et les niveaux à cataphylles et à feuilles assimilatrices d'autre part, sont deux faits architecturaux différents qui se superposent.

La dissociation des niveaux assimilateurs par les niveaux cataphyllaires permet l'adaptation des espèces à des conditions limitantes. Suivant les cas, les conditions limitantes peuvent être une lumière faible, une

saison sèche, une saison froide, ou la disparition d'un support. Ce dernier cas, responsable de la transformation d'une tige en flagelle pendant chez des espèces lianescentes, entraîne un retour à une forme juvénile se développant à partir du sol. Les *Araceae* sont essentiellement représentées dans les forêts tropicales humides, les espèces tempérées ou de zones sèches étant rares et peu diversifiées. En forêt tropicale humide, l'alternance de niveaux à cataphylles et de niveaux à feuilles assimilatrices ne se rencontre pas chez les espèces accomplissant tout leur cycle en épiphyte de couronnes d'arbres, là où l'intensité lumineuse est forte (la plupart des espèces d'*Anthurium*, de nombreux *Philodendron*...). Par contre, cette alternance se rencontre fréquemment chez les espèces accomplissant tout, ou une partie, de leur cycle en sous-bois, c'est-à-dire dans des lieux peu éclairés. Cette adaptation aux zones sombres est particulièrement évidente chez *Alocasia beccarii* qui émet plusieurs feuilles assimilatrices dans un sous-bois relativement clair, alors que chaque feuille assimilatrice est séparée de la suivante par un niveau cataphyllaire horizontal lorsque la plante croît dans un sous-bois plus sombre. Des espèces d'*Amorphophallus* se rencontrent en forêt dense humide; la stratégie de la plante repose sur l'existence d'une grande feuille assimilatrice à limbe disposé horizontalement; cette feuille est comparable physiologiquement à un arbre, le pétiole correspondant au tronc, les nervures principales aux branches et les folioles ultimes à des feuilles. Une seule feuille peut occuper l'espace pendant un temps donné et la formation d'une nouvelle feuille aussi complexe nécessite un important apport énergétique; cet apport est possible par l'accumulation des réserves carbonées dans le tubercule, ces réserves étant formées par les feuilles précédentes. Ainsi, l'alternance de cataphylles et d'une feuille assimilatrice est liée à un rythme dans la mise en réserve et l'utilisation des substances carbonées. Cette stratégie peut expliquer la fréquence des espèces tubérisées dans le sous-bois dans des conditions climatiques peu variables tout au long de l'année. Mais cette même stratégie, considérée ici comme originaire de sites sombres, est très bien adaptée également à des sites où intervient une saison limitante, sèche ou froide; il suffit alors que le niveau assimilateur coïncide avec la saison favorable (humide ou chaude) et que les niveaux cataphyllaires, situés sous le sol, soient émis en saison limitante, pendant que le tubercule est gorgé de réserves. La feuille assimilatrice, de dimensions importantes chez *Amorphophallus*, parfaitement adaptée au sous-bois, est également tout à fait viable en milieu ouvert. Le genre *Amorphophallus* serait donc apparu en sous-bois et aurait différencié des espèces adaptées aux milieux ouverts à saison sèche marquée. Ainsi, l'adaptation à la faible lumière peut être considérée comme à l'origine de l'adaptation à des milieux à saison sèche et même à saison froide. En fait, les espèces vivant dans des régions à saison froide marquée sont rares. Les espèces européennes (genres *Arum*, *Blarum*, *Enimium*...) habitent surtout le pourtour méditerranéen, c'est-à-dire des régions où l'hiver est peu marqué mais la saison sèche importante. RIEDL (1980) montre que, dans ces régions, les *Araceae* occupent toujours des sites relativement humides. La période de végétation apparente, par émission de feuilles assimilatrices, est hivernale: les feuilles apparaissent généralement au début de l'automne, persistent pendant l'hiver et disparaissent au printemps. Ainsi, dans le bassin méditerranéen où le climat est tempéré à pluies d'hiver, mais où les températures basses restent peu limitantes, ces espèces se développent selon un rythme tropical, les feuilles étant formées pendant la saison des pluies; ceci est à relier à l'origine très vraisemblablement tropicale de la famille. L'espèce d'*Arum* vraiment adaptée aux zones tempérées, à saison froide marquée, est *A. maculatum* et, chez cette espèce, les feuilles assimilatrices apparaissent au début du printemps, dès que le froid s'atténue et le cycle végétatif est court, les feuilles disparaissant à la fin du printemps; ainsi, cette espèce est en repos pendant la saison sèche qui correspond à la saison limitante tropicale et pendant la saison froide qui est la saison limitante tempérée. En fait, pendant la période de repos apparent, le méristème initie des cataphylles. Des recherches ultérieures permettront de voir si cette diversité morphologique et adaptative des cataphylles est liée aux *Araceae* de façon taxonomique, ou au fait que ce sont des plantes herbacées, ou au fait que ce sont des plantes tropicales.

BIBLIOGRAPHIE

- BLANC (P.), 1978. — Aspects de la ramification chez les Aracées tropicales. Thèse 3^e cycle, multigraphiée. Université Pierre et Marie Curie, Paris, 83 p.
- 1980. — Observations sur les flagelles des *Araceae*. *Adansonia*, sér. 2, 20(3): 325-338.
- CASTRO DOS SANTOS (A. DE), 1981. — L'appareil végétatif des Monocotylédones. Un essai de synthèse. Thèse 3^e cycle, U.S.T.L., Montpellier, 249 p.
- ENGLER (A.), 1877. — Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der *Araceae*. *Nova Acta der K. Leop. Carol. Akad.*, 39: 135-231.
- NOUGARDE (A.) et RONDET (P.), 1981. — Fonctionnement sympodial continu et multiplication végétative chez l'*Arum italicum*. *Can. J. Bot.*, 59 (2): 238-250.
- RIEDEL (H.), 1980. — The importance of ecology for generic and specific differentiation in the *Araceae - Aroideae*. *Aroideana*, 3: 49-54.

CYCLES DE REPRODUCTION DE VERTÉBRÉS DES FORÊTS ÉQUATORIALES OUEST-AFRICAINE ET SUD-AMÉRICAIN

André BROSSET

Laboratoire d'Ecologie générale, Muséum national d'Histoire naturelle, 4 avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

SUMMARY

The reproductive cycles of some groups of equatorial forest vertebrates in Northern Gabon and Western South America are compared. Cycles of more than one year were observed in large mammals and birds. Annual cycles seem to be the rule for the small and middle size species. In both continents, the commonest type of annual is the expanded breeding season, with one or two peaks, when most individuals reproduce, and a relatively short, non breeding season. Nevertheless in West African forest, other types of cycles were also commonly observed. Some mammal species, especially cave-bats, have strictly monoestrous season. Some species of birds have also a relatively short, seasonal breeding season. Frugivorous bats and at least one species of bird have two breeding season annually, at 6 month intervals. A good number of Gabonese birds, bats and fishes are known to be continuous breeders. The cycles of the vertebrates in American equatorial forest seem less varied than in Africa. Some hypothesis are proposed to explain these differences.

Il convient d'abandonner l'idée préconçue que la reproduction des êtres vivants peuplant les forêts équatoriales serait libérée du rythme des saisons. Les études récentes de la phénologie des plantes et de la reproduction des animaux montrent que dans une majorité des cas, celles-ci obéissent à une rythmicité gouvernée par des facteurs saisonniers. Dans des cas plus rares, ces rythmes ne sont ni saisonniers ni synchronisés chez les individus d'une même population, comme ils le sont en région tempérée. Mais quel que soit leur type, tous les rythmes de reproduction des animaux ont une chose en commun, c'est leur résultat, à savoir: la naissance des jeunes à la période la plus productive en nourriture, ou la plus «confortable» pour leur équilibre métabolique. C'est là le facteur «lointain», la cause ultime, qui orienta uniformément l'évolution des rythmes, quelle que soit la localisation des faunes concernées.

Nos connaissances sur la rythmicité de la reproduction des vertébrés en région équatoriale restent incomplètes en raison de la complexité de ces rythmes, jointe à la relative rareté des observations de longue durée d'animaux marqués. Les mécanismes déclencheurs sont encore plus mal connus. Alors qu'en région tempérée, l'action de la photopériode, stimulus essentiel, a fait l'objet de travaux expérimentaux concluants, notre connaissance des rythmes et de leur déterminisme en forêt équatoriale repose seulement sur des observations de terrain dont les conclusions, à caractère généralement déductif, sont largement hypothétiques.

La présente note est une brève synthèse, et une comparaison de ce qui est connu des rythmes de reproduction des vertébrés de l'est du Gabon et des forêts néotropicales, Guyane et pays limitrophes. Les deux régions se situent à la même latitude et leur écosystème de base est la forêt équatoriale humide. De nombreux groupes de vertébrés y ont été récemment étudiés. Les exemples choisis porteront surtout sur les

Chiroptères et les oiseaux, groupes qui firent l'objet de recherches personnelles.

DIFFÉRENTS TYPES DE RYTHMES DE REPRODUCTION

En région équatoriale, ces types paraissent pouvoir être classifiés comme suit :

- Reproduction non annuelle. Mises bas ou pontes à intervalles bi-annuels, ou plus longs.
- Une reproduction annuelle contractée dans le temps et à date fixe.
- Deux saisons de reproduction dans l'année, à dates fixes.
- Une longue période de reproduction, couvrant la plus grande partie de l'année avec possibilité d'un ou deux «pics» de reproduction maximale.
- Une reproduction continue arythmique.
- Un rythme régulier de reproduction indépendant des facteurs saisonniers d'environnement et ne s'inscrivant pas dans le cycle annuel.

Cette classification n'a évidemment qu'une valeur relative, mais on peut y faire entrer la majorité des cas parmi les mieux étudiés.

Mises bas ou pontes à intervalles semi-annuels ou plus longs

Ce type de rythme est connu chez les Mammifères africains de grande taille, Eléphants, Girafes, Rhinocéros, chez lesquels la durée de la gravidité dépasse un an et les naissances sont de ce fait espacées de plusieurs années (GRASSÉ, 1955). Parmi les espèces forestières, les femelles d'Anthropoïdes mettent bas tous les deux ou trois ans. Bien que la rythmicité de la reproduction des autres grandes espèces forestières africaines et américaines reste quasi inconnue, un rythme annuel est très improbable chez ces espèces. Un exemple de reproduction semi-annuelle est donné chez les Oiseaux par les deux grands aigles de forêt, la Harpie *Harpia harpyja* en Guyane, et l'Aigle couronné *Staphanoaetus coronatus* en Afrique tropicale. Ces oiseaux ne se reproduisent que tous les deux ans (RETTIG, 1978; BROWN, 1968, et obs. pers. au Gabon).

Une reproduction annuelle, à date fixe

En forêt équatoriale, les vertébrés de taille moyenne ou petite paraissent tous se reproduire au moins une fois l'an. Il n'a pas, semble-t-il, été signalé d'exception chez les Mammifères. Concernant les oiseaux, la situation est embrouillée par l'existence dans les populations de nombreux adultes «inemployés», ou aidant les reproducteurs à élever leurs jeunes ou construire les nids sans se reproduire eux-mêmes et ce pendant plusieurs années de suite (voir pour l'Afrique la synthèse de GRIMES, 1976, pour l'Amérique celle de WOOLFENDEN, 1976, et BROSET, 1978). Mais il s'agit là de cas de reproduction différée, non d'absence ou de rupture de cycle. Cependant, j'ai pu décrire un cas de rupture de cycle, où une espèce présentant un cycle annuel régulier pendant au moins huit ans, a cessé de se reproduire pendant deux années consécutives (BROSET, 1981). Le phénomène est peut-être fréquent, mais reste difficile à mettre en évidence et à interpréter. Nous pensons qu'il s'agit d'une stratégie anti-prédatrice.

Parmi les vertébrés qui, en forêt équatoriale, se reproduisent une fois par an, à date fixe, c'est-à-dire conformément au cycle des vertébrés des régions tempérées et froides, quatre cas précis sont connus chez les Chiroptères du bloc forestier congolais. Les femelles des espèces troglodiles *Miniopterus inflatus*, *Hipposideros commersoni* et *caffer* sont monoœstriennes et mettent bas simultanément une fois par an en octobre. Leur étude étalée sur vingt ans a porté sur les immenses colonies des grottes de l'est du Gabon, où les contrôles sont faciles. Il s'agit donc de faits bien établis. Un autre *Hipposideros* à localisation rivulaire, *H. beatus*, met bas également une fois par an en octobre (BROSET et SAINT-GIRONS, 1980; BROSET, 1982;

ANCAUX DE FAUVAUX, 1978). Une reproduction annuelle, à date fixe, a été signalée chez les Noctilionidés sud-américains (ANDERSON et WIMSATT, 1963). Les espèces monoestriennes saisonnières resteraient toutefois l'exception en Amérique du Sud.

Chez les oiseaux de forêt équatoriale, ce rythme existe aussi. Mais il est plus difficile à mettre en évidence parce que la période de reproduction est plus étalée. En effet, dans un milieu où la prédation sur les nids peut atteindre 80 % (BROSSET, 1974; FOGDEN, 1972), une même femelle fera souvent plusieurs pontes de remplacement avant d'avoir réussi à élever un jeune. Les évidences d'un rythme annuel saisonnier sont souvent indirectes : présence de nids, de jeunes à une période fixe et relativement courte, absence le reste de l'année. Tantôt ce type de rythme touche une espèce dans un groupe dont les autres représentants ont des rythmes différents. Ainsi, *Andropadus latirostris* au Gabon, étudié pendant plus de dix ans (260 nids trouvés avec des œufs ou pontes) est le seul Bulbul ayant une reproduction saisonnière contractée, avec toutefois quelques exceptions (BROSSET, 1981 et inédit). Dans d'autres cas, ce peut être une famille entière dont la reproduction est saisonnière contractée. Les notes réunies pendant vingt ans sur les manifestations de la reproduction chez 11 espèces de Coucous du Bassin de l'Ivindo (Gabon) montrent que ces espèces ne chantent régulièrement qu'entre octobre et mars, des pontes et des jeunes n'ayant été trouvés qu'entre décembre et février. Les nids de Pittacidés avec des jeunes (3 espèces, 8 nids) n'ont été observés qu'en février dans la même région (BROSSET, inédit). Ce type de saisonnalité axé sur une période brève ne semble guère avoir été observé chez les oiseaux d'Amérique du Sud (SKUTCH, 1950; SNOW et SNOW, 1964).

Deux saisons de reproduction annuelle, à date fixe

L'existence d'un rythme bi-annuel, avec deux mises bas à date fixe chaque année (décembre-janvier et juin-juillet) a été mise en évidence chez plusieurs Mégachiroptères africains (BRADBURY, 1977; BROSSET, 1966). En captivité, la femelle de *Myonycteris torquata* met bas deux fois l'an, en janvier et juillet. L'espèce asiatique *Cynopterus sphynx* a une périodicité de la reproduction analogue.

Chez les oiseaux de zone équatoriale africaine, une reproduction bisannuelle a été décrite chez la glaréole *Glareola nuchalis* (BROSSET, 1979). Dans une population suivie pendant treize ans, les paires pondent entre décembre et mars, et juin et septembre, avec une interruption entre les deux périodes. On ne sait si ce type de rythme existe chez les espèces arboricoles, le suivi d'individus marqués n'ayant pu être réalisé dans le milieu forestier proprement dit.

Nous n'avons pas connaissance d'exemples de rythmes bi-annuels en forêt équatoriale américaine.

Une saison de reproduction couvrant la plus grande partie de l'année avec, en général, un ou deux «pics» de reproduction maximale

Chez les oiseaux, ce type de cycle est le plus répandu dans les forêts équatoriales africaines (MOREAU, 1950), américaines (SKUTCH, 1950) et asiatiques (FOGDEN, 1972). La période de production de jeunes couvre six mois de l'année ou plus. Mais il peut exister à l'intérieur de cette longue période un à deux pics de reproduction correspondant en général aux saisons où la productivité primaire est maximale. Chez les Mammifères de forêt gabonaise, ce rythme a été mis en évidence chez les Artiodactyles (DUBOST, 1978; FEER, 1982), les Primates (GAUTIER-HION, 1968; CHARLES-DOMINIQUE, 1977), les Rongeurs (DUBOST, 1968). En forêt guyanaise, il a été décrit chez des rongeurs (GUILLLOTIN, 1982; FLEMING, 1975) et chez de nombreux Chiroptères sud-américains, en particulier les Phyllostomatidés frugivores (FLEMING *et al.*, 1972; AUGUST et BAKER, 1982).

Au Gabon, la plupart des oiseaux arboricoles se reproduisent de novembre à mai. Ibis, Touracos, Bulbuls, Gobe-mouches, Fauvettes, Soui-mangas, Tisserins nichent pendant cette période, avec toutefois un pic marqué pendant la petite saison sèche (décembre-mars), au cours de laquelle il a été constaté que 166 espèces nichent sur les 170 dont les nids furent trouvés. Mais, pour beaucoup d'entre elles, d'autres nids furent trouvés également entre octobre et décembre, ou entre mars et juin (BROSSET-ÉRARD, inédit). En Amérique du Sud, ce

type de rythme — longue période de reproduction avec possibilité d'un ou deux pics annuels —, a été mis en évidence chez de nombreuses familles d'oiseaux : Pipridés, Cotingidés, Trochilidés, Guacharos, etc. (SKUTCH, 1950; SNOW, 1964).

Reproduction continue

A côté des espèces dont la reproduction s'étale sur une longue période de l'année mais reste discontinue, parce qu'une période de repos sexuel sépare deux phases de reproduction, il existe des espèces moins nombreuses dont la reproduction est continue, sans périodicité saisonnière. Chez les Mammifères, on rencontre dans une population un nombre assez constant de femelles gravides ou allaitantes, et chez les Oiseaux, des nids et des jeunes d'âges divers, ceci quelle que soit la période de l'année. Le Vampire sud-américain *Desmodus rotundus* présente un œstrus port partum et se reproduit continuellement (WIMSATT, 1952; TRAFIDO, 1952). En Afrique, la reproduction continue a été mise en évidence chez divers Chiroptères: *Nycteris* et *Myotis* (MATTHEWS, 1942; BROSSET, 1976).

Les SNOW (1964) citent pour Trinidad quelques espèces qui se reproduisent plus ou moins tout au long de l'année. Chez les oiseaux de l'est du Gabon, la reproduction continue a été observée chez des espèces de familles variées, Gallinacés avec *Francolinus lathamii*, Colombidés avec *Treron australis*, Sylvidés avec *Prinia bairdii*, Nectaridés avec *Nectarinia olivacea*. De nombreux nids de ces espèces ont été trouvés en toutes périodes, y compris en grande saison sèche (BROSSET et ÉRARD, inédit). Cependant, ces espèces à reproduction continue restent minoritaires dans l'avifaune locale. On notera également qu'une reproduction continue caractérise des poissons Cyprinodontes, liés aux marigots forestiers du Bassin de l'IVINDO (BROSSET, 1982).

Rythmicité non saisonnière

MURPHY (1936) a montré que certains oiseaux océaniques des zones tropicales se reproduisent suivant un cycle de neuf mois. Existe-t-il, chez les espèces de forêt équatoriale, des cycles ainsi libérés du rythme des saisons et s'inscrivant dans une périodicité non annuelle? La reproduction de deux espèces forestières de Sarawak a été décrite comme s'inscrivant également dans un cycle de neuf mois (FOGDEN, 1972). Mais ce type de rythme ne paraît pas avoir été observé ailleurs.

FACTEURS DÉCLENCHEURS DE LA REPRODUCTION

Le peu qu'on sait sur ces facteurs indique qu'ils sont plus variés en région équatoriale qu'en région tempérée, où la photopériode joue le rôle essentiel. Le stimulus déclencheur pourrait être chez certaines espèces lié aux facteurs de maturation somatique, eux-mêmes génétiquement programmés en fonction de l'âge. Ainsi, en captivité, certains Columbides tropicaux comme *Nesopelta galapagoensis* d'Amérique ou *Streptopelia semitorquata* d'Afrique équatoriale, se reproduisent à l'âge de quatre mois, quelle que soit la date de leur naissance et se reproduisent ensuite quasi-continuellement (BROSSET, 1971 et inédit).

Cependant, ces cas constituent des exceptions et la majorité des Mammifères et des Oiseaux ont des cycles de reproduction qui semblent déclenchés par des facteurs d'environnement. On ignore dans la grande majorité des cas la nature exacte de ce stimulus initiateur: on constate seulement qu'à l'autre bout du processus, les jeunes naissent et s'émancipent en période de disponibilité trophique maximale. Le cycle est le plus souvent corrélé avec une saison de pluies, mais il peut l'être aussi avec une grande saison sèche (cas des oiseaux piscivores au Gabon), et plus encore avec une petite saison sèche qui cumule les avantages d'une forte productivité primaire avec des conditions climatiques favorables à la thermorégulation des jeunes.

Nous avons quelque idée, dans de rares cas, sur la nature des stimulations sensorielles qui déclenchent la reproduction de vertébrés tropicaux africains. Celles-ci peuvent être d'ordre visuel; ce serait la vue des rochers

émergeant du cours des fleuves, l'étiage se situant à des dates variables, qui induirait la ponte de la Glaréole *Glareola nuchalis* (BROSSET, 1979). L'observation du Racophoridé arboricole *Chiromantis rufescens* montre qu'il suffit d'une petite flaque temporaire pour déclencher la ponte de cette grenouille sur une feuille, parfois à 10 m de haut, à la verticale de la flaque. Ce type de stimulus constitué par la perception d'un élément significatif de l'entourage, existe sans doute dans toutes les forêts tropicales. Mais il reste difficile à percevoir et interpréter.

Des cas de stimulation sociale déclenchant la reproduction d'un ou plusieurs individus, ont été décrits en Amérique tropicale. Chez les *Anis* (genre *Crotophaga*) vivant en groupes structurés, la reproduction peut être déclenchée par des modifications dans la composition du groupe (DAVIS, 1940). En Afrique, les stimulations sociales paraissent jouer un rôle dans la reproduction des Colious (genre *Coliüs*) (DECoux, 1978).

Enfin un autre type de stimulations, dont la nature exacte reste inconnue, entraînerait une permutation des cycles chez des espèces dont l'aire de répartition est à cheval sur l'équateur. Les populations de plusieurs Chiroptères troglodytes de l'ouest et du centre de l'Afrique se reproduisent suivant un cycle boréal (mise bas en mars) au nord de 4° N., et suivant un cycle austral (mise bas en octobre) au sud (BROSSET, 1968; ANCIAUX DE FAVEAUX, 1978). Aucune permutation de ce type ne paraît avoir été signalée en Amérique.

WARD (1969) a proposé une explication au déterminisme des cycles sexuels qui a l'ambition de s'appliquer aux espèces tropicales dans leur ensemble. C'est l'accumulation des réserves protéiniques, en période où les proies sont nombreuses, qui constituerait le facteur déclencheur de la reproduction. L'oiseau entre en reproduction quand son taux de protéine est suffisamment haut. WARD apporte à sa thèse des arguments solides et nous avons vérifié nous-même au Gabon que la prise de poids chez les femelles d'oiseaux en état prépositif, est considérable. Néanmoins, comme nous venons de le voir, certains cas échappent à cette explication qui se heurte par ailleurs à la difficulté de démêler les effets et les causes; une liaison séquentielle de deux phénomènes peut ne représenter que des phases successives d'un même processus, lui-même initié par un facteur non discerné de l'environnement.

CONCLUSION

Ce qui paraît pouvoir être déduit de la comparaison de ces données fragmentaires, c'est que l'évolution des rythmes biologiques des vertébrés de forêt équatoriale aurait suivi une voie quelque peu différente en Afrique et en Amérique.

En Amérique du Sud, la règle générale, c'est une saison de reproduction diffuse, étalée sur six mois ou plus dans l'année. Les cycles seraient plus variés en forêt africaine. La raison pourrait en être recherchée dans le fait que de nombreuses familles néotropicales ont évolué dans un continent fermé et relativement peu touché par les vicissitudes climatiques (DORST, 1976), tandis que l'Afrique tropicale restait ouverte au peuplement par des formes d'Eurasie, diversifiées dans un bloc continental plus vaste où les mouvements nord-sud des faunes dus aux glaciations en particulier, ont été plus amples. La plus grande variété des rythmes biologiques en forêt africaine s'expliquerait par le fait que les animaux qui la peuplent auraient évolué sous la pression de contraintes écologiques plus changeantes et diversifiées.

BIBLIOGRAPHIE

- ANCIAUX DE FAVEAUX (M.), 1978. — Les cycles annuels de reproduction chez les Chiroptères cavernicoles du Shaba (S.E. Zaïre) et du Ruanda. *Mammalia*, 42, 4: 453-490.

- ANOERSON (J. W.) et WIMSATT (W. A.), 1963. — Placentation and fetal membranes of the Central American noctilionid bat, *Neotilio labialis minor*. *Ann. J. Anat.*, 112: 181-201.
- BRADBURY (J.), 1977. — Lek mating behavior in the Hammer-headed bat, *Hypsignathus monstrosus*. *Z. für Tierpsychol.*, 45: 225-255.
- BROSSET (A.), 1966. — Les Chiroptères du Haut Ivindo (Gabon). *Biol. Gab.*, 1: 47-86.
- 1968. — La permutation du cycle sexuel saisonnier chez le Chiroptère *Hipposideros caffer* au voisinage de l'Equateur. *Biol. Gab.*, 4: 325-344.
- 1971. — L'imprinting chez les Columbides — Etude des modifications comportementales au cours du vieillissement. *Z. für Tierpsychol.*, 29: 279-300.
- 1974. — La nidification des oiseaux en forêt gabonaise: architecture des nids et prédation. *Terre et Vie*, 28: 579-610.
- 1976. — Social organization in the African bat *Myotis bocagel*. *Z. für Tierpsychol.*, 42: 50-56.
- 1978. — Social organization and nest building in the forest weaver birds of genus *Malimbus* (Ploceinae). *Ibis*, 120: 27-37.
- 1979. — Le cycle de reproduction de la Glarçole *Glareola nuchalis*: ses déterminants écologiques et comportementaux. *Terre et Vie*, 33: 95-108.
- 1981. — La périodicité de la reproduction chez un Bulbul de forêt équatoriale africaine *Andropadus latirostris*. Ses incidences démographiques. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*: 35: 109-129.
- 1982a. — Structure sociale du Chiroptère *Hipposideros beatus*. *Mammalia*, 46: 3-9.
- 1982b. — Le peuplement de Cyprinodontes du Bassin de l'Ivindo, Gabon. *Rev. d'Ecologie (Terre et Vie)*, 36: 233-292.
- BROSSET (A.) et SAINT-GIRONS (H.), 1980. — Cycles de reproduction des microchiroptères troglodiles du nord-est du Gabon. *Mammalia*, 44: 225-232.
- BROWN (L.) et AMADON (D.), 1968. — Eagles, Hawks and Falcons of the world — Country life books, Hamlyn Pub. Group United, Feltham, Middlesex, England.
- CHARLES-DOMINIQUE (P.), 1977. — Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates. Duckworth & Co., London & Columbia, New York, 277 p.
- DAVIS (D. A.), 1940. — Social Nesting Habits of the Smooth Billed Ani. *Auk*, 57, 179-195; 205-211, 211-218.
- DECOUX (J. P.), 1978. — Les régulations écologiques de la reproduction chez le Colioli (*Colinus striatus nigricollis*). *L'Oiseau et R.F.O.*, 48: 1-20.
- DORST (J.), 1976. — Historical factors influencing the richness and Diversity of South American avifauna — Proceedings of the 16th International Ornithological Congress, Canberra: 17-35.
- DUBOST (G.), 1968. — Aperçu sur le rythme annuel de reproduction des Muridés du Nord-Est du Gabon. *Biol. Gabon.*, 4: 227-239.
- 1978. — Un aperçu sur l'écologie du Chevrotain aquatique *Hyemoschus aquaticus*, Ogilby. *Mammalia*, 42: 1-62.
- FEER (F.), 1982. — Maturité sexuelle et cycle annuel de reproduction de *Neotragus batesi* de Winton 1903 (Bovidé forestier africain). *Mammalia*, 42: 65-74.
- FLEMING (T. H.), HOOPER (E. T.) et WILSON (DON E.), 1972. — Three central american bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology*, 53: 555-569.
- FLEMING (T. H.), 1975. — The role of small mammals in tropical ecosystems. In *Small Mammals, their productivity and population dynamics*, F. B. GOLLEY, K. PTRUSEWITZ et L. RYSKOWSKY (eds.), pp. 229-298. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- FOGDEN (M. P. L.), 1972. — The seasonality and population dynamics of equatorial birds in Sarawak. *Ibis*, 114: 307-343.
- GAULTIER-HION (A.), 1968. — Etude du cycle annuel de reproduction du Talapoïn. *Biol. Gabon.*, 4: 163-173.
- GRASSE (P. P.), 1955. — Traité de Zoologie — Mammifères, T. XVII - I. Masson & Cie, Paris.
- GUILLOTIN (M.), 1982. — Place de *Proechimys cuvieri* (Rodentia, Echimyidae) dans les peuplements micromammaliens terrestres de la forêt guyanaise. *Mammalia*, 16: 299-318.
- GRIMES (L. G.), 1976. — Co-operative Breeding in African Birds — Proceedings of the 16th Ornithological Congress, Canberra, 667-673.
- MATTHEWS (L. H.), 1942. — Notes on the genitalia and reproduction of some african bats. *Proc. Zool. Soc. London*, 111 B: 289-346.
- MOREAU (R. E.), 1950. — The breeding season of african birds. I. Land birds. *Ibis*, 92: 223-267.

- MURPHY (R. C.), 1936. — Oceanic birds of South America, 2, vol. XX, 1245 p. Macmillan, New York.
- RETTIG (N. L.), 1978. — Breeding behavior of the Harpy Eagle *Harpia harpyta*. *Auk*, 95: 629-643.
- SKUTCH (A. F.), 1950. — The nesting season of central american birds in relation to climate and food supply. *Ibis*, 92: 185-222.
- SNOW (D. W.) et SNOW (B. K.), 1964. — Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land — Birds. *Zoologica*, 49: 1-39.
- WARD (P.), 1969. — Seasonal and diurnal changes in the fat content of an equatorial bird. *Physiol. Zool.*, 42: 85-95.
- WINSATT (W. A.) et TRAPIDO (H.), 1952. — Reproduction and the female reproductive cycle in the tropical American Vampire bat, *Desmodus rotundus murinus*. *Am. J. Anat.*, 91: 415-446.
- WOOLFENDEN (G. E.), 1976. — Co-operative breeding in American birds. Proceedings of the 16th International Ornithological Congress, Canberra: 674-684.

ÂGE INDIVIDUEL, LONGÉVITÉ ET CYCLE D'ACTIVITÉ CHEZ *LEPOSOMA GUIANENSE*, MICROTÉIIDÉ DE LITIÈRE DE L'ÉCOSYSTÈME FORESTIER GUYANAIS

Jacques CASTANET* et Jean-Pierre GASC**

* Laboratoire d'Anatomie Comparée, Equipe: Formations squelettiques, Université Paris VII, 2 place Jussieu, 75251 PARIS Cedex 05.

** Laboratoire d'Anatomie Comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, 75005 PARIS.

SUMMARY

The biology of *Leposoma guianense*, a forest litter microteiid is poorly known, particularly growth, age group ratios, longevity and annual periodic activity. Using the skeletochronological method, 32 lizards were caught and studied in four different localities during different seasons. We found that the natural longevity of *Leposoma guianense* is short and certainly does not exceed two years. It appears that activity and breeding occur during the wet season (January to July). It must be emphasized that the decrease in growth during the dry season (August to December) is not particularly noticeable, especially in new born lizards. We suppose that growth decrease is not an effect of climatic fluctuation but is the direct result of decreased food availability during this period.

INTRODUCTION

Leposoma guianense (RUIBAL, 1952) est un téiidé ovipare de petite taille (98 mm de longueur totale) vivant sur et dans la litière de la forêt dense humide guyanaise et en particulier dans le manchon d'humus situé à la base du palmier épineux *Astrocaryum paramaca*. Le léposome partage ce biotope avec deux autres sauriens de taille encore plus réduite, *Pseudogonatodes guianensis* et *Coleodactylus amazonicus* (Gekkonidés, Sphérodactylinés). Ces trois lézards présentent certains traits de convergence, en particulier en ce qui concerne leur régime alimentaire (GASC et coll., 1983).

Malgré les quelques données fournies par HOOGMOED (1973) et les résultats des récentes études (GASC, 1981; GASC et coll., 1983), peu de choses sont connues sur la biologie et l'écologie de *Leposoma guianense*. Au demeurant, celui-ci est difficile à capturer en raison même de son habitat et des densités en apparence très faibles de ses populations. En particulier, on ne sait rien sur la longévité de *Leposoma guianense* ni sur sa croissance, l'âge auquel survient sa maturité sexuelle, le déroulement de son activité alimentaire et reproductrice au cours de cycle annuel. C'est pour tenter de répondre à quelques-unes de ces questions que nous avons envisagé d'appliquer la méthode squeletochronologique au petit nombre d'individus dont nous disposions. Cette méthode repose sur l'étude et le dénombrement de marques histologiques enregistrées dans les tissus squelettiques en croissance. Actuellement, il est démontré chez plusieurs espèces de reptiles, ainsi d'ailleurs que chez d'autres vertébrés, que ces marques de croissance présentent une périodicité définie,

principalement déterminée par le rythme saisonnier¹. (Pour plus de précisions et une bibliographie sur cette question on se reportera à CASTANET, 1982.) A ce titre, la squelettechronologie constitue avant tout une méthode directe et précise d'estimation de l'âge et de la longévité individuels. De plus, dans de nombreux cas, l'analyse détaillée des marques de croissance squelettiques fournit également des renseignements intéressants sur la croissance, l'âge à la maturité sexuelle ou l'époque de reproduction des animaux. A ce jour, plusieurs utilisations satisfaisantes de la squelettechronologie dans l'analyse de structure des populations de divers sauriens ont déjà été réalisées (SMIRINA, 1974; CASTANET et ROCHE, 1981; PILORGE et CASTANET, 1981; PATNAIK et BEHERA, 1981; NOUIRA et coll., 1982). L'emploi de cette méthode pour l'étude de la biologie de *Leposoma guianense*, et de ses populations, est donc *a priori* fondé.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Dans ce travail, nous avons étudié 32 spécimens de *Leposoma guianense* capturés dans quatre stations différentes au cours de plusieurs missions successives à des saisons variées, de 1976 à 1981. Ces spécimens ne constituent donc pas un échantillon homogène. Nous ne possédons aucun individu d'âge connu. Toutefois, compte tenu de la livrée de certains spécimens et de leur taille très réduite, il apparaît clairement que ceux-ci sont des individus âgés de quelques mois.

L'analyse squelettechronologique a été réalisée sur les fémurs, os choisis pour leur grande taille. Nous avons vérifié que les humérus possédaient le même modèle de croissance en épaisseur que les fémurs. Ces derniers, une fois prélevés, sont déminéralisés pendant 12 h environ par l'acide nitrique 3%. Pour les 2/3 des individus, les os ont été inclus en paraffine avant d'être débités en coupes séries de 10 µm d'épaisseur. Pour les autres, les fémurs ont été coupés au microtome à congélation en tranches épaisses de 15 à 20 µm. Dans les deux cas, les préparations ont été colorées 30 mn par l'hématoxyline d'Ehrlich. La lecture des Lignes d'Arrêt de Croissance (LAC) ne fournit d'indications biochronologiques claires qu'au niveau diaphysaire des pièces osseuses (CASTANET, 1982).

RÉSULTATS

Histologiques

Comme chez la plupart des lézards, surtout ceux de petite taille, la structure du tissu osseux est simple (os avasculaire) et de type «à fibres parallèles». Au niveau diaphysaire des os longs, il n'existe pas de phénomènes de remodelage osseux périphérique externe qui pourrait entraîner la destruction de LAC. De même, chez presque tous les individus, la résorption endostéale reste toujours modeste: elle ne détruit entièrement la première LAC formée que chez un seul des 32 lézards examinés (N° 79-14). Dans ce cas, la couronne d'os cortical diaphysaire est relativement peu épaisse, bien que de fort diamètre.

Chez tous les autres individus, particulièrement chez ceux de petite taille, on reconnaît en position profonde, sur une partie au moins de la circonférence osseuse, une LAC hématoxylinophile (Pl. I, fig. A, B, C, D). Intérieurement à cette LAC, la couche osseuse qui borde la cavité médullaire lorsque l'os endostéal est absent, est toujours peu chromophile. Elle comporte des ostéocytes clairsemés, globuleux, répartis au hasard, ce qui témoigne d'un os à structure peu organisée, vraisemblablement d'os à fibres enchevêtrées (*int. al.* RICLES, 1975). Compte tenu de sa position spatiale et de sa présence majoritaire chez les jeunes individus, il

¹ Nous n'avons malheureusement pas d'animaux d'âge connu, ni de résultats de marquage coloré des os (*int. al.* SMIRINA, 1972; FRANCELON, 1979; CASTANET, 1982) prouvant en toute rigueur la périodicité annuelle des marques de croissance squelettiques chez *Leposoma guianense*. Cependant, compte tenu de la valeur de la squelettechronologie déjà éprouvée chez d'autres espèces de reptiles, de lézards en particulier, on peut estimer que les résultats obtenus chez le Léposome sont sans doute voisins de la réalité.

Leposoma guianense. Coupes transversales des fémurs au niveau diaphysaire. Coloration par l'hématoxyline d'Ehrlich.

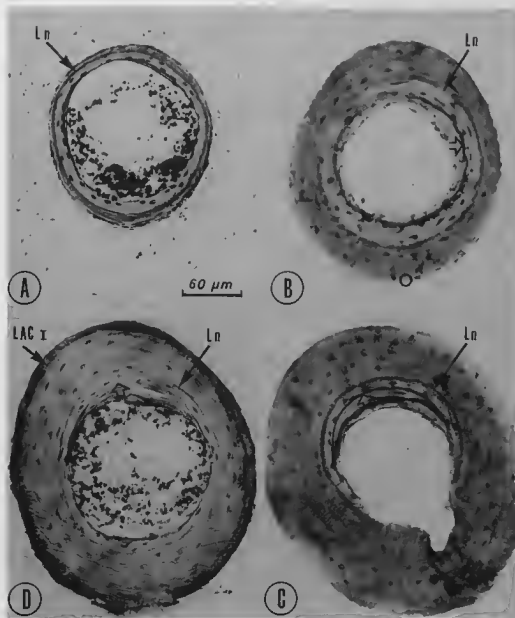





FIG A. — Individu âgé de un à deux mois maximum (Tabl. I, groupe I). On reconnaît la LAC de naissance (Ln). Noter la faible épaisseur de la couronne osseuse ainsi que le début de résorption péri-médullaire avec localement un mince plaquage d'os endostéal (flèche creuse = ligne de résorption).

FIG B — Individu âgé de plusieurs mois (Tabl. I, stade IIa). La ligne de naissance est complète dans ce cas et limite extérieurement le tissu osseux moins hématoxylinophile formé chez l'embryon.

FIG C. — Individu âgé de six à huit mois (Tabl. I, stade IIb). La ligne de naissance est en partie détruite par suite de résorption endostéale. La couronne diaphysaire est ici plus épaisse que chez les lézards du stade IIa.

FIG D. — Individu âgé de plus d'un an. On reconnaît la ligne de naissance. La ligne d'arrêt de croissance de saison sèche (LAC I) est située assez près de la périphérie osseuse.

TABLE I.—Données sur les lézards utilisés dans ce travail. Les animaux sont classés par ordre de tailles. L'analyse squelettochronologique a permis de reconnaître trois groupes d'âge (schémas I, II, III et Pl. I, fig. A, B, C, D). Le second comporte deux stades de croissance osseuse (schémas IIa, IIb et Pl. I, fig. B, C).

N°	Sexe	Capture	Taille mus-clo. en mm	Moyenne des tailles	Nb. de LAC	Age estimé en mois	Schémas des stades de croissance osseuse
7755	-	10/9/77	13		1	1 à 2	 I
K 11	-	7/76	15	17,25	1	1	
K 10	-	7/76	18		1	1 à 2	
440	-	23/3/76	18	$\sigma = 2,8$	1	1	
449	-	22/3/77	18,5		1	1	
80 28	-	8/12/80	21		1		
J0 71	-	6/01/81	25		1	5 à 6	 IIa
538	♀	12/4/76	27		1	10	
7756	-	10/9/77	28		1	6 à 7	
455	♂	30/3/76	31		1	10	
7751	♂	31/8/76	32		1	6 à 7	
80 70	♂	6/1/81	35		1	5 à 8	
539	♀	12/4/76	36		1	9 à 10	
408	♂	7/3/76	39	33,5	1	8 à 9	
537	♂	12/4/76	31		1	9 à 10	
7740	0	18/7/77	32	$\sigma = 3,7$	1+1 ?	10 à 12	
80 32	♀	8/12/80	32		1	6 à 10	 IIb
80 10	♂	20/11/80	33			6 à 10	
542	♂	12/4/76	34		1	9 à 10	
80 59	♀	23/12/80	34		1	6 à 10	
79 135	-	4/5/76	34		1	10 à 11	
504	♀	2/4/76	35		1+1 ?	12 à 15	
80 9	-	20/11/80	36		1	6 à 10	
81 31	♀	8/12/80	36		1+1 ?	6 à 10	
540	♀	12/4/76	37		1	9 à 10	
79 94	-	12/4/76	37		1+1 ?	9 à 10	
80 30	♂	8/12/80	40		1	8 à 11	
536	♂	12/4/76	36		2	12 à 15	
79 61	♀	13/3/76/	37	37,5	2	12 à 14	
79 14	♀	20/2/76	38	$\sigma = 1$	2 ?	12 à 13	
541	♀	12/4/76	38		2	12 à 15	
80 64	♀	23/12/80	38,5		2	11	

s'agit d'os embryonnaire, c'est-à-dire formé chez le jeune avant l'éclosion. Ainsi, il est vraisemblable que la LAC limitant cette couche osseuse embryonnaire soit consécutive et synchrone à la période de naissance des animaux, comme cela a déjà été montré chez d'autres espèces de lézards (SMIRINA, 1974; PILORGE et CASTANET, 1981; CASTANET, 1982; NOUIRA et coll., 1982). Cette première LAC est appelée ligne de naissance ou ligne néonatale. On note que dans plusieurs cas, surtout chez les lézards adultes, on reconnaît, plaqué contre la face interne de l'os embryonnaire et sur une étendue plus ou moins grande, une mince couche d'os endostéal. Celui-ci possède une structure lamellaire typique; il est séparé de l'os embryonnaire par une ligne cimentante de résorption, elle-même bien reconnaissable (*int. al.* CASTANET, 1981).

Chez la plupart des animaux, on distingue souvent en périphérie osseuse, le front de minéralisation, et cela malgré la décalcification artificielle imposée aux os. Jusqu'à cette limite, les corticales osseuses traitées par l'hématoxyline présentent une coloration homogène ou bien marquée. Au-delà, on observe une mince couche beaucoup plus pâle. Celle-ci représente probablement l'os en voie de minéralisation (encore appelée substance pré-osseuse ou ostéoïde) au moment du sacrifice de l'animal. Sur des préparations vieilles de quelques semaines, un phénomène de différenciation de coloration accentue encore le contraste entre os primitivement minéralisée et ostéoïde. On ne devra naturellement pas confondre cette limite avec une LAC.

Dans les os des lézards de petite taille (13 à 18,5 mm de longueur museau-cloaque), possédant une couronne diaphysaire de faible épaisseur, la LAC de naissance est seule présente. On note en outre que la distance entre cette LAC et la périphérie diaphysaire est toujours très faible. Dans ces conditions, il se confirme que ces lézards sont âgés de quelques semaines ou au plus de quelques mois, selon l'épaisseur osseuse comprise entre LAC de naissance et périphérie diaphysaire. Les nouveau-nés comme les juvéniles sont présents aussi bien dans les captures effectuées en mars, qu'en juillet, août ou septembre. En revanche, parmi les animaux capturés en décembre ou janvier, les petits lézards seraient déjà tous âgés de quatre ou cinq mois environ.

De ces observations, on peut conclure que la période de reproduction est sans doute très étalée chez *Leposoma guianense*; les naissances s'échelonnaient indifféremment des mois de janvier-février aux mois de juin-juillet.

Les lézards de grande taille (28 à 40 mm) possédant toujours après la LAC de naissance une couronne diaphysaire épaisse (Pl. I, fig. A, B, C, D), il est plausible de considérer que ces individus constituent les subadultes et les adultes de la population. Parmi eux on peut distinguer deux catégories d'animaux selon qu'ils présentent ou non, après la LAC de naissance, une autre LAC. Cinq lézards capturés en décembre, février, mars et avril, présentent cette seconde LAC, située en général assez près de la périphérie osseuse (Pl. I, fig. D). Cette LAC correspondrait alors, ainsi que cela a été montré chez de nombreux autres lézards, à une période de ralentissement et même d'arrêt annuel de la croissance (*int. al.* SMIRINA, 1974; CASTANET, 1978, 1982).

Chez les autres lézards, capturés principalement de novembre à avril de l'année suivante, la corticale diaphysaire après la LAC de naissance ne présente pas de nouvelles LAC. On remarquera en outre que chez les lézards sacrifiés en novembre, décembre et janvier, la couche de tissu pré-osseux périphérique est un peu plus épaisse que chez les lézards sacrifiés en mars, avril, juillet ou septembre. Nous allons revenir sur la signification de cette disposition.

Interprétation squelettechronologique

L'absence fréquente de LAC après celle de naissance chez la plupart des lézards étudiés, y compris des adultes, indique en premier lieu que la longévité de l'espèce vivant en conditions naturelles, est courte et n'exécute sûrement pas deux ans. Il apparaît de plus qu'un ralentissement annuel dans la croissance du squelette peut se produire occasionnellement chez cette espèce. Pour expliquer l'aspect aléatoire de ce dernier phénomène, on peut proposer l'hypothèse suivante: les variations saisonnières du climat subtropical sous lequel vit *Leposoma guianense* ne sont pas suffisamment marquées pour que leur influence s'enregistre dans le squelette de tous les individus aux différentes étapes de leur vie. Pour les lézards âgés de plusieurs mois, ayant

déjà dépassé leur phase de croissance active, une LAC se formerait pendant la saison de ralentissement de croissance. S'il en est ainsi, compte tenu de la date de capture des animaux présentant une seconde LAC, on doit admettre que l'époque où la croissance chute correspond à la saison sèche du climat sub-tropical guyanais (août à septembre; Fig. 1). En revanche, pour les lézards nés juste avant le début de cette saison sèche, et donc encore en pleine phase de croissance active, l'ostéogenèse resterait intense durant cette époque; il n'y aurait pas alors formation de LAC, comme c'est le cas pour la majorité des lézards de notre échantillon.

Ainsi, du fait de l'étalement des naissances chez *Leposoma guianense*, tous les animaux ne seraient pas au même âge, c'est-à-dire dans un état physiologique comparable, lorsque survient l'époque susceptible d'induire un ralentissement de croissance. L'inconstance de la seconde LAC s'explique aisément de cette façon. Son intérêt pour l'estimation de l'âge est évidemment plus réduit que si cette LAC se formait systématiquement. Cependant, parmi les lézards adultes capturés de mars à septembre par exemple, ceux qui possèdent une seconde LAC intracorticale auront naturellement quelques mois de plus que ceux n'en possédant pas. Trois groupes d'animaux d'âge différent peuvent donc être reconnus dans l'échantillon étudié (Tabl. I).

Il est peu probable que les léposomes subissent au cours de leur vie une deuxième saison entraînant un ralentissement de croissance. Si tel était le cas, les lézards auraient tous un an au plus à cette époque; il s'agirait alors d'animaux adultes, c'est-à-dire dans un état physiologique comparable relativement à leur taux de croissance individuelle. Une deuxième ou troisième LAC se mettrait alors nécessairement en place près de la périphérie osseuse. L'absence généralisée d'une telle LAC chez tous les individus examinés confirme que la longévité chez *Leposoma guianense* n'excède pas 18 à 20 mois.

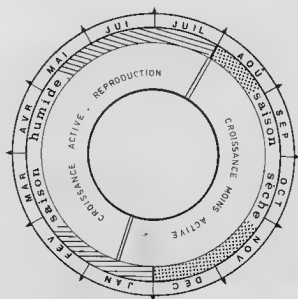


Fig. 1.- *Leposoma guianense* - cycle d'activité saisonnière

DISCUSSION – CONCLUSION

Nous avons signalé l'existence d'une mince couche osseuse en voie de minéralisation à la périphérie des corticales diaphysaires. Il importe de noter que cette couche d'ostéoïde est systématiquement un peu plus épaisse chez les lézards sacrifiés de novembre à janvier que chez ceux sacrifiés de mars à septembre. On sait qu'il existe un certain retard entre la formation de la trame organique de l'os et sa minéralisation. Ce décalage semble d'autant plus important que l'on aborde la saison où l'activité de l'organisme diminue. En effet, sur la matrice organique de l'os en formation au début de cette saison, ce n'est que plusieurs semaines, voire plusieurs mois après que les processus de minéralisation reprendront. Ce phénomène a été bien mis en évidence chez la tortue *Emys orbicularis* (CASTANET, 1982; voir aussi SUZUKI, 1963). Ainsi s'expliquerait la plus grande épaisseur de la couche de substance préosseuse chez les lézards sacrifiés en fin de période à métabolisme ralenti, ceci tendant à confirmer que cette période correspond bien à la saison sèche du climat sous lequel vivent les lézards.

Compte tenu de nos observations sur les variations probables de la croissance osseuse de *Leposoma guianense* et des conditions climatologiques dans lesquelles il évolue, on peut se demander ce qui détermine la formation des LAC chez ce lézard. En effet, en climat sub-tropical, l'alternance de saisons sèches et humides n'entraîne pas de variations notables de la température au niveau du sol forestier. *A priori*, ce cycle saisonnier n'est donc pas de nature à induire de modifications importantes dans l'allure de la croissance d'un organisme poikilotherme; de plus, *Leposoma guianense*, compte tenu de son mode de vie et de son habitat (litière de la forêt dense, humide), est pratiquement soustrait à l'influence directe des variations saisonnières. Quelle serait donc l'origine du ralentissement de croissance du léposome pendant la saison sèche? En l'état actuel de nos connaissances, l'hypothèse la plus plausible serait d'admettre qu'il y a pour ce microtéliid diminution des ressources alimentaires durant cette période. GASC et coll. (1983) viennent de montrer que le régime alimentaire de *Leposoma guianense* se compose principalement de Collemboles (30 %), le reste étant constitué de nématodes (18 %) et de micro-arthropodes divers. Par ailleurs, on sait que les Collemboles (et peut-être dans une moindre mesure certaines autres proies du léposome), très sensibles à l'humidité du substrat, s'enfoncent dans le sol lorsque ce degré d'humidité diminue en surface. Ce phénomène s'observe dans la forêt guyanaise pendant la saison sèche (BETSCH, comm. pers.).

Dans ces conditions, les lézards inféodés à la litière et ne pouvant suivre les Collemboles dans les micro-interstices souterrains, se voient privés d'une fraction non négligeable de leur nourriture, d'où un possible ralentissement de croissance. Ainsi, selon cette hypothèse restant à vérifier, ce n'est que très indirectement, par l'intermédiaire des variations d'activité de ses proies principales, que *Leposoma guianense* subirait les variations climatiques saisonnières.

L'analyse squelettochronologique nous a permis d'apporter certaines précisions relatives à la biologie de *Leposoma guianense* et à son cycle annuel d'activité représenté sur le diagramme en coordonnées polaires de la Fig. 1. Nous avons pu montrer en particulier qu'il s'agit d'une espèce à courte longévité individuelle et présentant une période de reproduction probablement étalée pendant toute la saison humide. Il est clair cependant que l'apport de l'histologie osseuse dont l'intérêt est loin d'être négligeable, reste limité chez une espèce vivant au maximum deux ans. Dans l'étude actuelle, la squelettochronologie nous a surtout permis de formuler des hypothèses plausibles sur la biologie du léposome. D'autres observations et preuves tangibles restent encore à fournir pour confirmer ces hypothèses; en particulier, pour être mieux connu, le cycle reproducteur de ce petit lézard nécessite une étude anatomo-histologique détaillée de la gamétogenèse au cours de l'année.

BIBLIOGRAPHIE

- CASTANET (J.), 1978. — Les marques de croissance squelettique comme indicateur de l'âge chez les lézards. *Acta. Zool.*, 59: 35-48.
- 1981. — Nouvelles données sur les lignes cimentantes de l'os. *Arch. Biol.* (Bruxelles), 92: 1-24.
- 1982. — Recherches sur la croissance du tissu osseux des Reptiles. Application: la méthode squelettochronologique. Thèse Dr. ès sciences, Université Paris VII, 156 p.
- CASTANET (J.) et ROCHE (E.), 1981. — Détermination de l'âge chez le lézard des murailles, *Lacerta muralis* (Laurenti, 1768), au moyen de la squelettochronologie. *Rev. Suisse Zool.*, 88: 215-226.
- FRANÇILLON (H.), 1979. — Etude expérimentale des marques de croissance sur les humérus et les fémurs des tritons crétes (*Triturus cristatus* Laurenti) en relation avec la détermination de l'âge individuel. *Acta. Zool.*, 60: 1-24.
- GASC (J.P.), 1981. — Quelques nouvelles données sur la répartition et l'écologie des sauriens en Guyane française. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 35: 273-325.
- GASC (J.P.), BETSCH (J.M.) et MASSOUD (Z.), 1983. — Prédation sélective des collemboles par les sauriens dans la litière de la forêt dense humide guyanaise. *Soc. Zool. Fr.*, 108: 467-476.
- HOOGMOED (M.S.), 1973. — Notes on the herpetofauna of Surinam, IV. The lizards and Amphibaciens of Surinam. W. Junk, Den Haag, 419 p.
- NOUIRA (S.), MAURY (M.E.), CASTANET (J.) et BARBAULT (R.), 1982. — Détermination squelettochronologique de l'âge dans une population de *Cophosaurus texanus* (Sauria, Iguanidae). *Amphibia — Reptilia*, 3: 213-219.
- PATNAIK (B.K.) et BEHERA (H.N.), 1981. — Age determination in the tropical garden lizard, *Calotes versicolor* (Daudin) based on bone histology. *Exp. Geront.*, 16: 295-308.
- PILORGE (T.) et CASTANET (J.), 1981. — Détermination de l'âge dans une population naturelle du lézard vivipare (*Lacerta vivipara*, Jacquin 1787). *Acta Oecologica; Ecol. Gener.*, 2: 3-16.
- RICQUES (A. DE), 1975. — Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. *Ann. Paléont.*, 61: 51-129.
- SMIRINA (E.M.), 1972. — Annual layers in bones of *Rana temporaria*. *Zool. Zh.*, 51: 1529-1534 (en russe).
- 1974. — Prospects of age determination by bone layers in Reptilia. *Zool. Zh.*, 53: 111-117 (en russe).
- SUZUKI (H.K.), 1963. — Studies on the osseous system of the slider turtle. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 109: 351-410.

LES HOMMES ET LES FORÊTS TROPICALES D'AFRIQUE ET D'AMÉRIQUE

J. BARRAU

Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozologie, Muséum national d'Histoire naturelle et ERA 773 du C.N.R.S.,
43 rue Cuvier, 75005 PARIS.

« La forêt nous enveloppe; elle et ses sortilèges, nous les connaissons avant d'être venus. Te souviens-tu d'un dessin que j'ai intitulé 'délire végétal'? Ce délire-là, nous le touchons, nous y participons. Nous sommes un de ces arbres à étages, portant au creux des branches un marais en miniature avec toute sa végétation parasitaire greffée sur le tronc fondamental: ascendante, retombante, active, passive et grêée de haut en bas de lianes à fleurs étoilées... On peut se demander dans quelle mesure l'indigence de la végétation européenne est responsable de la fuite de l'esprit vers une flore imaginaire... »

André Breton, 1972,
Martinique,
J. J. Pauvert, Paris.

« Sauvage... du bas latin salvaticus, altération du latin silvaticus, de silva, forêt. »

Paul Robert, 1971,
Dictionnaire alphabétique et analogique de la langue française,
Société du Nouveau Littre, Paris.

SUMMARY

The inceptive perception of African and American forests by European discoverers, explorers and early settlers has been largely influenced by ethnoecological prejudices which have somewhat persisted until our days. The luxuriance of the tropical forests has also given rise to durable myths such as that of the « virgin forest ». This did not help in understanding the prehistory and history of the precolonial relations, briefly outlined in this paper, between local human populations and these forests. Contrasts between traditional colonial systems of utilization of these forests and their resources are also considered.

La perception occidentale de la forêt tropicale humide, participant ou non d'une démarche scientifique, fut et souvent demeure chargée de fantasmes. En témoigne assez ce propos de Breton; sans que, pour autant, l'idéal contredise ici le réel; dans la vision humaine de la nature, l'imaginé n'imprègne-t-il pas souvent la réalité qu'il précède?

Aussi, dès l'abord de ces remarques sur les relations d'hommes aux forêts d'Afrique et d'Amérique

tropicales, faut-il s'interroger sur les idées et sur la vision première que les découvreurs blancs eurent de la sylve des pays chauds et pluvieux. De cette réaction initiale à l'égard d'une telle luxuriance procédée encore l'actuelle perception de cette formation végétale qu'ont les Occidentaux, bien des naturalistes compris. Elle a suscité au moins un mythe tenace, celui de la «forêt vierge», cette sylve inviolée, ce graal végétal dont rêvèrent et rêvent tant de botanistes (BARRAU, 1978).

Les premiers grands ouvrages de botanique tropicale, tels l'*Hortus malabaricus* de VAN REEDE (1678-1693) et l'*Herbarium amboinense* de RUMPHIUS (1751-1756; mais rédigé au XVII^e siècle) ayant vu le jour en Inde et en Indonésie, on pourrait croire que c'est là que les Européens découvrirent vraiment les écosystèmes forestiers tropicaux. Et il est vrai que c'est au maître d'œuvre du monumental *Hortus malabaricus*, Hendrick Adriaan VAN REEDE TOT DRAKENSTEIN, que l'on doit l'une des premières descriptions botaniques significatives de la forêt tropicale humide (FOURNIER, 1982).

Cela ne doit cependant pas faire oublier que c'est à la fin du XV^e siècle et au XVI^e siècle, avec la découverte des Antilles et de l'Amérique tropicale, qu'eut lieu la première vraie rencontre entre les Blancs et cette sylve avec laquelle ils allaient là se mesurer, non point toujours directement mais surtout par esclaves interposés.

L'Europe essaie alors de se partager le monde tropical, ces terres de la zone «torride» (de *torrere*: brûler; le terme français est de 1495 mais le concept date de la géographie antique) que ses découvreurs explorent pour en conquérir les présumées richesses. C'est d'ailleurs avec crainte qu'ils abordent ces terres «torrides» tant on croit alors que la vie humaine, celle des Blancs s'entend, n'y est point possible. Ces pays chauds, trop chauds, sont aussi humides, voire marécageux et les Européens ont déjà la hantise des miasmes paludéens (CORBIN, 1982). Le monde tropical fascine donc tout autant qu'il inquiète.

Dans une remarquable thèse sur les débuts de la colonisation blanche de la Martinique, PETITJEAN-ROGET (1980) note à propos de cette découverte du monde néotropical: «*La partition de l'espace (...) laisse d'un côté le monde dominé par le Dieu des Chrétiens, de l'autre le monde des sauvages, proprement les gens de la forêt, que l'on dit sans religion (...). D'un côté, l'ordre divin propre aux Chrétiens; de l'autre, l'exubérance des pulsions naturelles, en dehors, tout au moins le pense-t-on, de toute règle cohérente.*» D'un côté, l'ordre de la civilisation; de l'autre, le désordre de la sauvagerie.

Aux Blancs, la forêt tropicale apparut à la fois comme merveilleuse par sa luxuriance impliquant à leurs yeux richesses et fertilité, et comme maléfique par les risques qu'ils pensaient courir dans sa touffeur permanente. En outre, pour les civilisations européennes du défrichement, du champ et de la pâture, cette forêt et sa puissance végétale étaient à l'évidence obstacles à la «mise en valeur» des pays chauds et pluvieux dont les colonisateurs et commerçants blancs entendaient bien tirer profit.

Ce que l'Europe des débuts coloniaux pensa des «naturels» de ces pays chauds précise aussi le contexte où se situa cette première perception blanche des tropiques humides et de leurs forêts; DUCHET (1971) note à ce propos: «*La réalité du monde sauvage demeure enserrée dans un réseau de négations qui, par le jeu des combinaisons, permet la construction de modèles amithétiques. Tantôt il est question de peuples sans histoire, sans écriture, sans religion, sans mœurs, sans police et, dans ce premier type de discours, les négations se combinent avec des traits marqués positivement pour signifier le manque, le vide immense de la sauvagerie opposé au monde plein de civilisé. Tantôt on envie ces mêmes peuples qui vivent sans maîtres, sans prêtres, sans lois, sans vices, sans tien ni mien et les négations, combinées avec les traits marqués négativement, disent le désenchantement de l'homme social et l'infini bonheur de l'homme naturel.*» Le sauvage homme des bois et forêts, l'*Homo sylvestris*, apparaîtra d'ailleurs, à l'aube de l'Anthropologie, comme l'archétype humain, celui des temps anciens d'avant la civilisation (DUCHET, *op. cit.*), temps perçus comme âge des ténèbres ou, à l'inverse, comme âge d'or. C'est d'ailleurs sur ce fond ambigu que, à propos des «naturels» des tropiques, s'instaurera l'antithèse du «bon sauvage» et de l'esclave.

N'en va-t-il pas de même de la forêt tropicale? Elle sera à la fois le modèle de la riche beauté d'une nature végétale intouchée et celui d'un fouillis végétal anarchique tout juste bon à être pillé de ces quelques essences ou produits précieux et, surtout, à être écologiquement et économiquement assaini en le remplaçant par

l'ordre domestique des plantations. Le développement de ces dernières sera toutefois fondé sur la croyance en une prodigieuse fertilité des terres tropicales dont, pensait-on, témoignait la végétation forestière. Cela devait souvent conduire à de sérieux déboires et GOUROU (1947) a bien traité de ce mythe comme de ses néfastes effets. Cet éminent géographe des pays tropicaux a d'ailleurs résumé comme suit quelques-unes des idées reçues à propos de ces derniers: « Des littérateurs mal inspirés se plaisent à évoquer 'l'Inépuisable richesse' des sols tropicaux qu'alimenterait l'irrésistible luxuriance de la forêt équatoriale. Celle-ci opposerait à l'homme un obstacle 'invincible', car elle repousserait aussi vite qu'on l'abat: 'écrasé' par la forêt, perdu dans 'l'enfer vert', l'homme y serait privé d'air et de lumière... »

Ce qui précède peut contribuer à expliquer bien des idées et des comportements qui furent et sont liés aux entreprises coloniales et néo-coloniales en régions forestières tropicales, particulièrement dans celles d'Afrique et d'Amérique.

Or, lors de leurs découvertes et de leur exploration par les Européens, les pays chauds et humides qui étaient, comme on disait alors « bois debout », « couverts de bois », de « grands bois », « pleins de bois de haute futaie » dont « les arbres neantmoins ne laissent à y s'échanger annuellement des feuilles, sans toutefois en être jamais dépourvus » (ce propos que j'ai déjà cité: BARRAU, 1976 et 1978, est de G. COPPIER, 1645, à propos de la Martinique), était bel et bien peuplé; peu densément certes mais il était peuplé d'un Vertébré. L'homme, que les Sciences de la Nature ont eu, ont encore tendance parfois à négliger, à ignorer ou encore à ne considérer que comme un intempêtif prédateur et perturbateur de l'objet de leurs recherches.

Ces « naturels » des forêts tropicales humides y vivaient, y vivent encore, totalement ou partiellement, de l'appropriation des ressources spontanées végétales et animales. Mais ils s'y livraient aussi, s'y livrent à la production de ressources domestiquées, à la culture de plantes vivrières, principalement celle des végétaux pérennes multipliés par voie végétative et producteurs de tubercules féculents.

L'Afrique forestière fut ainsi le berceau de la domestication et de la culture d'ignames, notamment les cultigènes du groupe *Dioscorea cayennensis* Lam. — *Dioscorea rotundata* Poir.; on relèvera ici la significative méprise nomenclaturale causée par la description première du *D. cayennensis* sur la base d'un spécimen récolté en Amérique tropicale où cette igname avait été introduite à l'occasion de la traite des esclaves africains; il en fut d'ailleurs de même du *D. rotundata* décrit d'après un spécimen de provenance antillaise. La botanique européenne découvrit ainsi des plantes africaines, du moins qu'elle reconnut beaucoup plus tard comme telles, dans les terres tropicales du Nouveau Monde où les Blancs avaient pénétré pour s'y établir et cela bien avant qu'ils aient osé faire de même en Afrique.

Quant à l'Amérique tropicale, elle a fourni de nombreux cultigènes dont le yautia ou chou-caraïbe (le *Xanthosoma sagittifolium* (L.) Schott), au moins une igname (le *Dioscorea trifida* L.), des Marantacées (*Maranta spp.*, le *Calathea allouia* Lindl...), le *Canna edulis* Ker. Gawl. et surtout le manioc (*Manihot esculenta* Crantz) qui devait connaître une importante diffusion dans les tropiques du Vieux Monde après la découverte du Nouveau par les Européens.

Comme dans toutes les forêts tropicales, le mode culturel le plus commun était et est encore, avec quelques variantes, l'essartage, brève culture sur défrichage et brûlement limités, suivi d'une friche forestière à longue révolution, jusqu'à plusieurs décennies, permettant au couvert arborescent de se reconstituer et à la fertilité du sol de se maintenir.

En Afrique où la présence de l'homme en forêt est fort ancienne, ce mode culturel forestier daterait d'au moins 6000 ans dans la sylvie congolaise selon TURNBULL (1977). En forêt africaine, aujourd'hui exploitée et le plus souvent saccagée pour y prélever ses meilleurs bois, il arrive d'ailleurs que, à l'occasion de chantiers forestiers, on mette au jour, enfouis dans le sol d'une forêt qu'on pourrait croire « primaire », des vestiges évidents d'anciennes occupations culturelles (cf. LETOUZEY, 1968).

En forêt néotropicale ou sur ses marges, les trouvailles s'y font de plus en plus nombreuses de restes d'aménagements anciens du sol, participant souvent de techniques culturelles plus élaborées que celles de

l'essartage toutefois communément pratiqué dans cette forêt (cf. entre autres, DENEVAN, 1970; SIEMENS et PULESTON, 1970).

Il faut ajouter que la présence de l'homme, au contact au moins de cette forêt tropicale d'Amérique, est archéologiquement attestée depuis au moins 10 000 ans au Venezuela et au moins 6000 aux Grandes Antilles (cf. ALLAIRE, 1973).

Ancien contact humain donc avec les forêts tropicales africaines et américaines de l'ère pré-coloniale, toutefois plus accentué en Afrique qu'en Amérique, mais n'ayant point contrarié, à quelques réserves près dont il sera plus loin question, le maintien et la reproduction de ces écosystèmes forestiers.

Dans le cas de sociétés forestières tropicales fondées sur l'appropriation de ressources spontanées, celle des Pygmées africains par exemple, tout se passe comme si la partie humaine de subsistance se jouait pour l'essentiel en se laissant aller aux flux naturels d'un écosystème auquel on se sent intégré.

Dans le cas des essarteurs tropicaux dont les jardins, écosystèmes domestiques très diversifiés, miniaturisent en quelque sorte la structure et la composition du milieu forestier ambiant (cf. GEERTZ, 1963; HARRIS, 1969, 1971, 1972), l'impact des activités culturelles est limité et, comme indiqué plus haut, le couvert forestier peut se reconstituer à condition d'observer l'alternance d'une récolte principale et d'une friche d'une durée assez longue pour qu'une réafforestation naturelle soit possible.

Dans les deux cas, cela implique une faible densité de population, une économie de subsistance et une mobilité soit sur un parcours de cueillette et de chasse, soit sur un parcours de culture, tous deux situés, bien entendu, en régions sans saison sèche ni trop marquée, ni trop prolongée.

Ces techniques traditionnelles de la subsistance forestière tropicale apparemment aux autorités coloniales comme un gaspillage de ressources et d'énergie, le tout pour une production vivrière dont les préjugés alimentaires, fondamentalement céréaliers, leur firent douter de l'intérêt nutritionnel. Ne trouvent grâce à leurs yeux que celles des composantes du complexe alimentaire végétal forestier des tropiques qui pouvaient apparaître comme « panifiables » dans une certaine mesure. A cet égard, il est significatif de constater que, dans le « code noir », un édit royal de 1685 tentant de régir la façon de traiter les esclaves aux Antilles de colonisation française prescrivit, en son article XXII, que : « seront tenus les Maîtres de fournir, par chacune femme, à leurs esclaves âgés de dix ans & au deffus pour leur nourriture, deux pots & demi, mesure du pays, de farine de Manioc, ou trois cassaves pesans deux livres chacun au moins... » « Farine » ? le terme implique bien la perception céréalière du manioc par les Blancs ; quant à la « cassave », il s'agit de la galette de féculé de manioc.

Ce fut surtout la mobilité des sociétés depuis longtemps intégrées à la forêt tropicale qui indisposa les autorités blanches : les Européens n'aiment guère le nomadisme et les nomades ! Et puis ces activités vivrières leur apparurent désordonnées par comparaison avec la discipline domestique des campagnes de leurs pays d'origine. A leurs yeux, il n'y avait de travail productif et civilisateur que sédentaire et excluant tout ce qui paraissait participer à l'exubérance naturelle d'un fouillis végétal anarchique, d'un « délire végétal » comme dira plus tard BRETON (*op. cit.*).

Que de tentatives n'ont-elles pas été faites pour sédentariser les Pygmées et sont encore faites aujourd'hui, toujours selon un modèle colonial que n'a, pas nécessairement écarté l'accession à l'indépendance !

Que de mesures répressives n'ont-elles pas été prises, sont encore prises pour interdire en forêt tropicale, l'essartage vivrier ! Il a fallu attendre les travaux relativement récents d'ethnologues, d'ethnobotanistes et de biogéographes pour qu'un regard soit porté sur ces économies et techniques vivrières des forêts tropicales (BARRAU, 1978).

Le tournant décisif en la matière fut sans doute la publication en 1957 par l'« Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture » (F.A.O.) de l'étude de l'ethnologue et ethnobiologiste américain H. C. CONKLIN consacrée à l'essartage Hanunò des Philippines. On commença alors à prendre conscience du bien-fondé écologique et économique de ces modes coutumiers d'utilisation culturelle des écosystèmes forestiers tropicaux, modèles fondés sur un remarquable savoir local des faits et choses de la forêt. Mais les préjugés « écolo-ethnocentriques » ont la vie dure et ils ont souvent persisté comme des résidus des aliénations

coloniales d'hier. Une hostilité certaine persiste donc à l'égard du comportement vivrier de ces gens qui promènent leurs jardins dans la forêt ou qui s'y déplacent librement pour s'y servir dans le garde-manger de la nature forestière.

A la lecture de ce qui précède, on pourrait penser que, à l'ère pré-coloniale de l'Ancien et du Nouveau Mondes, tout allait pour le mieux pour et dans les forêts tropicales. Ce serait oublier que, avant que n'arrivent les Blancs, elles subirent des agressions culturelles sur leurs marges. Ainsi, en Afrique, l'expansion bantoue disposant de moyens végétaux exotiques, en l'occurrence des cultigènes d'origine asiatique, affecta la forêt centrafricaine. Le bananier (*Musa acuminata* Colla X *Musa balbisiana* Colla) permit le grignotage des franges forestières, puis la pénétration culturelle de la forêt; lui firent cortéger la grande igname (le *Dioscorea alata* L.) et le taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott). Ces cultigènes indo-malais pénétrèrent en Afrique bien avant la colonisation blanche, certains peut-être avant le début de notre ère (cf. TURNBULL, *op. cit.*). Ainsi l'espace forestier africain se vit-il quelque peu rogné.

Quant à l'Amérique tropicale, les vestiges de plus en plus nombreux d'aménagements permanents du sol en billons, les «*ridged-fields*» et «*drained-fields*» des auteurs anglophones (cf. DENEVAN; SIEMENS et PULESTON, *op. cit.*), montrent qu'elle a connu, avant sa découverte par Colomb, des entreprises culturelles d'envergure qui furent abandonnées et dont les restes furent par places reconquis par la forêt.

Les atteintes d'origine culturelle subies par les forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique à l'ère pré-coloniale ont été sans doute et le plus souvent le fait de sociétés étrangères au milieu forestier. Du moins est-ce le cas en Afrique et, à cet égard, il n'est pas sans intérêt de citer longuement C. TURNBULL (*op. cit.*): «*In the dense equatorial forest that stretches down the west coast and halfway across the continent at the equator, traditional ways of life still thrive, and people who live outside the forest regard its inhabitants with a mixture of scorn and respect, as backward and primitive and somehow dangerous. Even within the forest this is so; the most recent inhabitants are farmers who were forced into the forest from the grasslands a few hundred years ago, and they regard the people they found there, the Pygmy hunters, with respect they try to conceal as scorn. In the Ituri forest of north-eastern Zaïre, the village farmers offer first fruits from their plantations to the very people they pretend to look down upon, and accredit them with supernatural powers. It is the same throughout the world: People who live in forests (...) are frequently suspect of being in league with the supernatural.*»

On retrouve là une situation comparable à celle évoquée plus haut à propos de la perception européenne de la forêt et du sauvage homme des bois. Cela contribua à engendrer quelques malentendus lors de la colonisation blanche des Antilles et de l'Amérique tropicale.

Les Européens qui s'y installèrent n'étaient guère prêts à s'affronter physiquement avec cette forêt tropicale luxuriante et maléfique qu'ils redoutaient tout en convoitant ses ressources et celles des terres où elle croit. Or, il leur apparut vite qu'ils ne pouvaient pas compter pour leurs entreprises sur le travail forcé des Amérindiens vivant dans et de cette forêt. A propos des Caraïbes des Antilles, BUFFON (cf. DUCHET, 1971) émit à leur égard un jugement aussi péjoratif que péremptoire: «*Ils se nourrissent, écrit-il, de burgaux, de crabes, de tortues, de lézards, de serpents et de poissons, qu'ils assaisonnent avec du piment et de la farine de manioc. Comme ils sont extrêmement paresseux et accoutumés à la plus grande indépendance, ils détestent la servitude, et on n'a jamais pu s'en servir comme on se sert de Nègres: il n'y a rien qu'ils ne soient capables de faire pour se remettre en liberté; et lorsqu'ils voient que cela leur est impossible, ils aiment mieux se laisser mourir de faim et de mélancolie que de vivre pour travailler.*»

Ce que n'a pas su ou n'a pas dit BUFFON, c'est que bien des esclaves africains firent de même lorsqu'ils furent amenés de force aux Antilles. Ce furent ces esclaves africains que, sous la contrainte la plus dure, la colonisation blanche utilisa pour sa conquête de la forêt tropicale. En la matière, le raisonnement européen paraît avoir été le suivant: pour maîtriser un environnement sauvage, il fallait avoir recours au travail des sauvages. Puisque les Amérindiens ne faisaient pas l'affaire, on alla chercher des esclaves sur les côtes de l'Afrique tropicale de l'ouest. Ils s'en vinrent, on l'a vu plus haut, accompagnés de quelques-uns de leurs cultigènes mais aussi du *Schistosoma mansoni* Sambon, agent de la bilharziose dont l'aire de distribution dans

le Nouveau Monde recouvrir les zones où a sévi l'esclavage.

D'où vinrent ces esclaves africains? G. DEBIEN (1974), dans une étude de l'esclavage aux Antilles françaises au XVII^e et au XVIII^e siècles, a dressé une carte de leurs origines ethniques. Elles s'inscrivent principalement dans une zone s'étendant du fleuve Sénégal à l'Angola, c'est-à-dire incluant le noyau forestier africain. Tous ces esclaves n'étaient donc pas d'origine forestière mais bon nombre d'entre eux l'étaient. Dans les Guyanes, certains de ces esclaves s'évadèrent pour se réfugier en forêt où ils reconstituèrent des sociétés libres et aux Antilles, des esclaves évadés dits « marrons » (de l'espagnol d'Amérique *cimarron*, dérivé de l'ancien espagnol *cimara*: « bois fourré », « endroit touffu ») s'en allèrent parfois rejoindre les Amérindiens dans leurs derniers bastions au cœur des îles.

Parmi les esclaves qui posèrent problèmes à leurs maîtres, il y eut notamment les « Congos » qui « désertent si aisément » (le mot est de BUFFON, *op. cit.*) et les « Mondongs » réputés les plus « sauvages »; ils venaient de l'Afrique centrale forestière.

La perception de la forêt néo-tropicale qu'eurent les esclaves africains dans leurs divers lieux de déportation varia sans doute sensiblement selon leurs origines ethno-écologiques: forestières, péforrestières ou savannoises. Après leur émancipation et bien qu'ait parfois persisté une certaine crainte des maléfices et des puissances surnaturelles de la forêt, ils surent tirer un parti écologique judicieux des ressources culturelles de leur environnement d'exil; en témoigne le « jardin-créole » (cf. BARRAU (1976) 1978 et 1978), écosystème domestique aussi diversifié que productif, contrastant à l'extrême avec la verte monotonie de l'écosystème domestique hyperhomogénéisé qu'est la plantation coloniale.

Et les Blancs dans tout cela? Ils se comportèrent dans ces forêts d'Afrique et d'Amérique conformément au modèle écologique si profondément ancré dans leurs cultures, à savoir substituer à la diversité naturelle l'homogénéité de la culture monospécifique. Quant à la forêt elle-même, elle a été le plus souvent saccagée pour s'y livrer à l'écrémage de quelques essences précieuses. Quand a été envisagée la réafforestation, c'est là encore la plantation monospécifique qui a prévalu.

Puisque ce texte s'ouvre par une évocation poétique de la forêt martiniquaise, prenons-la en exemple et laissons parler un forestier, J. P. POUPON (1981): « L'île était encore, au début du XVII^e siècle, recouverte d'un manteau de verdure uniforme. C'est ce qui achevait d'impressionner défavorablement les navigateurs quand ils abordèrent l'île par la côte atlantique inhospitalière. (...) Très vite s'est établi un commerce de bois précieux qui a abouti à un premier écrémage de la forêt. A celui-ci se sont ajoutés des prélèvements plus intensifs pour la construction des habitations et des bâtiments d'exploitation. Parallèlement, de vastes défrichements pour les mises en culture furent entrepris (...). Ce qui restait de forêt s'appauvrit rapidement (...). Des importations de bois devinrent nécessaires. Le Gommier (*Dacryodes excelsa*), l'un des plus beaux arbres de la forêt martiniquaise devint très rare à la même époque (...). L'Acomat (*Sideroxylon foetidissimum*) dont le fût élancé et rectiligne permettait des débits de grande longueur et d'excellente qualité, paya un tribut excessif à cette production (...). Il y eut réglementation de la fabrication et du colportage du charbon de bois, sans que pour autant aient été atténuées les destructions de la couverture forestière. Le domaine du Roi que l'on appelait les Grands Bois n'était pas épargné par ces prélèvements sans frein. Les conséquences néfastes en devenaient perceptibles dans les manifestations croissantes de l'érosion et le tarissement des sources. »

Au début de notre siècle, la situation était si catastrophique qu'on fit appel au service d'un Inspecteur des Eaux et Forêts, LA SAULCE (1901), qui proposa l'établissement d'urgence d'un régime et d'un service forestiers à la Martinique. Celui-là verra le jour en 1903 et connaîtra des fortunes et infortunes diverses. Cette même année, 1903, débutèrent les « plantations d'une essence réputée pour la qualité de son bois et sa croissance rapide: l'Acajou du Honduras à grandes feuilles (*Swietenia macrophylla*), communément désigné par le nom de *Mahogany* » (POUPON, *op. cit.*).

Ce tableau quelque peu tragique pourrait être aussi bien celui d'autres régions forestières d'Afrique et d'Amérique. Aurais-je tendance à noircir ce tableau? Je ne le pense pas puisque les rapports (1980) d'un

«comité sur les priorités de recherche en biologie tropicale», institué en 1977 par la *National Academy of Sciences* et le *National Research Council* des Etats-Unis, confirment ce qui précède. Peter RAVEN (1981), Directeur du *Missouri Botanical Garden* et président de ce comité, estime à la surface de la Grande-Bretagne, l'étendue de forêt tropicale humide détruite chaque année de notre époque. Il ajoute que, au rythme actuel de ces déforestations et dans vingt ans, les seules zones conséquentes de forêts tropicales seront confinées à la partie occidentale de l'Amazonie brésilienne et au Zaïre centrafricain. RAVEN dénonce aussi avec force, preuve de dégâts à l'appui, les coupables illusions des «mises en valeur» culturelles et pastorales entreprises en régions forestières tropicales, de type de celles perpétrées récemment et à grande échelle en Amazonie brésilienne. A juste titre, RAVEN attire enfin l'attention sur la nécessité de préserver et de gérer les ressources potentielles que recèlent dans leur diversité biocénotique les forêts tropicales. Faut-il rappeler ici et à ce propos que les quelques rares domestications végétales relativement récentes étant venues accroître de façon économiquement significative la flore cultivée mondiale sont originaires des forêts d'Amérique et d'Afrique tropicales? C'est au moins le cas de l'*Hevea brasiliensis* (Willd. ex. A. de Jussieu) Muell-Arg., du *Coffea canephora* Pierre ex. Froehner ou caféier «robusta», de l'*Eleis guineensis* Jacq. ou palmier à huile... Et il est dans ces forêts bien d'autres ressources encore méconnues, voire ignorées.

On peut certes rêver aux sortilèges de la sylve des pays chauds et pluvieux, ou encore s'extasier à la vue de ses majestueuses architectures végétales; on peut certes se livrer à la quête des beautés floristiques inconnues d'une «forêt vierge» quelque peu illusoire. Ce qui toutefois s'impose d'urgence aujourd'hui, c'est une recherche pouvant déboucher sur des moyens de maintenir et de reproduire les écosystèmes forestiers tropicaux, moyens qui permettent aussi une saine gestion et une utilisation de leurs ressources. Cela suppose avant tout le respect de la diversité écosystémique de ces forêts. On pourrait d'ailleurs s'inspirer de cette diversité et de ses évidents avantages écologiques pour concevoir de nouveaux systèmes cultureux et sylviculturaux.

Les forêts tropicales d'Afrique et d'Amérique depuis bien longtemps habitées ou fréquentées par les Vertébrés humains, ont payé et payent encore un lourd tribut à la quête incessante du profit colonial et de ses actuels avatars.

Tout cela ne s'annonçait-il pas dans les premières réactions des découvreurs et colonisateurs blancs à la vue de ces forêts? Et comme le dédain de la nature s'accompagne nécessairement du mépris des hommes intégrés à cette nature, comment dès lors s'étonner des ethnocides et écocides depuis longtemps et aujourd'hui encore perpétrés en régions forestières tropicales?

Puisqu'il est ici question de celles d'Afrique et d'Amérique, je ne peux que citer à nouveau (cf. BARRAU, 1983), ce propos de Bernardin de SAINT-PIERRE, le futur intendant du Jardin des Plantes de Paris, qui, en 1773, écrivait à propos des entreprises coloniales blanches en pays tropicaux humides: «*Je ne fais pas fi le café & le sucre sont nécessaires au bonheur de l'Europe, mais je fais bien que ces deux végétaux ont fait le malheur de deux parties du monde. On a dépeuplé l'Amérique afin d'avoir une terre pour les planter; On a dépeuplé l'Afrique afin d'avoir une nation pour les cultiver.*»

BIBLIOGRAPHIE

- ALLAIRE (L.), 1973. — Vers une préhistoire des Petites Antilles. Centre de Recherches Caraïbes de l'Université de Montréal, Fond-Saint-Jacques, Martinique.
- BARRAU (J.), (1976) 1978. — Biogéographie ou ethnobogéographie? une réflexion à propos de la Martinique et, plus

- généralement des Petites Antilles. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 469: 83-96.
- 1978. — Civilizations and societies. In A. SASSON (ed.), *Tropical forest ecosystems: a state-of-knowledge report prepared by UNESCO/UNEP/FAO*, UNESCO, Paris, pp. 436-451.
- 1978. — Les hommes et le milieu naturel à la Martinique. In *Environnement Africain* (n° Spécial «Environnement Caraïbe»), ENDA, Dakar, pp. 31-43.
- 1983. — La diffusion humaine des végétaux et des animaux envisagés d'un point de vue biogéographique. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 59(1): 19-27.
- BERNARDIN DE SAINT-PIERRE (J. H.), 1773. — Voyage à l'île de France, à l'île Bourbon, au cap de Bonne Espérance, &c avec des observations nouvelles sur la nature et sur les hommes. Merlin, Paris.
- CONKLIN (H. C.), 1967. — Hanunóo agriculture: a report on an integral system of shifting cultivation in the Philippines. *FAO Forestry Development Papers* n° 12, FAO, Rome.
- COPPIER (G.), 1645. — Histoire et voyages des Indes occidentales et de plusieurs autres régions. J. Huetau, Lyon.
- CORBIN (A.), 1982. — Le miasme et la jonquille: l'odorat et l'imaginaire social (XVIII^e-XIX^e siècles). Aubier, Paris.
- DEBIEN (G.), 1974. — Les esclaves aux Antilles françaises (XVII^e-XVIII^e siècles). Société d'Histoire de la Guadeloupe et de la Martinique, Basse-Terre et Fort-de-France.
- DENEVAN (W. M.), 1970. — Aboriginal drained field cultivation in the Americas. *Science*, 169, 3946: 647-654.
- DUCHET (M.), 1971. — Anthropologie et histoire au siècle des Lumières. Maspéro, Paris.
- 1974. — Présentation et notes. In *De l'Homme de Buffon*, réédition, Maspéro, Paris.
- FOURNIER (M.), 1982. — *Hortus malabaricus* of Hendrik Adriaan Van Reed tot Drakenstein. In K. S. MANIBAL (ed.), *Botany and History of Hortus malabaricus*, A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 6-21.
- GEERTZ (C.), 1963. — Agricultural involution: the process of ecological change in Indonesia. University of California Press, Berkeley et Los Angeles.
- GOUROU (P.), 1947. — Les pays tropicaux: principes d'une géographie humaine et économique. PUF, Paris.
- HARRIS (D. R.), 1969. — Agricultural systems, ecosystems and the origin of agriculture. In P. J. UCKO et G. W. DIMBLEBY (eds.), *The domestication and exploitation of plants and animals*, Duckworth, Londres, pp. 3-16.
- 1971. — The ecology of swidden cultivation in the upper Orinoco rain forest, Venezuela. *Geographical Review*, 61, 4: 475-495.
- 1972. — Swidden systems and settlement. In P. J. UCKO, R. TRINGHAM et G. W. DIMBLEBY (eds.), *Man, Settlement and Urbanism*, Duckworth, Londres, pp. 245-262.
- LA SAULCE (M.), 1901. — Rapport sur l'étude et l'organisation des bases d'un régime forestier à la Martinique. Fort-de-France.
- LETOUZEY (R.), 1968. — Etude phytogéographique du Cameroun. Lechevallier, Paris.
- PETITJEAN-ROGET (J.), 1980. — La société d'habitation à la Martinique: un demi-siècle de formation 1635-1685, Atelier des thèses de l'Université de Lille III, Lille, et Librairie Honoré Champion, Paris.
- POUPON (J. E.), 1981. — La forêt martiniquaise hier et aujourd'hui. O.N.F., Fort-de-France.
- RAVEN (P. H.) ed., 1980. — Research priorities in tropical biology. National Academy of Sciences, Washington; voir aussi MYERS (N.), 1980. — Conversion of tropical moist forests, National Academy of Sciences, Washington.
- RAVEN (P. H.), 1981. — Tropical rain forests: a global responsibility. *Natural History*, 90, 2: 28-32.
- REEDE TOT DRACKENSTEIN (E. A. VAN), 1678-1703. — *Hortus Indicus Malabaricus*, J. V. Someren, Amsterdam.
- RUMPHIUS (G. E.), 1741-1756. — *Herbarium amboinense*. M. Uytwerf, Amsterdam.
- SIEMENS (A.) et PULESTON (D.), 1970. — Prehistoric ridged field and related features in Campeche, Mexico. In Proc. Intern. Congress of Americanists, Lima, Pérou.
- TURNBULL (C.), 1977. — Man in Africa, Anchor-Doubleday, New York.

LINÉAMENTS D'UNE HISTOIRE HUMAINE DE LA FORÊT DU BASSIN CONGOLAIS

Serge BAHUCHET

ERA 773 C.N.R.S., Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, Muséum National d'Histoire Naturelle,
43 rue Cuvier, 75005 PARIS.

SUMMARY

Hunting and gathering groups are few in Africa. Other some general common features, the techniques for food appropriation have great regional diversity. The agricultural groups trained to «clearing cultures», grow starch producing plants. Between those living in the forest, those on the forest edge and those in marshy forest clear differences are noticeable in the type of plants used and in the agricultural cycle. But in all cases, the planted area is more like a garden than a field, and a large amount of food is provided by forest exploration along trails belonging to the different lineages. Then the forest is the site for social interferences between activities of both groups which are more ancient that was thought and specially explained by an acculturation process.

The fact that all the basic cultivated plants have been introduced reveals the constant and ancient existence of exchanges between forest and other societies. On the other hand, prehistoric data (mainly stone tools) show there is a long history of man in the african tropical forests.

Dans cette communication volontairement succincte et quelque peu schématique, nous montrerons au moyen de quelles économies les sociétés humaines vivent traditionnellement dans le bloc forestier congolais, avec une référence particulière à la zone sud de la République Centrafricaine. Ensuite, nous chercherons, en remontant le cours du temps, à jeter le trouble dans l'esprit des naturalistes, en traquant les traces de plus en plus anciennes des hommes dans la forêt dense humide.

I. — LES SOCIÉTÉS ACTUELLES DANS LA FORÊT TROPICALE

1. — Les chasseurs-collecteurs

Les groupes humains vivant de l'exploitation des ressources spontanées, par la chasse et la collecte, ne pratiquant ni agriculture ni élevage, sont extrêmement peu nombreux en Afrique: les Bochimans (Khoi-San) des steppes de Namibie et du Botswana (LEE et DEVORE, 1976; LEE, 1979); les Hadza et les Dorobo dans les savanes herbeuses à *Acacia* de Tanzanie (WOODBURN, 1968, 1970) et enfin les Pygmées vivant dans le bloc forestier du bassin congolais. Ces derniers forment plusieurs groupes, différents au point de vue physique, linguistique et dans une certaine mesure culturel, groupes disséminés de la côte atlantique au Rwanda. Les plus célèbres sont les BaMbuti de l'est du Zaïre qui sont divisés en trois groupes, Efe, Asua et Mbuti (forêt de l'Ituri; TURNBULL, 1965, 1966). Un autre grand groupe est réparti dans l'ouest du bassin congolais, ce sont les BaMbenga (ou BaBinga) — terme qui regroupe en fait plusieurs entités différentes: les Baka à l'est et les

détriment de la chasse à la sagaie (BAHUCHET et GUILLAUME, 1979). Si l'influence du milieu naturel est plus facilement perceptible pour les produits de la collecte (saisonnalité, dispersion par exemple), la large gamme de ces produits et des techniques de récoltes efficaces y pallient très largement (BAHUCHET, 1978).

Une quantification de l'impact de ces sociétés à l'économie d'appropriation sur l'écosystème forestier est prématurée car les données manquent. Les travaux menés en Centrafrique parmi les groupes Aka permettent de donner une image fixant un ordre de grandeur. Ces groupes, de 30 à 60 personnes, vivent dans une forêt de terre ferme partiellement caducifoliée; les déplacements de camp, de l'ordre de cinq à six par an, s'effectuent à l'intérieur d'une aire délimitable, partagée par plusieurs groupes et constituant leur territoire. On peut évaluer la surface utilisée par chaque groupe à 200-300 km² (BAHUCHET, 1979). (TANNO, 1976, a évalué à 150 km² la surface du territoire des Mbuti chasseurs au filet, dans l'Ituri.) En 1976, des passages répétés (en moyenne dix jours par mois) dans le même camp me permirent d'évaluer (encore une fois à titre indicatif) l'ordre de grandeur des productions d'un campement de cinq foyers (une vingtaine de personnes): 250 kg de feuilles de *Gnetum*, 160 kg d'amandes d'*Irvingia*, 140 kg d'ignames, 95 kg de champignons, 500 kg de chenilles d'Attacides, 1780 kg de céphalophes (250 *Cephalophus monticola* et 50 gros céphalophes divers), 160 kg d'athères (80 bêtes) et environ 400 kg de miel (120 nids d'abeilles de sept espèces). Toutefois, un biais très important existe, qui limite considérablement l'intérêt de cette série de chiffres, dans la mesure où une partie de la viande (environ 1/3, 650 kg) sort du camp et y entrent nombre de féculents cultivés (bananes et manioc), nous y reviendrons plus loin.

2. — Les agriculteurs

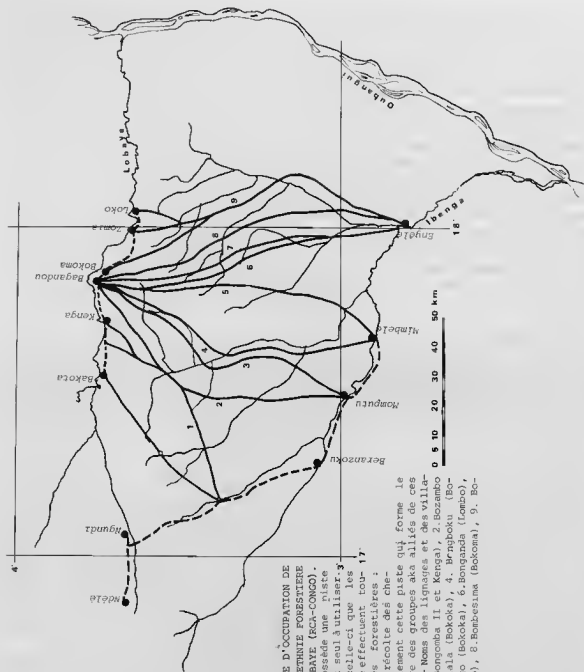
Si les différentes sociétés pygmées représentent un type d'économie forestière, c'est le terme de *civilisation de clairière* qui correspond le mieux au mode de vie des agriculteurs du bassin congolais. En effet, toutes ces sociétés opèrent des coupes dans la forêt afin d'installer et leurs villages et leurs plantations à ciel ouvert.

Ce type d'agriculture a été abondamment commenté: comme dans toutes les forêts tropicales, il s'agit de l'essartage où les arbres, abattus, sont brûlés sur place après qu'ils ont séché (cf. BARRAU, 1972).

Décriée par les agronomes, il y a longtemps que les géographes ont reconnu que l'agriculture itinérante sur brûlis était la mieux adaptée à la fragilité des sols forestiers, trompeusement prometteurs à la vue de l'exubérance végétale avant le défrichage (cf. GOUROU, 1953: 29-38).

L'opposition est assez nette entre agriculture des zones ouvertes (sahel, savane) et agriculture des forêts, car les plantes de base diffèrent: céréales ou plantes à féculents (tubercules ou fruits), ou, plus précisément, plantes à lignées dans un cas, plantes à clones dans l'autre. Le fait que les plantes des forêts possèdent des réserves amyliacées n'a pas été sans influencer profondément le rythme de vie des agriculteurs, comme nous le soulignerons plus bas. Ce caractère homogène n'est qu'apparent car quelques différences de techniques culturelles sont perceptibles, à la fois dans les cycles agricoles et dans les plantes de base. Une autre différenciation aussi, entre les populations de pleine forêt, celles de lisière et celles des zones marécageuses. Enfin, il faut temporairement mettre entre parenthèses le facteur temps, c'est-à-dire s'en tenir à l'état actuel — nous reviendrons plus loin sur les modifications à travers les siècles.

Le cycle agricole le plus habituel est dit «à révolution longue», dans lequel la période de culture est courte — de deux à quatre ans, en fonction de la rapidité de conquête des plantes adventives —, cette période est suivie d'un abandon long (plus de 15 ans), voire très long (plus de 30 ans) avant réutilisation. Un système d'abandon total paraît n'exister que dans les souvenirs de quelques sociétés, il est d'ailleurs incompatible avec la fixation administrative des villages qui est de règle aujourd'hui. Par contre, une réduction de la durée de la jachère, soit fait de tradition, soit modification moderne, peut être observée — ainsi certaines ethnies de R.C.A. maintiennent une jachère longue (plus de 20 ans) dans des parcelles éloignées du village (abattis de forêt) mais opèrent une rotation rapide (moins de 10 ans) sur des parcelles de broussailles près des villages. Ce comportement se retrouve dans les groupes qui vivent à la lisière de la forêt, dans l'écotone forêt-savane; il



CARTE 2. EXEMPLE D'OCCUPATION DE L'ESPACE PAR UNE ETHNIE FORESTIERE LES NGANDO DE LOBAYE (ECA-CONGO).

Chaque lignage possède une piste pédestre qu'il est seul à utiliser. C'est le long de celle-ci que les membres du lignage effectuent tous leurs

leurs activités forestières : chasse, piégeage, récolte des médailles. C'est également cette piste qui forme le cœur du territoire des groupes-aks alliés de ces lignages. Legendes : 1. Nom des lignages et des villages. 1. Bongamas (Bongabé), 2. Banzabé (Banzabé), 3. Bokokala (Bokoka), 4. Brayboku (Bokoka), 5. Bongozongo (Bokoka), 6. Bongunda (Bongo), 7. Bonzambé (Lobabé), 8. Bombesina (Bokona), 9. Bonzambé (Bokona).

paraît plus «grignoteur» que la jachère longue des forestiers «stricts». Les plantes cultivées sont les bananes-plantains, le manioc, les ignames, auxquels s'ajoute le maïs. L'équilibre entre ces plantes est très variable, puisque l'on rencontre des sociétés qui n'emploient, comme plante principale, que la banane, ou d'autres (nombreuses) que le manioc, d'autres encore à égalité ignames et taros, bananes et manioc. Signalons l'extraordinaire fortune des Aracées (taros et macabos) chez les Basa du Cameroun qui en font leurs aliments de base.

Quelques rares sociétés utilisent les grains comme plante de base: les Pomo cultivent le maïs (RCA), ou les BaKumu (Zaïre) le riz pluvial et le maïs (cf. JOHNSTON, 1958; ALLAN, 1965).

Un cas tout à fait particulier est celui des peuples de la forêt marécageuse du confluent Likouala-Sangha-Oubangui-Congo qui ont édifié des buttes et des tertres artificiels, exondés, pour y disposer villages et jardins (Kwala, SAUTTER, 1966).

Une incursion en Lobaye (RCA) nous apportera des exemples précis. Dans cette région de surface réduite, on rencontre côte à côte des ethnies dont les préférences culturelles diffèrent sensiblement (Carte 1). Le long de l'Oubangui vivent les Monzombo, dont l'aliment de base est le manioc. Leurs voisins, les Ngbaka, au nord de la Lobaye, utilisent comme féculent principal les bananes-plantains à égalité, durant une partie de l'année, avec des ignames et des taros. En face, au sud de la Lobaye, les Ngando se partagent entre bananes, ignames et manioc, alors que les Mbatî, peuplant la lisière de la forêt, joignent les ignames au manioc (BAHUCHET et HLADIK, 1981, 1982). Dans tous les cas, la surface cultivée est assez stable: de 3 à 5000 m², selon l'ampleur de la maisonnée. Chaque parcelle, défrichée par la femme et son mari, avec ou sans main-d'œuvre supplémentaire (enfants, Pygmées-clients), appartient à la femme pendant la durée de la production, alors que la terre appartient au lignage du mari, qui en garantit l'usufruit aux défricheurs. Chaque année, un nouveau champ est préparé et planté de plantes annuelles (maïs, ignames, courges) et pérennes (manioc, bananes, taros) dans des proportions variées. On récolte six à huit mois plus tard les annuelles, alors que l'on prélève les pérennes sur la parcelle de l'année précédente. Ceux qui préfèrent le manioc (Monzombo, Ngando, Mbatî) remplacent, après la première récolte, les annuelles par de nouvelles boutures de manioc. On exploite ce champ pendant deux ans — après quoi les plantes adventives deviennent trop envahissantes.

Quel que soit l'aliment principal, toutes ces ethnies ont l'habitude de diversifier les individus plantés dans les parcelles. On y trouve toujours plus de 20 espèces et clones différents, ce qui fait plutôt penser à un *jardin* qu'à un champ. Cette variété peut avoir des justifications agronomiques (étalement dans le temps de la production des bananes-plantains, protection contre les attaques de virus ou d'insectes par exemple), mais on est tenté d'y voir aussi une sorte de «manie» de collectionneur — il n'est pas rare qu'il n'y ait qu'un seul individu de chaque clone — (cf. analyses d'HAUDRICOURT, à partir de la Nouvelle-Calédonie, 1964).

Actuellement en Lobaye, il n'y a plus de «jardins de case», les plantes que l'on y plaçait (diverses brèdes, quelques tubercules) sont maintenant dans les plantations de forêt.

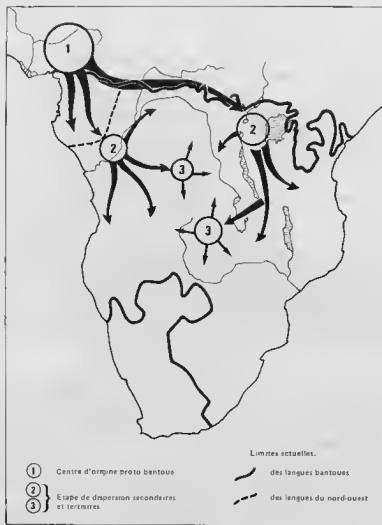
Mais la vie des villageois de la forêt ne s'arrête pas à leurs champs. Au contraire, car si l'on examine ce qui est planté, on aura le sentiment que ce n'est qu'un *complément*. Nombre de légumes, de condiments et tous les aliments carnés viennent, non des jardins, mais de la forêt. C'est là que ces plantes féculentes à réserves présentent un réel avantage: ne nécessitant pas de moisson, conservant leurs qualités en restant en terre et ne demandant pas d'entretien du sol, elles permettent les absences. Aussi les habitants d'un village, tous ensemble ou les hommes seuls, passent-ils plusieurs mois chaque année dans des campements en forêt, à l'occasion de la récolte des chenilles, pour la pêche ou pour la chasse.

Cette utilisation du milieu naturel montre aussi des divergences. Les Monzombo sont des riverains, à peu près exclusivement pêcheurs dans le fleuve. Les Ngando et les Mbatî chassent aux filets et piègent alors que les Ngbaka sont surtout des piègeurs mais ne négligent pas la pêche dans les marigots.

Le tableau suivant (Tableau II) donnera une image de ce mode de vie bicéphale (forêt-village) pour les Ngando de Lobaye, avant les grandes modifications dues à l'implantation coloniale. Cette économie tournée vers la forêt se réalise selon des modalités territoriales liées à la filiation patrilinéaire. Du village permanent

partent en éventail de longues pistes qui appartiennent aux différents lignages; c'est le long de celles-ci que s'effectuent toutes les activités des membres de ces groupes de filiation (Carte 2).

Carte 3. Hypothèses sur l'expansion bantoue.



[d'après divers documents dans ROUQUIAUX, *op. cit.*, 1980].

3. — Où le modèle se complique...

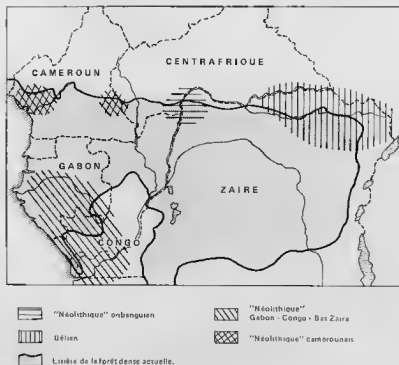
En Lobaye, les activités techniques tendent à séparer les chasseurs-collecteurs pygmées des chasseurs-agriculteurs villageois. Les Pygmées ne pratiquent pas l'agriculture; leurs techniques de chasse (sagaie, en second lieu chasse au filet) concernent des grands mammifères (tout d'abord les potamochères) qui ne sont pas les cibles des villageois pratiquant en premier lieu le piégeage, ensuite la chasse à l'arbalète et la battue aux filets (petits céphalophes, singes, rongeurs géants). Pour schématiser, on pourrait parler de deux «niches écologiques» différentes.

En réalité, des interférences profondes réduisent cette séparation. La participation des Pygmées aux travaux de défrichage des parcelles, la présence saisonnière d'hommes villageois dans les battues menées par les

CALENDRIER AKA AVANT LES BLANCS									
SAISON	MOIS	HABITAT	COLLECTE			CHASSE	GROUPES DE TRAVAIL		
			IGNAMES	Récolte du MIEL Repérage du MIEL	CHAMPIGNONS CHENILLES			GRAINES OLEAGINEUSES, IRVINGIA	
Saison sèche Aka des pluies	Nov.	camp mixte 25-30 pers.				ARC (Singes) PILET-BOURSE (Athère- rure)	Homme seul ou père et fils et F. et fillettes ensemble		
	Déc.								
Saison sèche Aka des pluies	Janv.	Rassemble- ment de camps 70-100 pers.					Tout le monde : H., F. et enfants		
	Fév.								
Saison sèche Aka des pluies	Mar.	camps mixtes H. + F. 25-30 pers.					H. seul ou père et fils et F. et fillettes ensemble ou Famille conjugale		
	Avr.					INDIVIDUELLE : ARC (Singes) BOURSE (Athère- rure)			
Saison Aka des pluies	Mai								
	Juin						H. ensemble F. ensemble		
Saison Aka des pluies	Jui.	camp des H. camp des F.					Tout le monde ou Famille conjugale		
	Aout	camp mixte H. + F.							
Saison Aka des pluies	Sept.								
	Oct.	camp des H. camp des F.				SAGAIE : Potamochère, Bongo, Éléphant, Gorille, Chimpanzé	H. ensemble F. ensemble		

Pygmées, l'apport du surplus de viande de chasse pygmée au village et son échange contre du fer et des féculets cultivés forment les principaux aspects de cette *symbiose*. Les implications sociales sont grandes: citons l'exclusivité des échanges de famille à famille (dite aussi «appartenance» des Pygmées à un «patron») qui a pour conséquence une certaine coïncidence de territoires, ou l'utilisation par les villageois des produits de chasse venant des Pygmées dans leurs propres circuits sociaux (au moment des mariages, au moment des cérémonies de levée de deuil; BAHUCHET et THOMAS, 1980). Ce fait, auquel s'ajoutent des arguments d'ordre linguistique et d'autres liés aux traditions orales, nous permet de considérer que les relations entre les chasseurs-collecteurs et les chasseurs-agriculteurs, loin d'être une quelconque acculturation récente, sont le reste d'une alliance, dont les modalités nous sont encore inconnues, de très longue date (THOMAS, 1979; BAHUCHET et GUILLAUME, 1979).

Carte 4. Régions à occupations néolithiques⁸ en Afrique Centrale.



⁸ (d'après NOTEN et al., 1980, compléte d'après MARLIAC, 1973 et DAVID, 1980).

II. — EN REMONTANT LE COURS DU TEMPS...

Toute la question est là: depuis quand y a-t-il des hommes dans la forêt tropicale, et qu'y ont-ils fait? Cette alliance des Pygmées, que l'on dit «les Hommes de la Forêt» et des villageois «venus d'ailleurs» est peut-être au cœur de ce problème d'histoire de la forêt. Dans cette partie, je ne ferai pas grand-chose de plus que d'aligner des questions, en n'ayant pas d'autre but que de montrer l'ampleur de ce que nous ignorons.

On a, dans la littérature, quelque peu exagéré la «peur de la forêt» des villageois, en cherchant à souligner «l'adaptation» des Pygmées au monde forestier. Cette crainte existe en effet mais on ne la découvre qu'au travers de mythes, de contes ou de rites. Dans la vie quotidienne, quel'un qui n'aurait pas lu les auteurs sous-entendus ici, ne s'en apercevrait guère! La connaissance de l'écosystème forestier par les diverses ethnies

CALENDRIER NGANDO AVANT LES BLANCS

SAISON	MOIS	HABITAT	AGRICULTURE	COLLECTE	CHASSE	GROUPE DE TRAVAIL
Dernières pluies	Nov.	VILLAGE	Réculte des ignames	Ramassage épisodique de termites	PIEGEAGE	Expéditions des hommes en forêt
	Déc.					Hommes et femmes ensembles
Sèche-terresse	Janv.	camps hommes avec Aka	ABATTAGE		CHASSE AUX FILETS	-Hommes ensembles -Femmes seules
	Fév.		BRULIS			Hommes et femmes ensembles
Pluies Premières	Mars	VILLAGE	PLANTATIONS et SEMIS		Chasse individuelle à l'arbalète	Hommes isolément
	Avr.					
	Mai					
	Juin					
Pluies violentes	Jul.	camps en forêt camps des hommes en forêt	Réculte au palmier Réculte au palmier	MIEL Chenilles Graines oléagineuses d'Impati	PIEGEAGE	Tout le monde en forêt Hommes seuls en forêt Femmes au village
	Aout					
	Sep.					
	Oct.					

de Lobaye est un sujet d'émerveillement pour le naturaliste qui s'y aventure. L'adresse des acteurs dans les techniques d'acquisition est la preuve d'une longue familiarité. Ce que nous savons du mode de vie de ces ethnies jusqu'à la moitié de ce siècle nous indique que les actuelles périodes de campement en forêt étaient naguère de vraies migrations saisonnières qui occupaient plus de la moitié d'une année (AROM et THOMAS, 1974, pp. 15-20 pour les Ngbaka; THOMAS, 1963).

Un autre point qui se fait jour à travers le recueil des traditions historiques est celui d'un lent déplacement à travers la forêt. Pour les Ngando, il s'effectua du sud vers le nord — la mémoire ne s'est conservée que d'un lieu, Impfondo, à plus de 200 km au sud dans la vallée de l'Oubangui. Ce lent déplacement n'est-il pas celui du rythme des abattis? (BAHUCHET, 1979: 54-55).

Cette forêt que l'on considère comme impénétrable, isolante, morcelante, au fur et à mesure que s'accumulent les recueils de traditions, cette forêt apparaît comme ayant été depuis quatre siècles, au moins, le théâtre de circuits commerciaux d'une envergure exceptionnelle, à la mesure des cours des fleuves (Congo, Oubangui, Sangha, etc. — cf. VANSINA, 1962; MARTIN, 1970; BAHUCHET, 1982). Une belle image de ces mouvements nous sera fournie par les plantes alimentaires.

1. — *Les plantes cultivées*

Comment en effet concilier cette conception classique de sociétés étriquées noyées dans la forêt, avec la constatation commune que *toutes* les plantes alimentaires de base *sont introduites*? Si la dernière en date, le manioc américain, ne s'implante qu'au début du XX^e siècle en Lobaye sous la pression coloniale, il existait déjà, disséminé comme plante secondaire, dans tous les villages où passent les premiers explorateurs, ainsi que le maïs (lui aussi américain). Ces deux plantes n'atteignirent pas la côte atlantique de l'Afrique avant le XVI^e siècle. En 300 ans, elles se diffusent dans toute la forêt. Et l'on oublie, lorsque l'on dit (à juste titre) qu'avant le manioc, la plante primaire était la banane, universellement consommée, on oublie que celle-ci est née en Océanie... Lorsque les premiers blancs arrivent sur la côte de l'Atlantique, les bananiers y sont déjà implantés. Ainsi donc, au XV^e siècle, cette plante venue de l'est a entièrement traversé le continent africain, y compris le bloc forestier! Laissons de côté l'igname ailée et le taro, eux aussi asiatiques, dont on connaît mal l'ancienneté dans la forêt, non sans signaler toutefois qu'elle est de toute façon précoloniale.

La présence des ignames à épines nécessite aussi une explication. Plusieurs cultivars sont des formes à peine transformées, où l'on reconnaît des espèces encore sauvages dans la forêt. Il ne fait aucun doute que c'est en forêt que l'igname africaine a été domestiquée, probablement à la faveur du milieu plus ouvert de l'écotone forêt-savane d'Afrique de l'Ouest (COURSEY, 1976). Que l'origine soit relativement localisée géographiquement n'empêche pas que les ignames épineuses, même comme plantes secondes, sont présentes dans les champs des ethnies de toute la forêt du bassin congolais; il a donc fallu qu'il y ait eu ou domestication simultanée ailleurs, ou diffusion. On a compris que j'y vois là aussi une illustration de la circulation ancienne des hommes dans la forêt.

Pour insister, j'ajouterai quelques remarques sur l'agriculture forestière en tant que technique.

Il ne faut pas perdre de vue que l'essartage en forêt tropicale est une technique qui ne requiert qu'une faible durée de travail, et surtout qui ne nécessite aucun travail du sol — ce qui la distingue profondément du défrichage des savanes (ou des prairies en climat tempéré) car il faut là extirper du sol les racines des graminées qui le nappent entièrement. L'essartage forestier, en climat tempéré a toujours été la méthode la plus efficace pour créer des champs avec un outillage rudimentaire (cf. SIGAUT, 1975); la forêt était même, à cause de la facilité du travail, un milieu attractif, recherché par les agriculteurs. Evidemment, la forêt tropicale possède des arbres plus volumineux que les forêts tempérées, mais les moyens techniques existent pour les détruire: le ceinturage, ou couper au-dessus des contreforts soit en grimpaçant soit avec des échafaudages sont des méthodes encore très largement employées de nos jours. Mais de toutes façons il faut aussi de solides hoes pour arracher les racines du tapis graminéen d'une savane brûlée...



Photo 1: Les Pygmées Aka, chasseurs forestiers.
Les céphalophes (ici *Cephalopus dorsalis*) sont les proies les plus fréquentes des chasseurs.
(R.C.A., Kenga, II/1976)





Photo 2: La récolte des ignames sauvages.

Les Pygmées, chasseurs-collecteurs, n'ont à leur disposition que les *Dioscoreaceae* comme féculents sauvages. Les femmes les déterrent avec un bâton à four.



Photo 3: L'agriculture sur brûlis.
Les arbres sont abattus et brûlés après qu'ils aient séché.

(R.C.A., Bagandou, 9/IV/1976)





Photo 4: L'agriculture forestière, domaine des féculents.

La bananeraie est un champ de plantes sans moisson ni semaille, qui laisse une grande liberté aux agriculteurs.

(R.C.A., Bobele, 7/XII/1980)

Autre aspect du défrichement : les aires de lumière ainsi créées paraissent extrêmement favorables au développement d'ignames particulièrement prolifiques. En Lobaye, les comptages dans les jardins révèlent presque autant d'ignames sauvages (*Dioscorea praehensilis*) négligées par les agriculteurs villageois mais détérées par les Pygmées, que d'ignames cultivées ! Cela pourrait avoir joué un rôle dans le processus de domestication de la plante.

2. — D'autres problèmes de plantes

La présence large, dans le bassin congolais, de deux arbres particuliers mériterait une étude précise et une cartographie. Ces plantes, le fromager (*Ceiba pentandra*) et le palmier à huile (*Elais guineense*) paraissent directement liées aux établissements humains et leur répartition pourrait donner des indications précieuses sur les aires anciennes de peuplement.

Le fromager est quelquefois considéré comme pan-tropical, mais le plus souvent on le pense américain : il s'agit d'un grand arbre à bois blanc qui est très largement utilisé comme bois d'œuvre, mais aussi souvent lié à des cultes (jumeaux), voire planté dans les haies vives. De cette manière, il est fréquent autour des villages, soit planté, soit protégé. Si cet arbre est réellement pan-tropical, sa répartition est très probablement anthropique. S'il est américain, il faut expliquer sa présence loin en forêt congolaise.

Le palmier à huile pose un problème analogue. Plante née en Afrique, il est difficile de distinguer ce qui est peuplement spontané de plantation humaine. On en utilise les noix oléagineuses, la sève comme boisson et les palmes comme matériau de construction. Mais le palmier est aussi une plante dont les graines sont activement répandues par les perroquets et certains aigles ; c'est une essence de lumière qui envahit efficacement les champs nouvellement ouverts. La répartition des palmiers en Afrique Centrale est-elle due à l'agriculture humaine ?

3. — Tribulations bantoues

Tôt ou tard, l'ethnologue œuvrant en Afrique Centrale se trouve confronté à ce qui constitue peut-être le problème humain majeur de cette région : le phénomène de l'*expansion bantoue*.

On sait en effet que les langues bantoues (une branche parmi d'autres dans la famille plus vaste des langues Niger-Congo) sont parlées par des millions de personnes sur une surface immense — à peu près toute l'Afrique au sud de l'Équateur —, alors que ces très nombreuses langues (plus de 500) sont extrêmement peu différenciées. C'est ce qui permet de penser que les locuteurs bantous ont dû se disperser très rapidement pour avoir atteint une répartition géographique aussi large avec un degré de divergences linguistiques aussi faible (cf. OLIVER et FAGAN, 1978 ; BOQUIAUX, 1980).

Des arguments d'ordre linguistique (diversification, degré de ressemblance avec les langues non-bantoues voisines, etc.) font que l'on situe généralement le foyer d'origine des langues bantoues au centre du Cameroun, à la limite du Nigéria. L'étude de la proximité des langues entre elles permet ensuite de distinguer nettement les langues du nord-ouest de l'aire bantoue, de toutes les autres. On l'interprète comme une division, une fraction de la communauté d'origine se disséminant vers l'est, une autre vers le sud (Carte 3). La compilation du vocabulaire commun à toutes les langues et la reconstitution du proto-langage indiqueraient une pénétration de cette dernière dans la forêt par les voies d'eaux (d'ailleurs parfaitement navigables dans l'ouest du bassin congolais). En ce qui concerne le groupe de l'est, on a considéré pendant longtemps qu'il avait contourné la forêt, en suivant la lisière nord à travers les savanes centrafricaines, puis en arrivant jusqu'aux zones interlacustres (où un nouveau centre linguistique homogène est reconnaissable) avant de peupler l'Afrique au sud de la forêt. De très récentes découvertes archéologiques dans la savane de République Centrafricaine, en prouvant un habitat continu d'agriculteurs sédentaires depuis plus de trois mille ans (VIDAL, 1982 ; DAVID et VIDAL, 1977) repousseraient d'un cran vers le sud le chemin des anciens bantous pour

les faire passer à l'intérieur de la forêt, le long de l'Oubangui et de l'Uele. Enfin, dernier élément apporté par la linguistique, c'est à plus de trois mille ans que l'on peut situer, par lexico-statistique, les premières séparations entre les langues bantoues (branche ouest et branche est). On trouvera les mises au point et les hypothèses les plus récentes dans le très important colloque du CNRS, *l'Expansion Bantoue* (BOUQUIAUX éd., 1980).

A un autre bout de l'arbre généalogique des langues, on a pu postuler une lente migration à travers la forêt, d'est en ouest, de groupes parlant des langues oubanguiennes (Ngbaka, actuellement en Lobaye) au cours des deux derniers millénaires, par l'analyse des langues, des traditions mythiques et des caractéristiques agricoles (BOUQUIAUX et THOMAS, 1980).

De ces reconstructions logiques proposées par les linguistes, il ressort que les contacts de l'homme avec la forêt étaient inévitables et que la pénétration humaine serait bien antérieure à l'âge du fer (on a daté les sites métallurgiques de Nok au Nigéria du V^e siècle B.C.; ceux de Nubie — Méroé et Napata —, que l'on pense maintenant n'avoir pas influencé l'Afrique Centrale, sont du VII^e siècle B.C.). Ceci nous ramène aux remarques précédentes sur la facilité relative du défrichement de la forêt par rapport à celui de la savane.

De quelles preuves matérielles disposons-nous pour étayer ces postulats? Elles sont malheureusement rares. Outillage lithique, tessons de poteries sont le plus souvent dispersés et seulement extrêmement peu de sites ont été trouvés et fouillés dans le bassin congolais. Il est de fait que la plupart sont situés à la périphérie actuelle de la forêt. Un nombre important de sites au Nigéria et au Cameroun révèle dès 1500 B.C. un développement agricole «forestier» (c'est-à-dire non céréaliculteur) depuis la Cross River jusqu'à la Sanaga et peut-être la Kadeï (cf. DAVID, 1980: 618-619).

Divers sites plus récents ont été trouvés en forêt, mais toujours à la périphérie. Le doute subsiste quant à les attribuer à l'âge du fer ou non, on y rencontre en effet des outils polis (souvent lourds) et des poteries: Batalimo en R.C.A., plusieurs sites au Bas-Zaïre, au Congo et au Gabon, avec des datations entre -500 et +500 (DAVID, *op. cit.*; NOTEN *et al.*, 1980b - Carte 4).

En définitive, plus de postulats que de preuves, mais un faisceau d'indices de natures diverses, convergents, et qui s'épaissit de plus en plus, avec ce thème lancinant: l'Homme *ne peut pas* ne pas avoir habité la forêt depuis plus de 2000 ans.

4. — Une préhistoire en forêt tropicale?

Cette incertitude persiste lorsque l'on remonte dans le temps. Plusieurs industries ont été découvertes en Afrique Centrale: le Tshitofien (à microlithes; entre 13 000 et 4500 BP), le Lupembien (bifaces, pics, racloirs; à partir de 16 000 jusqu'à 50 000 BP), les deux constituant l'Age de la Pierre Récent, et le Sangoen (bifaces, pics; antérieurs à 50 000 BP) correspondant à l'Age de la Pierre Moyen. La succession chronologique de ces industries n'est pas aussi marquée, mais la présence persistante de certaines formes indique plutôt des modifications typologiques graduelles. Ainsi, les fouilles de plusieurs grottes du Zaïre comme Mputi (Ituri) révèlent des séquences d'industries contenant des microlithes, de plus de 20 000 ans (CAHEN, 1977: 135). De plus, la correspondance de la succession entre les divers sites n'est pas nettement établie.

Toujours est-il que des outillages tshitoliens ont été trouvés au sud de la forêt actuelle, au Congo, avec des datations variant autour de 4000 BP, au Zaïre dans la plaine de Kinsasa, entre 9700 et 5700 BP. Le Lupembien se trouve dans l'ouest du bassin du Zaïre (autour du Stanley Pool), au Gabon, au nord de l'Angola, au Kasai. On a trouvé — et c'est là le seul site réellement en forêt — une grotte au nord-ouest du Zaïre (grotte de Hau), contenant une industrie lupembienne mais malheureusement non datée (NOTEN *et al.*, 1980b).

Le type Sangoen a été découvert assez largement de part et d'autre de la forêt: au Gabon, en R.C.A., au Congo, au Zaïre, dans le Shaba et au nord-est de l'Angola, et récemment en forêt dans le sud du Cameroun (OMI et KATO, 1982). Certains préhistoriens considèrent les grands et lourds outils (quelquefois plus de 25 cm de long) de cette industrie comme des ciseaux ou des pics destinés à travailler le bois (cf. BAYLE, 1980: 572).

Les gisements de Centrafrique découverts par cet auteur dans les chantiers diamantifères de Sangha sont d'une grande richesse (BAYLE, 1975).

Enfin, les pierres les plus anciennes, l'outillage de type acheuléen, voire préacheuléen, sont aussi présentes en Afrique Centrale, également dans divers sites tout autour de la cuvette congolaise: Angola, Rwanda, Centrafrique, Zambie, Zaïre. Ces bifaces et hachereaux sont généralement considérés comme antérieurs à 60 000 BP, sinon vieux de plus de 100 000 ans. Là encore, des pierres du type le plus ancien ont été trouvées dans la Haute Sangha, en Centrafrique (cf. ROCHE, 1980: carte p. 16).

5. — *Un problème de climat*

En attendant de trouver des gisements nettement au cœur de la cuvette, on peut se demander dans quels paysages les sites préhistoriques étaient installés. Quelles furent, à travers le temps, les limites de la forêt équatoriale? Apparemment, les variations climatiques de l'Afrique Centrale n'ont pas encore donné lieu à une synthèse quelque peu assurée; en effet, si l'on a exploré les limons des lacs de l'Afrique sèche (Tchad, Afrique de l'est), l'étude des lacs équatoriaux manque encore. Cependant, les spécialistes semblent s'accorder pour reconnaître une période sèche, qui dura de 50 000 à 12 000 BP, avec son maximum vers 13 000 (correspondant à la glaciation de Würm en Europe), durant laquelle la végétation aurait été principalement de type forêt sèche, ouverte. Le climat s'humidifie considérablement à partir de 12 000 BP, avec un maximum vers 8000-7000 BP, pour s'assécher à nouveau à partir de 5000 BP. Pendant cette période humide, la forêt dense aurait connu sa surface la plus vaste, couvrant tout le Zaïre, le nord de l'Angola et la majeure partie du Cameroun et de la Centrafrique (MOEYERSONS et ROCHE, 1977; LIVINGSTONE et v.d. HAMMEN, 1979).

Il n'apparaît pas de correspondance exacte entre ces phases climatiques et les principales industries lithiques: l'extension maximale de la forêt coïncide avec la seconde moitié de l'âge de la Pierre Récent (fin Lupembien et Tshitolien) dont tous les sites étaient alors englobés dans la forêt mais le début du Lupembien et l'âge de la Pierre Moyen sont contemporains de la période sèche, avec dominance de forêt claire et de savanes boisées.

Et avant? Il semble que cette période ait été précédée d'un Interglacial chaud et humide (125 000 à 75 000 BP) avec une très large extension de la forêt dense, correspondant probablement à l'industrie acheuléenne (cf. CLARK, 1980: 45-56). Dans ces conditions, il est possible que les *Homo erectus* ayant taillé les outils trouvés en Haute Sangha, aient vécu dans la forêt tropicale...

Pour faire encore un saut dans le temps, j'aimerais rappeler la trouvaille, dans les couches datées de près de 3 millions d'années dans la vallée de l'Omo (Ethiopie), de plusieurs noyaux fossiles d'un arbre actuellement rigoureusement forestier, *Antrocaryon aff. micraster* (Anacardiaceae). Ces fruits sont présents dans des couches contemporaines des premiers Hominidés (*Australopithecus robustus*). Ils indiquent, en même temps que les pollens et la paléofaune, l'existence d'une végétation liée à un climat beaucoup plus humide que l'actuel (savane arborée à forêt galerie?), ainsi que celui qui suivit puisqu'une tendance à l'aridité se manifesta dès 2,2 millions d'années (BONNEVILLE et LETOUZEY, 1975). Cette galerie de la vallée de l'Omo était-elle reliée au bloc forestier congolais? Quelle influence ce climat humide a-t-il eue sur le comportement des premiers hommes? Nous n'en savons rien encore.

CONCLUSION

Ainsi, en remontant de proche en proche pendant trois millions d'années, on a le sentiment que la forêt dense humide a toujours été présente dans l'histoire de l'Homme. Elle n'est pas un milieu vierge, barrière infranchissable qui n'aurait été pénétrée que dernièrement. Qu'étaient les hommes qui y vécurent, qu'y faisaient-ils, dans quelle mesure modifièrent-ils le milieu forestier? Autant de questions sans réponse, et elles resteront certainement longtemps telles! Mais ce que nous devons garder présent à l'esprit, c'est que le *facteur humain* n'est pas une nouveauté dans la forêt du bassin congolais.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLAN (W.), 1965. — *The African Husbandman*. Oliver and Boyd, Paris, 506 p.
- AROM (S.) et THOMAS (J. M. C.), 1974. — Les Limbo, génies du piègeage, et le monde surnaturel des Ngbaka-Ma'bo (R. C. A.). SELAF, Paris, 153 p.
- BAHUCHET (S.), 1978. — Les contraintes écologiques en forêt tropicale humide: le cas des Pygmées Aka de la Lobaye. *J. Agric. Trad. Bot. Appl.*, Paris, XXV-4:257-285.
- 1979. — Utilisation de l'espace forestier par les Pygmées Aka, chasseurs-cueilleurs d'Afrique Centrale. *Inf. Sc. Soc.*, Londres, 18-6:999-1019.
- (ed.), 1979. — Pygmées de Centrafrique: ethnologie, histoire et linguistique. SELAF, Paris, 180 p.
- 1982. — Une société de chasseurs-cueilleurs et son milieu de vie: les Pygmées Aka de la forêt centrafricaine. Thèse de 3^e cycle, MNHN-EHESS, Paris, 650 p. ronéo.
- BAHUCHET (S.) et HLADIK (C. M.), 1981, 1982. — Rapports de deux missions en Lobaye (R.C.A.), CNRS, ronéo.
- BAHUCHET (S.) et GUILLAUME (H.), 1979. — Relations entre chasseurs-collecteurs Pygmées et agriculteurs de la forêt du N.O. du bassin congolais. In: BAHUCHET (ed.), pp. 109-139.
- BAHUCHET (S.) et THOMAS (J. M. C.), 1980. — Conservation des ressources alimentaires en forêt tropicale humide: chasseurs-cueilleurs et proto-agriculteurs d'Afrique Centrale. Colloque sur la conservation des aliments (Levroux), 18 p. ronéo.
- BARNARD (A.), 1979. — Kalahari bushman settlement patterns. In: BURNHAM and ELLEN (eds.), *Social and ecological systems*. Academic Press, London, pp. 131-144.
- BARRAU (J.), 1972. — Culture itinérante, culture sur brûlis, culture nomade, écobuage ou essartage? un problème de terminologie agraire. *Etudes rurales*, Paris, n° 45:99-103.
- BAYLE DES HERMENS (R. DE), 1975. — Recherches préhistoriques en R.C.A. Klincksieck, «Recherches Oubanguiennes», 343 p.
- 1980. — Préhistoire de l'Afrique Centrale (I). In: *Histoire Générale de l'Afrique*, UNESCO, Paris, Vol. 1, pp. 561-580.
- BONNEFILLE (R.) et LETOUZEY (R.), 1976. — Fruits fossiles d'*Antrocaryon* dans la vallée de l'Omo (Ethiopie). *Adansonia*, Paris, 16-1: 65-82.
- BOUQUIAUX (L.) (ed.), 1980. — L'expansion bantoue. SELAF, Paris, Vol. II, pp. 295-606; Vol. III, pp. 607-848.
- BOUQUIAUX (L.) et THOMAS (J. M. C.), 1980. — Le peuplement oubanguien. In: BOUQUIAUX (ed.), pp. 807-824.
- CAHEN (D.), 1980. — Early human occupation of african savanna environments. In: HARRIS (ed.), *Human ecology in savanna environments*. Ac. Press, London, pp. 41-71.
- COURSEY (D. G.), 1976. — The origins and domestication of yams in Africa. In: HARLAN, DE WET and STEMLER (eds.), *Origins of african plant domestication*. Mouton, La Haye, pp. 383-408.
- DAVID (N.), 1980. — Early bantu expansion in the context of central african prehistory: 4000-1 BC. In: BOUQUIAUX (ed.), pp. 610-647.
- DAVID (N.) et VIDAL (P.), 1977. — The Nana-Modé village site and the prehistory of the Ubanguian-speaking peoples. *West Afric. J. Archeol.*, Ibadan, n° 7: 17-56.

- GOUROU (P.), 1953. — Les pays tropicaux. Principes d'une géographie humaine et économique. PUF, Paris, 200 p.
- HAUDRICOURT (A. G.), 1964. — Nature et culture dans la civilisation de l'igname: l'origine des clones et des clans. *L'Homme*, Paris, IV-1, pp. 93-104.
- JOHNSTON (B. F.), 1958. — The staple food economics of western tropical Africa. Food Research Inst. (Stanford Univ.), 306 p.
- KAZADI (N.), 1981. — Méprisés et admirés: l'ambivalence des relations entre les Bacwa (Pygmées) et les Bahemba (Bantu). *Africa*, London, 51-4 : 836-847.
- LEE (R. B.), 1979. — The !Kung San: men, women and work in a foraging society. Cambridge Univ. Press, 526 p.
- LEE (R. B.) and DE VORE (I.), eds., 1976. — Kalahari hunter-gatherers. Harvard Univ. Press, 406 p.
- LIVINGSTONE (D. A.) and VAN OER HAMMEN (T.), 1979. — Paléogéographie et paléoclimatologie. In: Ecosystèmes forestiers tropicaux, UNESCO, Paris, pp. 62-73 (Afrique).
- MARTIN (P. M.), 1972. — The external trade of the Loango coast, 1576-1870. Oxford Univ. Press, 193 p.
- MOEYERSONS (J.) et ROCHE (E.), 1977-1978. — Evolution paléogéographique et phytosociologique en Afrique Centrale durant le pléistocène supérieur. *Etudes d'Histoire Africaine*, Kinshasa, IX-X : 37-48.
- NOTEN (F. VAN) et al., 1980a. — Préhistoire de l'Afrique centrale (II). In: Histoire Générale de l'Afrique, UNESCO, Paris, Vol. I, pp. 581-600.
- NOTEN (F. VAN), CAHEN (D.) et DE MARET (P.), 1980b. — L'Afrique Centrale. In: Histoire Générale de l'Afrique, Vol. II «Afrique ancienne», pp. 673-693.
- OLIVER (R.) and FAGAN (B. M.), 1978. — The emergence of bantu Africa. In: FAGE (ed.), The Cambridge History of Africa, Vol. II, pp. 342-409.
- OMI (G.) and KATO (Y.), 1982. — Paleolithic implements in Cameroon. In: KADOMURA (ed.), Geomorphology and environmental changes in the forest and savanna Cameroon, Hokkaido Univ., Sapporo, *Labo. Fundamental Research Special. Publ. n° 2* : 105-127.
- ROCHE (H.), 1980. — Premiers outils taillés d'Afrique. Société d'Ethnographie, Paris, coll. «Afrique ancienne», 264 p.
- SAUTTER (G.), 1966. — De l'Atlantique au fleuve Congo; une géographie du sous-peuplement. Mouton, Paris, 2 vol., 1102 p.
- SIGAUT (F.), 1975. — L'agriculture et le feu. Rôle et place du feu dans les techniques de préparation du champ de l'ancienne agriculture européenne. Mouton, Paris, 320 p.
- THOMAS (J. M. C.), 1963. — Les Ngbaka de la Lobaye; le dépeuplement rural chez une population forestière de la République Centrafricaine. Mouton, Paris / La Haye, 494 p.
- 1979. — Emprunt ou parenté? A propos des parlers de populations forestières de Centrafrique. In: BAHUCHET (ed.), pp. 141-169.
- VANSINA (J.), 1962. — Long-distance trade-routes in Central Africa. *J. African History*, Cambridge, III-R : 375-390.
- VIDAL (P.), 1982. — Tazunu, Nana-Modé, Toala ou: de l'archéologie des cultures africaines et centrafricaines et de leur Histoire Ancienne. Bangui, 150 p.
- WOODBURN (J.), 1968. — An introduction to Hadza ecology. In: LEE and DE VORE (eds.), *Man the Hunter*, Aldine, Chicago, pp. 49-55.
- 1970. — Hunters and gatherers; the material culture of the nomadic Hadza. British Museum, London, 60 p.

**HISTOIRE ET MILIEU:
QUELQUES REMARQUES SUR LES DIFFÉRENTS TYPES D'INSERTION DE
L'HOMME DANS LE MILIEU EN GUYANE**

Pierre GRENAND

Programme ORSTOM, INPA CP 478, 69000 Manaus, Brésil.

SUMMARY

The historical conditions for the genesis of the shifting cultivation performed by Amerindians are reviewed. Before the European settlements in Guyanas, the historical events had no important effects upon the relationships between man activities and environment.

Agriculture by slash and burn methods represented 40 to 50 per cent of the nutritional resources, but animal proteins capture (hunting and fishing) was socially valorized.

With the Europeans arrival, agriculture became not only the basis for substance of permanent settlements, but overall the sources for commercial products. After a period of fighting for land owning, especially near the coast, the soils have been cultivated with indian methods, but only around the permanent centers for administrative and military purposes. The conditions of the man actions upon the environment suffer then a drastic change.

The creole type of agriculture is still dependent of economical orientation and space occupation which are external to it.

This arises the question of the future patterns for a self-centred economy, giving up the ideology of a continuous progress and growing.

Les quelques remarques qui vont être ici jetées sur le papier voudraient prendre en compte dans une région donnée plusieurs idées-force propres aux recherches d'anthropologie et d'écologie humaine contemporaines. Ces idées me semblent d'autant plus importantes qu'elles questionnent fortement certains thèmes de recherche des sciences naturelles:

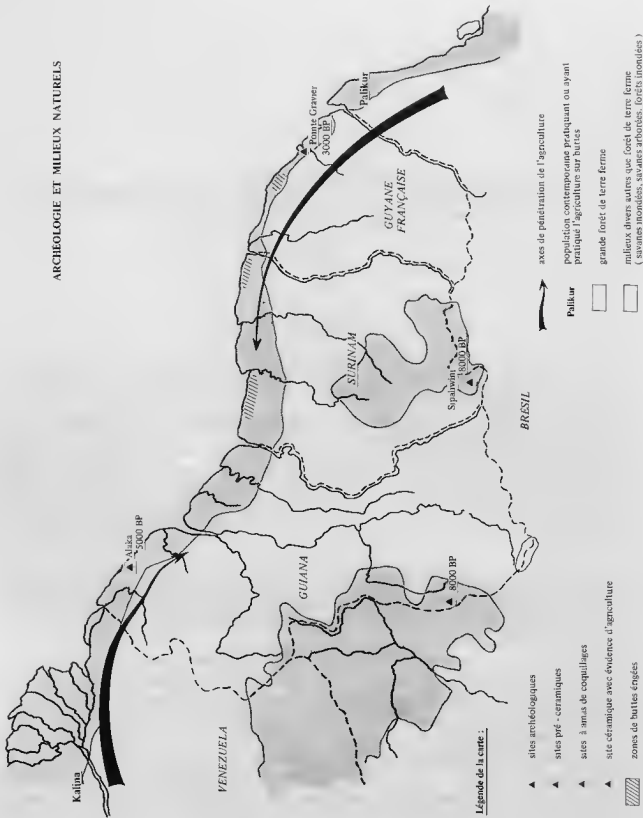
— Y a-t-il un *nombre fini* de types d'exploitation du milieu en forêt amazonienne?

— Quel est l'impact sur la transformation des milieux naturels des processus historiques auxquels furent soumises les sociétés humaines? Autrement dit, dans quelle mesure les avatars historiques influent-ils sur les choix de type d'exploitation du milieu? Dire que les facteurs historiques influent est une évidence, comprendre les processus par lesquels les sociétés les prennent en compte est déjà moins simple.

— En termes idéologiques, comment les sociétés humaines vivent-elles la pénurie ou l'abondance? Une société peut paraître — quantitativement — vivre dans l'abondance et se sentir, nonobstant, dans la pénurie.

Le propos de ce papier n'est pas d'apporter une réponse à ces questions capitales, mais de les tenir toujours présentes à l'esprit, comme toile de fond théorique, au cours d'une discussion sur les différents types d'agriculture sur brûlis en Guyane.

ARCHEOLOGIE ET MILIEUX NATURELS



I. — PEUPELEMENT DE LA FORÊT ET DIFFUSION DE L'AGRICULTURE: GENÈSE DE L'ABATTIS AMÉRINDIEN

Les connaissances archéologiques actuelles, certes encore limitées, amènent à penser que l'homme dans les Guyanes s'est d'abord fixé soit dans les savanes de l'intérieur, tels les chasseurs du Sipaliwini, datés entre 7000 et 10000 BP (BUBBERMAN, 1977), soit dans les zones côtières, tels les collecteurs de coquillages d'Alaka, datés entre 5000 et 6000 BP (EVANS et MEGGERS, 1978). La forêt aurait donc constitué un repoussoir ou, pour le moins, une zone non attrayante.

Quant aux preuves de l'existence de l'agriculture dans les Guyanes, elles sont datées à plus de 2000 BP (3000 si l'on inclut la région du delta de l'Orénoque) (BUBBERMAN, 1977; TURENNE, 1973). Les sites sont bien localisés dans une zone boisée, mais toujours à proximité soit de l'océan et d'estuaires, soit au contact forêt/savane¹. Il semble que l'agriculture ait pénétré en suivant la côte, d'abord par l'ouest, puis par l'est, venant du bas Amazone.

Compte tenu de ces remarques, nous pouvons postuler que l'agriculture s'est d'abord adaptée à des milieux naturels particuliers: îlets boisés au milieu des marécages, lisière de forêt au contact de la savane, «choix» sur lesquels nous reviendrons plus avant.

Cette sélection de zones nécessairement limitées aurait entraîné rapidement de relativement fortes concentrations de population, ce qui pourrait expliquer l'apparition, à côté d'une agriculture de terre ferme liée à la pratique du brûlis, d'une agriculture sédentaire sur buttes de tailles très variables. Toutes ces agricultures étaient centrées sur une dominante d'espèces à tubercules (manioc, ignames — *Dioscorea trifida* surtout — et patates douces). C'est vers 1100 BP (BUBBERMAN, 1977) que l'on peut situer l'épanouissement de ces civilisations.

L'existence côte à côte dans une même zone de deux types d'agriculture est un fait qui mériterait d'être approfondi. Toujours est-il que l'actuel grand nombre de clones de plantes à tubercules (manioc, mais aussi plantes d'importance aujourd'hui secondaire comme l'igname ou la patate douce) cultivé par les Amérindiens des Guyanes et d'Amazonie peut être interprété comme une évidence de l'antiquité de pratiques sédentaires et d'une agriculture ayant eu un rôle dominant dans les activités de subsistance.

Pour revenir plus proprement à notre problème de diffusion, ce ne serait qu'entre 1100 BP et l'arrivée des Européens vers 1550, que l'hinterland forestier des Guyanes aurait vu se généraliser la pratique de l'agriculture sur brûlis.

Les traditions orales de certaines populations amérindiennes actuelles de l'intérieur (Wayana, Tirio) font référence à l'introduction récente de l'agriculture par des groupes de migrants (FRIKEL, 1958; GRENAND, 1982). Par ailleurs, nulle part dans le plateau des Guyanes, l'agriculture sur brûlis ne domine, au point de reléguer pêche, chasse et cueillette au rang d'activités d'appoint (GRENAND et GRENAND, 1979). Pour toutes ces populations, s'il est quantitativement évident que les produits agricoles occupent une place essentielle dans la subsistance (de l'ordre de 40 à 50 % des produits consommés), idéologiquement, cette part essentielle est au contraire centrée sur la capture des protéines animales. Leur itinérance est donc fondamentalement liée à la diminution des rendements d'un territoire où sont pratiquées par ordre d'importance décroissante, chasse, pêche et cueillette, l'épuisement des sols avec des densités de 0,3 habitants/km² (hier comme aujourd'hui) étant virtuellement impossible...

Dans la zone côtière, s'il est certain que les civilisations des buttes érigées avaient disparu à l'arrivée des Européens, leur mode d'organisation de l'espace leur a, à mon sens, largement survécu. En effet, les populations amérindiennes de ces régions se sont trouvées, et se trouvent toujours, sans que nous traitions trop longuement des causalités, dans l'obligation d'exploiter les protéines de milieux riches saisonnièrement et limitées géographiquement: marais inondables, frange côtière. L'agriculture s'est littéralement moulée dans ce

¹ Il est à noter que l'apparition de l'agriculture dans le bassin amazonien intervient approximativement au cours du retour offensif de la forêt après la dernière sécheresse du Quaternaire calée entre 4000 et 2500 BP (MEGERS, 1976; HAFFER, 1969).

limitées géographiquement : marais inondables, frange côtière². L'agriculture s'est littéralement moulée dans ce schéma, prenant à son tour une importance capitale et favorisant sans aucun doute des densités de populations plus importantes (jusqu'à 9,5 habitants/km² selon DENEVAN, 1976) que dans l'hinterland forestier. Le souvenir de l'utilisation récente de buttes chez les Palikur et leur survivance chez les Kaliña du Venezuela constituent autant de preuves de la persistance de l'interpénétration des deux systèmes agricoles (DENEVAN et SCHWERIN, 1978; GREHAND, 1981).

La raréfaction de l'agriculture sur buttes est à mettre au compte de la baisse démographique catastrophique des populations amérindiennes dont l'agriculture sur brûlis a peu à peu suffi à couvrir les besoins alimentaires.

En définitive, ce qui caractérise ces systèmes agricoles amérindiens, c'est :

- qu'ils soient dominants ou non, leur adaptation souple aux autres activités de subsistance;
- l'interpénétrabilité des systèmes en présence.

Dans tout cela cependant, la relation homme/milieu est influencée et non pas dominée par les accidents historiques. Observons maintenant une situation radicalement inverse.

II. — DU SYSTÈME DE PLANTATION À L'« ABATTIS CRÉOLE »

Les Européens arrivent dans les Guyanes au début du XVI^e siècle, mais pendant 120 ans, les tentatives de colonisation seront rares et toutes soldées par des échecs, cependant que la région (côtière uniquement) sera considérée comme une zone de traite commerciale. Ce n'est que vers 1630 que les nations de l'Europe du Nord-Ouest (ici Français, Hollandais et Anglais) vont fonder sur la côte des *colonies agricoles durables*.

Il est intéressant de noter que c'est dans *cette zone côtière* et lors de *cette phase du contact* qu'il y aura une lutte acharnée entre Amérindiens et Européens en raison du nouvel enjeu : la terre. Ces conflits ne se reproduiront plus lors de la pénétration dans l'intérieur à partir du XVIII^e siècle, car les Européens ne cesseront plus d'y être à nouveau des gens de passage.

Cette digression nous aura permis d'entrevoir, derrière le conflit pour la possession du sol, un nouveau monde d'exploitation : en l'occurrence, une agriculture intensive dont les buts étaient le ravitaillement partiel de colonies de peuplement, mais surtout la commercialisation. Cette commercialisation des produits tropicaux fut, rappelons-le, l'un des maillons essentiels du colbertisme. La dernière caractérisation du système, et non des moindres, fut l'introduction d'une population servile africaine.

S'il réalisa ses objectifs dans les Antilles et une partie de la Guyane hollandaise par exemple, le système de plantation aboutit ailleurs, comme en Guyane française, à une toute autre réalité. Ici, on n'obtiendra jamais les productions attendues, ce qui affectera en seconde main le réapprovisionnement en esclaves et amènera les petits planteurs et leurs esclaves (la moyenne était, selon JOLIVET, 1979, de 10 à 15 esclaves par habitation en Guyane) à consacrer l'essentiel de leurs efforts à la survie.

A cette fin, esclaves noirs et maîtres blancs, quoique totalement séparés par leur condition sociale, adopteront pourtant ensemble l'agriculture sur brûlis sur les « terres hautes ».

Pourtant, même si l'essentiel des techniques est amérindien, de même que les espèces cultivées, les composantes sociologiques se différencient fondamentalement de cet apport autochtone³.

En effet, qu'il s'agisse de l'abattis vivrier du planteur, du « samedi-nègre » réservé à l'esclave pour jardiner et assurer ainsi son ravitaillement, ou même qu'il s'agisse des petites parcelles octroyées parfois aux esclaves pour leur assurer un pécule, toutes ces exploitations sont, *par essence*, incluses dans un processus de commercialisation : l'abattis vivrier et le « samedi-nègre » permettent au maître de faire l'économie d'achats de vivres, voire de vendre un surplus; les abattis des esclaves les amènent idéologiquement à participer

² Pour les premiers, migrations d'oiseaux (Anatidés) et asséchement estival favorisant la concentration des poissons et tortues d'eau douce; pour la seconde, migrations de poissons (Siluridés, Mugilidés) et de Chéloniens (grandes tortues marines).

³ L'analyse du système de plantation et de sa transformation en habitation a été minutieusement élaborée par M. J. JOLIVET divers travaux (1972, 1979, 1982) que nous repreneons ici... pour en tirer des conclusions un peu différentes.

à l'économie du marché, puisque la moindre et très relative aisance, ou plutôt autonomie, passait nécessairement par la vente de surplus agricoles.

A cette orientation économique plaquée sur la nécessité de subsistance, vient s'ajouter une relative fixation des terroirs sur des critères totalement différents de ceux des Amérindiens : postes militaires proches, possibilités de communiquer avec la ville par la mer, proximité obligatoire des grandes plantations...

Ces caractéristiques vont peser d'un poids très lourd sur ce qu'on appelle aujourd'hui «*abattis créole*» (CAPUS et GELY, 1980) ou «*habitation créole*» (JOLIVET, 1979).

Ce type d'exploitation naît spontanément en 1848 et se caractérise par l'apparition presque immédiate d'un habitat dispersé, le lien majeur unissant les habitants d'un «*quartier*» (ou région) étant l'entraide collective dite «*mahury*». Cette dispersion reste cependant liée aux centres définis ci-dessus.

Pendant une première période d'une quarantaine d'années, on assistera à un glissement net vers une stricte autosubsistance, chasse, pêche et cueillette devenant une part importante du système. Bien que l'on manque de documents, le peu qui nous est parvenu prouve cependant que la vente de surplus n'avait pas cessé et que par ailleurs le désir de la propriété n'était pas absent des préoccupations des habitants.

C'est aussi pendant cette période que des pratiques agricoles spécifiquement créoles sont probablement mises au point comme les «*abattis-marécages*» réservés aux *Colocasia* ou les «*jardins*», véritables petits systèmes agro-forestiers entourant les habitations.

La ruée vers l'or, commencée en gros vers 1870, va bloquer la progression du système vers l'autonomisation et réorienter totalement la population créole vers l'économie monétaire, soit par la participation directe des hommes à la quête de l'or, soit par la création de réseaux commerciaux lucratifs, soit encore (cas limité à la commune de Ouanary) par la commercialisation massive de farine de manioc destinée aux placers.

A partir de cette période également, le «*bourg*» va prévaloir sur l'habitation isolée et oblitérer considérablement le libre-choix des zones cultivables. Il est cependant juste de dire que l'«*abattis créole*» n'aboutit jamais à une situation dramatique de «*terminal shifting cultivation*» (DENEVAN, 1978), quoique les conditions économiques aient été apparemment réunies. A mon sens, plusieurs facteurs intervinrent alors : la faiblesse démographique sous-tendant elle-même la faiblesse de la demande en produits agro-alimentaires, et le remplacement des produits locaux par des produits importés.

L'agriculture devint peu à peu pour la population créole à la fois une activité de repli, conservant indubitablement un fort parfum de liberté, et une activité où il est impossible de faire fortune... D'où, paradoxalement son maintien après la fin de la période de l'or, la population ne pouvant tout de même pas être dans son entier absorbée par le secteur tertiaire...

III. — CONCLUSION «*ABATTIS*» ET CHOIX DE SOCIÉTÉ

Il est donc certain, et le cas de la Guyane est ici particulièrement éclairant, que :

— le milieu naturel de la forêt équatoriale n'a toléré qu'un nombre restreint de systèmes agricoles, et ce, quel que soit le type de société qui les mettait en œuvre ;

— l'adéquation ou l'inadéquation des types de société aux systèmes agricoles est un facteur évolutif essentiel.

L'agriculture amérindienne nous est apparue comme étant profondément intégrée dans la société et son écosystème. En revanche, l'agriculture créole, en dépit d'une forte adaptabilité (CAPUS et GELY, 1980 ; BOYE, 1982) reste fondamentalement conditionnée par des orientations économiques et une occupation de l'espace qui lui sont extérieures.

Cette dichotomie, que l'on peut qualifier de dramatique puisqu'elle laisse les hommes meurtris, devrait amener à méditer, à une époque où l'on parle de plus en plus d'économie auto-centrée, d'abord sur le concept de développement, et conséquemment, sur les choix de sociétés qu'impliquent les agricultures dites

traditionnelles, qu'elles soient sur brûlis ou non.

Cela ne peut passer, à mon sens, que par l'abandon des notions de croissance et des idéologies de progrès. Par quels processus?

BIBLIOGRAPHIE

- BOYE (C.), 1982. — Contribution à la connaissance d'une commune rurale isolée de la Guyane française: Saint Georges de l'Oyapock. Mémoire de l'Institut supérieur technique d'Outre-Mer, Le Havre, 229 p.
- BUBBERMAN (R. F. C.), 1977. — Préhistoire. In *Encyclopaedia van Surinam*, Leiden, pp. 506-515.
- CAPUS (F.) et GÉLY (A.), 1980. — Agriculture de Saül en Guyane française: occupation dans l'espace et le temps. DEA, Université Paul Sabatier, Toulouse, 74 p.
- DENEVAN (W.), 1976. — The aboriginal population of Amazonia. In *The Native Population of the Americas, in 1492*. Wisconsin Univ. Press, pp. 205-234.
- 1978. — The causes and consequences of shifting cultivation in relation to tropical forest survival. In *The role of geographical research in Latin America*, Conference of Latin Americanist Geographers, Publ. n° 7, Muncie, pp. 69-91.
- DENEVAN (W.) et SCHWERIN (K.), 1978. — Adaptive strategies in Karinya subsistence, *Anthropologica*, 50: 3-91, Caracas.
- GRÉNAND (F.), 1972. — L'art et les techniques culinaires des indiens Wayäpi de Guyane française. *Archives et documents*, Micro-édition, n° 72.031.36. Institut d'ethnologie, Paris, 201 p.
- GRÉNAND (P.), 1981. — Agriculture sur brûlis et changements culturels: le cas des indiens Wayäpi et Palikur de Guyane. *JATBA*, XXVIII: 23-31.
- 1982. — Ainsi parlaient nos ancêtres: Essai d'ethnohistoire wayäpi. *Travaux et documents*, n° 148; ORSTOM, Paris, 408 p.
- GRÉNAND (P.) et GRÉNAND (F.), 1979. — Les Amérindiens de Guyane française aujourd'hui: éléments de compréhension. *JSA*, t. LXVI: 361-382, Paris.
- HAFFER (J.), 1974. — Avian speciation in Tropical South America. Cambridge, Mass.
- JOLIVET (M. J.), 1972. — Ouanary, commune ou communauté? ORSTOM, Cayenne, 109 p.
- 1979. — Les habitations. Planche 19 In *Atlas de la Guyane*, Atlas des départements d'Outre-Mer, n° IV. CNRS-ORSTOM, Paris.
- 1982. — La question créole: essai de sociologie sur la Guyane française. *Mémoires*, n° 96, ORSTOM, Paris, 502 p.
- MEGERS (B. J.), 1976. — Vegetation fluctuation and prehistoric cultural adaptation in Amazonia: some tentative correlations. *World Archeology*, vol. 8, 3: 287-303.
- MEGERS (B. J.) et EVANS (C.), 1978. — Lowland South America and the Antilles. In *Ancient Native Americans*, J. D. JENNINGS (ed.), W. H. Freeman and Co., San Francisco, pp. 543-591.
- TURENNE (J. F.), 1973. — Le gisement de Pointe Gravier (Guyane française). 5^e Congrès international d'Etudes précolombiennes des Petites Antilles, Antigua, 8 p.

POLITIQUE, DÉVELOPPEMENT ET AMÉNAGEMENT FORESTIERS DANS LES FORÊTS TROPICALES HUMIDES

R. G. FONTAINE

15 bis rue d'Abondance, 74500 Evian-les-Bains.

SUMMARY

Forest policy, development and management in humid tropical zones are dealt with. An attempt is made to quantify the importance and role of humid tropical forests and the prospects for the rest of this century; in this connection future forest clearing and tropical timber demand is discussed. Outlines of forest policies in the tropics, by tropical countries participating in international projects are discussed; particularly: monitoring of forest resources, exchange of information on long lease contracts for forest exploitation, research on the ecological impact of human interventions in humid tropical forest ecosystems, improvement of knowledge of tropical timber market, etc... Finally some views on the role of forestry in the economic and social growth of developing countries and the basic features of forest management planning are given.

I. — INTRODUCTION

1) Depuis des temps très reculés, des populations humaines vivent dans les forêts tropicales humides ou à leurs limites, et en exploitent les produits. Les relations de l'homme et de la forêt tropicale humide ont fait l'objet de nombreuses réflexions de la part de différents auteurs, mais il ne semble pas qu'une doctrine claire en ait résulté quant à leur utilisation. Les populations de chasseurs collecteurs ou d'agriculteurs nomades qui les parcourent, ont fait l'objet d'études de cas, et la mise en valeur des forêts tropicales humides pour le développement des pays de la zone ou pour l'approvisionnement en bois d'œuvre et d'industrie des pays développés, est l'objet actuellement de nombreuses études économiques, sociales et écologiques, mais se heurte à l'insuffisance de données, de recherches et d'institutions appropriées. Cette situation s'explique par la complexité de la forêt, le caractère aléatoire de sa régénération, une certaine «instabilité» et peut-être aussi la pauvreté de ses sols en général compensée par des mécanismes de stockage des matières nutritives.

2) Avant de donner les principales orientations actuelles des politiques forestières et des plans de développement des pays tropicaux humides, il est nécessaire pour mieux appréhender l'importance du problème, de rappeler quelques chiffres concernant la situation et les tendances des surfaces forestières tropicales humides ainsi que le rôle et les fonctions de ces surfaces boisées.

II. — L'IMPORTANCE ET LES FONCTIONS DES FORÊTS TROPICALES HUMIDES

1) Les forêts tropicales denses qui comprennent essentiellement les forêts tropicales humides, représentent 1200800 ha dont 886 millions de forêts productives. A ceci s'ajouteraient quelque 239 millions d'hectares

à l'état de jachère forestière qui ont été parcourus par l'agriculture itinérante. Ces forêts productives ont un matériel sur pied par hectare de 150 à 350 m³ en Afrique, de 150 à 180 m³ en Amérique et de 260 à 320 m³ en Asie.

2) Les perspectives d'avenir sont données par la déforestation moyenne annuelle dans les formations forestières denses pour créer des terrains de culture et d'élevage, et les reboisements. La déforestation annuelle qui était de 7,3 millions d'hectares de 1976 à 1980 augmenterait pour atteindre 7,5 millions d'hectares de 1981 à 1985. De 1980 à 2000, ce rythme de destruction devrait se ralentir, la plupart des zones les plus peuplées ayant été converties à des utilisations non forestières. Face à ces déboisements, les reboisements sont de l'ordre de 1,1 million d'hectares par an.

3) Les fonctions de la forêt tropicale humide sont multiples et ont été décrites par de nombreux auteurs. Elles se traduisent par de nombreuses utilisations qui vont de la chasse, de la pêche et de la cueillette de fruits et racines comestibles à l'exportation industrielle des bois, en passant par l'agriculture itinérante et les plantations. Il faut aussi mentionner le rôle sur la conservation des sols et des eaux et son rôle moins connu sur le bilan thermique, le CO₂, la nébulosité, et le climat global et local. Etant donné le rôle que jouent l'exploitation forestière et les industries du bois sur la croissance économique et sociale des pays tropicaux en voie de développement, comme nous le verrons plus tard, nous dirons quelques mots ici de la consommation et la production des bois d'œuvre.

4) D'après les études de la FAO, la consommation annuelle passera à 1326 millions de m³, en équivalent de bois rond, en 1975 à 2085 millions de m³ en l'an 2000, soit une augmentation de 57 % en 25 ans. La part des pays en développement passera dans le même temps de 193 millions de m³ à 365 millions de m³, soit une augmentation de 89 % en 25 ans. Ces chiffres ne comprennent pas la consommation de bois à pâte et de bois de feu. Dans cette hypothèse, la production des grumes tropicales devrait passer de 111 millions de m³ à 236 millions en 25 ans, c'est-à-dire qu'elle devrait plus que doubler. Il est prévu que cette augmentation de 125 millions de m³ serait absorbée pour 2/3 environ par le marché local ou régional et pour 1/3 environ par le marché d'exportation, c'est-à-dire par les pays développés traditionnellement importateurs de bois tropicaux auxquels s'ajouteraient probablement la Chine et l'Union soviétique et les pays à économie planifiée de l'Est européen.

5) L'étude de la FAO conclut que les estimations et projections jusqu'à l'an 2000, montrent que la consommation de bois rond d'œuvre destinée à la transformation dans les pays en développement à économie de marché devrait presque tripler, de même que les besoins en grumes tropicales (73 millions de m³ en 1975 et 194 millions en l'an 2000). Le commerce net de grumes tropicales devrait se maintenir au niveau actuel (38 millions de m³ en 1975 et 42 millions en l'an 2000). En ce qui concerne le bois transformé, le commerce net des pays en développement à économie de marché devrait passer de 14 millions de m³ en 1975 à 49 millions de m³ (équivalent de bois rond) en l'an 2000.

III. — POLITIQUE, DÉVELOPPEMENT ET AMÉNAGEMENT FORESTIERS

1) Les pays ont en général des politiques forestières qui définissent en termes généraux les objectifs et précisent le cadre institutionnel pour les atteindre. Elles se traduisent par des plans de développement ayant un horizon bien précis et des objectifs qualitativement et quantitativement bien définis et indiquant les moyens pour les atteindre. Enfin, le plan comprend un certain nombre de projets dont le financement est quelquefois assuré par des organismes internationaux.

2) Il n'est pas facile dans un si court exposé de formuler ces politiques forestières de tous les pays tropicaux. Tout d'abord, de nombreux grands pays tropicaux, comme le Brésil ou le Nigéria, ont des parties importantes

qui ne sont pas dans les tropiques humides. Ensuite, parce qu'elles peuvent être complètement différentes, compte tenu des différences dans la richesse forestière et la densité démographique. C'est ainsi que le Gabon qui est très richement doté en forêts mais n'a qu'une faible population, axe toute sa politique forestière sur l'accessibilité des forêts et sur le «transgabonais» qui devrait permettre l'exploitation économique des forêts les plus éloignées de la côte. De son côté, la Malaisie, qui a une forte densité démographique, définit un domaine forestier permanent et aménage et exploite les autres forêts en vue d'une conversion progressive à l'agriculture selon un calendrier bien établi.

3) Quoi qu'il en soit, on peut dire que les politiques forestières actuelles se traduisent en général par un inventaire permanent des ressources forestières, par la mise en place d'une administration souvent très décentralisée et d'institutions de formation, de recherche et de financement, et par la définition d'objectifs très généraux. Les points forts de ces politiques apparaissent dans l'intérêt que portent les pays tropicaux à l'examen de certains problèmes par certains organismes internationaux qui traitent des forêts tropicales. C'est ainsi qu'ils participent :

a) dans le cadre du PNUÉ (et de la FAO) à un inventaire permanent des ressources forestières et à la mise au point des méthodes de surveillance de ces ressources, ainsi qu'à l'étude de l'impact des interventions humaines sur l'environnement ;

b) dans le cadre de la FAO à des échanges d'informations sur la planification de l'utilisation rationnelle qui permettent de déterminer les terres forestières susceptibles d'être converties à l'agriculture et d'optimiser les fonctions productrices, protectrices et sociales de la forêt ; sur l'aménagement, l'enrichissement et le reboisement des terres forestières tropicales ; sur l'amélioration de l'agriculture itinérante ; sur l'amélioration du cadre institutionnel (y compris les concessions). En ce qui concerne les concessions, il convient de signaler qu'actuellement plus de 100000000 ha en font l'objet.

c) dans le cadre de l'UNESCO à la création de Réserves de la Biosphère et à des recherches (projet MAB 1) dans différentes stations, sur les effets écologiques des interventions humaines croissantes sur les écosystèmes forestiers tropicaux ;

d) dans le cadre du BIT (et de la FAO) à des cours de formation des ouvriers forestiers ;

e) dans le cadre de la CNUCED et de son programme intégré pour les produits, à plusieurs réunions sur les bois tropicaux dont le commerce international représentait en 1978, 7310 milliards de dollars. Ces réunions visent à l'élaboration d'un programme d'action comprenant notamment l'amélioration de la surveillance et de la connaissance du marché des bois tropicaux, et des mesures pour favoriser la transformation des bois d'œuvre tropicaux dans les pays producteurs eux-mêmes.

Il faudrait pour être complet citer d'autres problèmes traités par d'autres organismes internationaux, mais nous pensons avoir mentionné ici les plus importants.

4) La plupart des pays traduisent leurs politiques forestières par des plans de développement d'une durée de 5 à 10 ans qui s'intègrent aux plans nationaux de développement et doivent être cohérents avec les plans des autres secteurs. Au sujet de ces plans de développement, on fait habituellement deux observations. La première concerne le rôle que la forêt et les industries forestières peuvent jouer dans la croissance économique et sociale des pays tropicaux en développement pour les raisons suivantes :

a) le bois a des utilisations multiples à tous les stades du développement ; pour certains produits (papiers et cartons), une demande dynamique permet de rembourser rapidement le capital investi ;

b) la plupart des produits forestiers sont des biens intermédiaires et les industries forestières qui ont de fortes liaisons «amont» et «aval» avec d'autres secteurs de l'économie, peuvent avoir un effet direct sur le développement de ces autres secteurs ;

c) de nombreuses industries forestières sont faciles à établir. Elles demandent des technologies

relativement simples et souples, ne nécessitent pas d'énormes capitaux et peuvent fonctionner économiquement à petite échelle :

d) les industries forestières peuvent être établies avantageusement près de la ressource en bois et peuvent donc favoriser la dispersion de l'industrie et créer des pôles pour le développement dans les zones rurales, en facilitant aussi l'emploi et la distribution des revenus.

5) La deuxième observation concernant les plans de développement forestier est relative à leur souplesse. Sans perdre de vue les objectifs à long terme, il faut tenir compte de la situation particulière des pays tropicaux en développement où l'insuffisance de données, les aléas dans la régénération forestière et la faiblesse des institutions imposent une certaine souplesse dans la planification qui permet des ajustements au cours de la période prévue du plan, pour tenir compte des conditions ambiantes changeantes, ainsi que du risque et de l'incertitude qui s'attachent à toute modélisation de l'écosystème forestier tropical humide. La planification doit étudier non pas une solution, mais les différentes solutions pour faire face à des conditions changeantes.

6) Enfin, il n'y a pas de planification du développement, sous les Tropiques comme ailleurs, sans élaboration, évaluation et mise en œuvre de projets concrets. Ces projets porteront sur la conservation et l'aménagement des forêts naturelles, les plantations d'essences à croissance rapide, l'amélioration des communications et de l'exploitation forestière, l'aménagement de la faune sauvage et son utilisation rationnelle, la création d'industries forestières, etc... Bien entendu, plusieurs de ces projets peuvent être intégrés pour améliorer la rentabilité de l'ensemble. Nous ne parlerons ici que de l'aménagement des forêts tropicales humides qui reste le projet type puisqu'il traduit, au niveau du terrain et de l'entreprise, la politique et le plan de développement forestier.

7) L'aménagement des forêts tropicales mérite de nouvelles recherches car il ne peut être basé sur l'expérience et les connaissances acquises dans les forêts tempérées de l'Europe. Si on laisse de côté certaines contraintes épidémiologiques (transmission de maladies) et ergonomiques (pénibilité du travail entraînant un faible rendement), on est en face de contraintes biologiques et économiques caractéristiques de l'écosystème forestier tropical humide. Ces contraintes concernent la difficulté d'une stratification écologique et donc d'un parcellaire significatif; l'incertitude de l'échantillonnage de diagnostic prospectif et la difficulté de se référer à une forêt «normale»; la diversité spécifique qui pose des problèmes pour la conservation des ressources génétiques lors de l'exploitation; l'absence de données complètes sur la productivité et la difficulté de parler d'une «possibilité»; et la nature complexe des sols tropicaux avec leur mécanisme de stockage des matières nutritives et ses conséquences lors des défrichements et de l'exploitation forestière.

8) C'est donc en tenant compte de ces contraintes qu'il faudra organiser la production dans le temps et dans l'espace de la forêt, en biens et services, pour la satisfaction des besoins des populations et des industries. Ce plan devra comprendre un dispositif de recherche et de surveillance pour contrôler l'effet des interventions et permettre de procéder aux révisions et ajustements nécessaires. On estime que, pour des raisons économiques et écologiques, le plan devrait porter sur 100000 ha comprenant une réserve intégrale et des séries d'exploitation. L'exploitation elle-même, les enrichissements et les boisements devraient être inclus dans le plan d'aménagement. De tels plans devraient permettre, soit une gestion en régie directe par le service forestier, soit l'intervention d'un concessionnaire qui, sous la surveillance du service forestier, appliquerait le règlement d'exploitation pour une période donnée du plan.

CONCLUSION

Dans ce colloque sur les vertébrés et forêts tropicales humides et dans la section qui traite des forêts tropicales et de l'homme, nous avons voulu insister sur les perspectives d'avenir marquées par la croissance

démographique et l'augmentation correspondante des besoins en biens et services à satisfaire, et par la menace qui pèse sur la forêt. Ce n'est qu'en prenant en compte ces besoins et en essayant de les satisfaire par une utilisation rationnelle de la forêt que l'on peut espérer la sauver en raison des nombreux bénéfices tant directs qu'indirects qu'elle procure. Malgré les défrichements effectués ou en cours, et l'inquiétude souvent justifiée qu'elle suscite chez certains, on dispose encore d'une masse de manœuvre suffisante pour redresser la situation si des politiques réalistes sont appliquées. La création de réserves pour la recherche et la conservation des ressources génétiques et des séries d'exploitation bien aménagées pour servir de zones tampon à ces réserves, et fournir les biens et sources nécessaires aux populations et industries, la reconquête par la régénération naturelle ou le reboisement des zones défrichées qui ne sont pas susceptibles de porter une agriculture permanente, le contrôle de l'agriculture itinérante pour maintenir à un niveau convenable la durée de la jachère forestière, le développement des techniques agro-sylvicoles pour combiner peuplements forestiers, agriculture et élevage, et enfin l'intensification de l'agriculture dans les zones les plus favorables devraient permettre la satisfaction des besoins essentiels en biens et services et le maintien de l'équilibre de la biosphère.

BIBLIOGRAPHIE

- FAO, 1974. — An Introduction to planning forestry development. Rome.
- GIACOMINI (V.), 1976. — Uomini e Foreste. Academia Italiana de Scienze forestali. *Annale*, vol. 25, Florence.
- HUGUET (L.), 1982. — Recherche et Développement en matière de forêts denses feuillues tropicales dans le cadre du co-développement Nord-Sud. *Revue Bois et Forêts des tropiques*, 2^e trimestre 1982, Paris.
- LANLY (J. P.), 1982. — Les ressources forestières tropicales. Etude FAO: *Forêts*, n° 30. FAO, Rome.
- SCHMITHÜSEN (F.), 1976. — Les contrats d'exploitation forestière sur le domaine public dans les zones tropicales humides: pratiques, problèmes et tendances. FAO, Rome.
- UNESCO, 1978. — State of Knowledge report on tropical forest ecosystem. Paris.
- US National Research Council, 1978. — Aspects of Development in the humid Tropics, National Academy Press, Washington, D.C.
- WESTOBY (J. C.), 1963. — Les industries forestières dans la lutte contre le sous-développement économique. FAO, Rome.



Dépôt légal : Mars 1986

Photocomposition et maquette: SELAF, 5 rue de Marseille, 75010 Paris
Impression: Imprimerie Orientaliste, Klein Dalenstraat 42, B-3009 Winksele

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, Zoologie

Derniers volumes parus :

- T. 123 — Deuxième symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés, 13-17 avril 1981. 1982.
- T. 124 — Révision des Cératocanthides (Coleoptera scarabaeoidea) d'Amérique du Sud, par Renaud PAULIAN. 1982.
- T. 125 — Ascidies antarctiques et subantarctiques : morphologie et biogéographie par Claude et Françoise MONNIOT. 1983.
- T. 126 — Ceratopogonidae des Iles Seychelles (Diptera, hematocera), par Jean CLASTRIER. 1983.
- T. 127 — Contribution à l'étude des Oiseaux de Polynésie orientale. par D. T. HOLYOAK & J. C. THIBAUT. 1984.
- T. 128 — Missions entomologiques en Ethiopie 1976-1982, par Pierre-Claude ROUGEOT. 1984.
- T. 129 — Les Gammariens (Crustacea, amphipoda) des herbiers de Phanérogames marines de Nouvelle-Calédonie (région de Nouméa), par Michel LEDOYER. 1984.
- T. 130. — Revue préliminaire de la tribu des Copiocerini (Orth. acrididae), par Marius DESCAMPS. 1984.
- T. 131. — La nomenclature supragénérique des Amphibiens Anoures, par Alain DUBOIS. 1984.
- T. 133 — Résultats des Campagnes MUSORSTOM I et II. Philippines, tome 2. 1985.
- T. 134 — Les Gerrhosaurinae de Madagascar, Sauria (Cordylidae), par Edouard-Raoul BRYGOO. 1985.

A paraître :

- T. 135 — Contribution à l'étude des fosses nasales des Sauriens. Anatomie fonctionnelle de la glande «à sels» des Lézards déserticoles, par Michel LEMIRE.

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

- Adansonia*. Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue de Buffon, 75005 Paris.
- Alexamor*. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée, 45, rue de Buffon, 75005 Paris.
- Alytes*. Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), 25, rue Cuvier, 75005 Paris.
- Annales de Paléontologie (Vérièrès et Invertébrés)*. Laboratoire de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.
- Annales de la Société Entomologique de France*. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
- Annuaire des Arachnologistes mondiaux*. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.
- Annuaire des Myriapodologistes mondiaux*. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
- Bulletin d'Écologie*. Laboratoire d'Écologie générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.
- Bulletin de Liaison des Musées d'Histoire naturelle*. Inspection générale des Musées d'Histoire naturelle de Province, Service national de Muséologie, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
- Bulletin de la Société Entomologique de France*. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
- Bulletin de la Société d'Ethnozoologie et d'Ethnobotanique*. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
- Cahiers des Naturalistes*. Laboratoire de Zoologie (Vers), 61, rue de Buffon, 75005 Paris.
- Cahiers de Paléontologie*. Laboratoire de Paléontologie.
- Cryptogamie (Mycologie, Algologie, Bryologie et Lichénologie)*. Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue de Buffon, 75005 Paris.
- Cybnun*. Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée, 43, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.
- Entomologiste (L')*. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
- Faune de l'Europe et du Bassin méditerranéen*. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
- Faune de Madagascar*. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
- Flore du Cambodge, du Laos et du Viet-nam*. Laboratoire de Phanérogamie.
- Flore du Cameroun*. Laboratoire de Phanérogamie.
- Flore du Gabon*. Laboratoire de Phanérogamie.
- Flore de Madagascar et des Comores*. Laboratoire de Phanérogamie.
- Flore de la Nouvelle Calédonie et Dépendances*. Laboratoire de Phanérogamie.
- Index Seminum*. Service des Cultures, 43, rue de Buffon, 75005 Paris.
- Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique appliquée*. Laboratoire d'Ethnobotanique et d'Ethnozoologie.
- Mammalia*. Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), 55, rue de Buffon, 75005 Paris.
- Objets et Mondes*. Laboratoire d'Ethnologie. Musée de l'Homme, Palais de Chaillot, place du Trocadéro, 75116 Paris
- Revue d'Écologie du Sol*. Laboratoire d'Écologie générale.
- Revue française d'Entomologie*. Laboratoire d'Entomologie générale et appliquée.
- Revue internationale Acarologia*. Laboratoire de Zoologie (Arthropodes).
- Revue de Nématologie*. Laboratoire de Zoologie (Vers).

