

# L'ARCHITECTURE DE LA FORET GUYANAISE



Roelof A.A. Oldeman

#### AVIS AU LECTEUR

*Cet ouvrage a été conçu pour faciliter au maximum l'accès à l'information qu'elle contient :*

*— des résumés précèdent chacune des trois parties ;*

*— le titre de chaque chapitre a été mentionné en haut des pages qu'il occupe ;*

*— les pages de chaque section de chapitre se trouvent dans la table des matières ;*

*— l'examen des seules illustrations et légendes permet le survol des sujets ;*

*— un index alphabétique mène rapidement au renseignement recherché ;*

*— de nombreux renvois servent de guides à l'éventuelle lecture « en diagonale ».*

#### TO THE READER

*This book has been conceived in order to present its information in a readily available form :*

*— a summary precedes each of its three parts (Trees, Forests, Forest Model) ;*

*— the title of each chapter is printed over the pages it covers ;*

*— the contents (table des matières) show the page numbers of sections in each chapter ;*

*— consultation of the illustrations and their legends allows a rapid survey of essential topics ;*

*— the alphabetical index quickly leads to facts and definitions ;*

*— numerous cross-references are guides to reading in possible orders other than pagination.*





Roelof A.A. OLDEMAN

**L'ARCHITECTURE  
DE LA  
FORET GUYANAISE**



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

ET TECHNIQUE OUTRE-MER





# ÉDITIONS DE L'OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

## RENSEIGNEMENTS, CONDITIONS DE VENTE

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser à :

SERVICE CENTRAL DE DOCUMENTATION DE L'ORSTOM  
70-74, route d'Aulnay, 93140 BONDY (France)

— Tout paiement sera effectué par virement postal ou chèque bancaire barré, au nom de : *Régie avance SSC ORSTOM, 70, route d'Aulnay, 93140 BONDY, C.P.T.E. 9152-54, CCP PARIS.*

— Achat au comptant possible à la bibliothèque de l'ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008 PARIS.

## REVUES ET BULLETIN DE L'ORSTOM

### I. CAHIERS ORSTOM

#### a) Séries trimestrielles :

- |  |                     |
|--|---------------------|
| — Entomologie médicale<br>et parasitologie | — Océanographie     |
| — Hydrobiologie                            | — Pédologie         |
| — Hydrologie                               | — Sciences humaines |

Abonnement : France 100 F ; Etranger : 130 F ;

#### b) Série semestrielle :

- Géologie

Abonnement : France 80 F ; Etranger : 100 F

#### c) Séries non encore périodiques :

- Biologie (3 ou 4 numéros par an)
- Géophysique

Prix selon les numéros

### II. BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE

12 numéros par an (en 14 fascicules)

Abonnement : France 80 F ; Etranger 90 F

### *Déjà parus en Botanique dans les MEMOIRES ORSTOM :*

N° 35 — J. BOSSER. — Graminées des pâturages et des cultures à Madagascar, 440 p. .... 145 F.

N° 44 — J. HOOCK. — Les savanes guyanaises : Kourou. Essai de phytoécologie numérique, 251 p., 3 pl. phot. .... 140 F.

N° 58 — G. LOROUGNON. — Les cypéracées forestières de Côte d'Ivoire, 102 p., 13 phot. .... 33 F.

N° 68 — P. MORAT. — Les savanes du sud-ouest de Madagascar, 235 p., 53 phot. + 1 carte h.t. Esquisse de la végétation du sud-ouest de Madagascar (noir) .... 92 F.

### *Et dans la Collection TRAVAUX ET DOCUMENTS :*

N° 6 — J. PIAS. — La végétation du Tchad. Ses rapports avec les sols. Variations paléobotaniques au Quaternaire, 47 p. + carte annexe (couleur) .... 40 F.



L'ARCHITECTURE  
DE LA FORÊT GUYANAISE

*Cet ouvrage a fait l'objet d'une thèse soutenue le 16 décembre 1972 à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc pour obtenir le grade de Docteur ès Sciences Naturelles.*

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective », et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1<sup>er</sup> de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

© ORSTOM, 1974

ISBN 2-7099-0346-6.

MÉMOIRES O.R.S.T.O.M. N° 73

**Roelof A. A. OLDEMAN**

*Botaniste à l'O.R.S.T.O.M.*

L'ARCHITECTURE  
DE LA  
FORÊT GUYANAISE

---

O.R.S.T.O.M.

PARIS

1974



**Je dédie ce livre à la mémoire de  
mon père, Gerrit OLDEMAN.**

*Erstens gibt es eine Einheit der Dinge, durch die jedes Ding eins mit sich selbst ist, aus sich selbst besteht und mit sich selbst zusammenhängt. Zweitens gibt es eine Einheit, durch die ein Geschöpf mit allen anderen vereint ist, und alle Teile der Welt ergeben eine Welt.*

Giovanni PICO della MIRANDOLA,  
cité par Arthur KOESTLER.

*Old and adequate ideas, like old and adequate cities, come to polarize everything around them. Minor alterations can be made in the outskirts, but it is impossible to change the whole structure radically and very difficult of shift the center of organization to a different place.*

Edward DE BONO.

*Niets is geheel waar, en zelfs dat niet.*  
(Rien n'est entièrement vrai, même pas ceci.)

MULTATULI  
(auteur néerlandais, XIX<sup>e</sup> siècle).

# PRÉFACE

*Roelof Arent Albert Oldeman, présentement maître de recherches à l'Office de la recherche scientifique et technique outre-mer, était jeune ingénieur de l'Université agronomique de Wageningen lorsqu'il fut initié aux tropiques humides grâce à la station néerlandaise du Centre ORSTOM d'Adiopodoumé, qu'il a gérée en 1963-1964. C'est alors qu'il rencontra Francis Hallé, aujourd'hui professeur à l'Université du Languedoc : rencontre décisive, puisqu'elle orienta le débutant vers l'étude architecturale des arbres tropicaux. En octobre 1964, Oldeman obtient d'entrer dans les cadres de l'ORSTOM ; il est affecté au Centre de Cayenne ; Francis Hallé est alors en Guyane ; au cours d'une tournée commune à Saint-Laurent-du-Maroni, ils décident de collaborer.*

*Le laboratoire de Cayenne est alors rudimentaire ; mais Oldeman va, méthodiquement le développer et l'organiser ; il en fait un instrument de recherche remarquablement outillé ; en relation avec tous les spécialistes de la flore néotropicale, il rassemble, peu à peu, une riche documentation. Il travaille, dans une ambiance favorable, avec ses camarades pédologues et hydrologues. J'ai eu le privilège de séjourner au Centre de Cayenne et d'effectuer, sous l'égide de son chef, J.-M. Brugière, quelques excursions conduites par MM. Oldeman, Blancaneaux, Bourges, de Granville, Turenne ; j'ai beaucoup appris auprès d'eux ; je tiens à les remercier et à rendre hommage à leurs grandes connaissances et à l'œuvre qu'ils accomplissent avec tant d'ardeur, dans des conditions souvent difficiles.*

*Oldeman va, très vite, développer sa recherche. Pour étudier l'architecture des arbres tropicaux, il faut les connaître. Il parcourt la forêt guyanaise, apprend à remonter les rivières, franchir les rapides, habiter cette sylve dangereuse, mais combien captivante ; il le fait avec autant de courage que de prudence et entreprend méthodiquement, avec toutes les précautions nécessaires, des expéditions de plus en plus lointaines ; il rassemble d'importantes récoltes et devient taxinomiste.*

*Cependant, les problèmes d'architecture ne cessent d'occuper son esprit. En étroite liaison avec Francis Hallé, qui travaille surtout en Afrique, il analyse les modèles sur lesquels sont construits les arbres guyanais. De cette collaboration naît un « Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux » (1970), ouvrage désormais classique. De nombreux modèles distincts sont décrits ; chacun l'est idéalement, tel qu'il est réalisé dans la séquence du développement d'un individu solitaire.*

*Mais Oldeman est un homme de terrain, qui vit dans la forêt et, dans son esprit, surgit l'idée qui va maintenant diriger son travail : quel est le comportement des modèles, intégrés dans*

cette société dense qu'est la forêt? Le texte de Pic de la Mirandole cité en première épigraphe de cette thèse indique clairement la pensée de l'auteur : « D'abord, chaque unité des choses » — chaque modèle — « existe en soi, a sa forme et son développement propres » ; mais, à un niveau supérieur, « toutes ces créatures élémentaires sont associées à d'autres, et toutes les parties d'un monde produisent ensemble un monde » ; tous les arbres, édifiés d'après leurs modèles particuliers, construisent ensemble ce qui, pour Oldeman, constitue le modèle forestier, abstraction faite des arbres et arbustes du sous-bois, dont il ne sera pas question : modèle architecturé, comme celui de chacun des arbres et grandes lianes ligneuses qui le composent. De même, l'architecture d'une cathédrale est faite de l'architecture élémentaire des piliers et de la voûte qu'ils supportent. Mais l'architecture forestière, plus complexe, est d'une autre nature : elle est vivante ; les modèles élémentaires, intégrés dans l'ensemble, réagissent l'un vis-à-vis de l'autre ; et puis la forêt, organisme ayant atteint un haut degré d'intégration, répond, comme les autres organismes moins intégrés, tels que l'arbre ou la cellule, aux facteurs du milieu : la forêt est sensible aux formes du terrain, aux propriétés du sol, aux blessures infligées par les tornades qui cassent et déracinent les arbres, à l'action des grands animaux et de l'homme. Suivant la deuxième épigraphe, « les vieilles cités équilibrées polarisent tout autour d'elles ; des altérations marginales sont possibles ; mais on ne peut modifier radicalement l'ensemble du système et déplacer le centre d'organisation est très difficile » (de Bono). Oldeman a ainsi, du sujet de son étude, une large vision. Ce jeune savant n'est pas seulement un observateur précis, sachant voir ce que ses prédécesseurs n'avaient pas vu : disposant d'une grande culture scientifique, il a donné à son ouvrage une envergure qui excède, de beaucoup, la seule analyse des architectures forestières guyanaises. Sans que la composition floristique de ces forêts soit, à aucun moment, envisagée, l'identification de la plupart des arbres, lianes et épiphytes révèle que l'auteur est un excellent connaisseur d'une flore dont on sait l'extrême richesse.

Ayant ainsi défini le thème général de ce mémoire, je voudrais énumérer les plus importantes notions nouvelles qui s'en dégagent.

D'abord concernant les arbres. Dans diverses publications, j'ai insisté sur le fait que l'arbre, contrairement à l'herbe, dépense une partie très importante de l'énergie reçue de l'extérieur en produisant des tissus morts qu'il accumule dans son squelette ou rejette dans le milieu ; Oldeman présente cette énergétique de l'arbre, dans la perspective des concepts d'entropie et d'enthalpie, comme personne ne l'avait fait avant lui. La notion de réitération du modèle, celle d'un rapport entre le diamètre et la hauteur des troncs, constant en principe, mais modifiable suivant les conditions écologiques ou les vicissitudes de la croissance, l'analyse des facteurs qui freinent et arrêtent la croissance des arbres, la définition de la vigueur et l'étude des niveaux de vigueur, suscitent le plus vif intérêt.

Ensuite, l'auteur étudie plusieurs types de forêts guyanaises, dont chacune est un organisme particulièrement structuré, intégrant des arbres et de grandes lianes, ainsi que d'autres plantes vivant sur les arbres, à différentes hauteurs : parasites, épiphytes, étrangleurs, végétaux « mobiles », dont les parties jeunes grimpent sur les troncs, tandis que les parties âgées sont mortifiées. Ces forêts-organismes, distinctes par leur composition et le milieu dans lequel elles vivent, sont, comme l'arbre élémentaire, dotées d'une architecture et d'une énergétique dont tous les aspects sont examinés. Au sein de toute forêt existe, de bas en haut, un gradient de lumière croissante et d'humidité décroissante. La séparation entre les arbres du présent, dont la cime s'épanouit dans un biotope « sec », condamnés, tôt ou tard, à mourir suivant un mécanisme expliqué avec précision, les arbres du passé, moribonds ou morts, dressés ou déracinés, les arbres d'avenir, vivant dans un biotope humide et dont la vigueur ne peut que grandir, permet une distinction objective des strates de la forêt. L'étonnante figure 67, représentant l'ensemble des méristèmes stratifiés de la forêt (ensemble infrastructural), est très représentative de l'originale pensée de l'auteur. La confrontation des données architecturales et écologiques conduit à discerner des surfaces abstraites, planes ou ondulées (surface d'inversion) dont la position varie suivant les profils forestiers considérés ; la figure 75 est un schéma synthétique exprimant le principe du modèle éco-morphologique forestier. Celui-ci peut être modulé à l'infini suivant la composition floristique de la forêt et les facteurs écologiques, complexes et variables, auxquels elle est soumise. L'application de ce principe à différents types forestiers guyanais a permis de réaliser ces magnifiques profils et plans, qui sont un des attraits de l'ouvrage. Les profils (à un moindre degré les plans) sont monnaie courante dans tous les mémoires ayant pour objet la description de forêts ; mais des profils représentant chaque arbre avec une minutieuse précision, conformément à son architecture, le situant exactement dans ses rapports avec les autres arbres et indiquant les fluctuations ou les discontinuités des surfaces d'inversion, sont une grande nouveauté ; de tels profils ne pouvaient être dessinés que par Oldeman, en raison de sa connaissance profonde et synthétique des architectures arborescentes et de leurs relations avec le milieu. En analysant ces profils, l'auteur est ainsi capable de définir, avec une grande finesse, le statut écologique présent de la forêt et de retrouver la trace des vicissitudes qu'elle a subies dans le passé.



*L'ouvrage s'achève par un essai d'interprétation de profils forestiers dessinés, par certains de ses devanciers, dans diverses régions tropicales ou extratropicales. J'ai surtout retenu de cet essai l'insuffisance des profils en question, sans doute excellents à l'époque où ils ont été esquissés, mais incomparablement moins précis et moins représentatifs que ceux d'Oldeman.*

*La troisième et dernière épigraphe du livre : « rien n'est entièrement vrai, même pas ceci » (auteur néerlandais, XIX<sup>e</sup> siècle) est une sentence caractéristique de la sereine modestie d'Oldeman. Il est exact que rien n'est entièrement vrai, car rien ne peut être complet. Les arbres et les forêts sont d'une telle diversité qu'il n'est pas possible d'en présenter une étude exhaustive à la suite de recherches conduites dans une région limitée, même floristiquement très riche. Parmi les forêts de type hylaeen, celles de la Guyane ne sont pas identiques à celles de l'Afrique, ou de l'Asie, les spectres taxinomiques n'étant pas les mêmes dans chaque continent. Ces forêts angiospermiques de plaines ou de basses montagnes équatoriales sont tout autrement structurées que les forêts tropicales de basse ou de haute altitude, les forêts des plaines extratropicales, les forêts mixtes d'Angiospermes et de Conifères ou les forêts pures de Conifères, tropicales ou extratropicales, ou les forêts pures de Monocotylédones. L'ouvrage ne distingue qu'accessoirement les arbres caducifoliés et sempervirents et ne précise pas leurs parts respectives dans la composition des différentes strates. Quel est l'effet de l'action de l'homme sur les forêts qu'il modèle et entretient ? Quelle est l'influence des arbres sur la végétation basse du sous-bois, partie intégrante de la forêt ?*

*L'essentiel, dans l'œuvre d'Oldeman, est qu'il a créé une méthodologie faite de tout un ensemble parfaitement articulé de concepts morphogénétiques, écologiques et physiologiques permettant l'analyse structurale des populations d'arbres, en majorité dicotylédoniens, dans toutes les régions du monde. Un récent essai, inédit, de l'auteur, sur une forêt du Massachusetts a montré qu'il est possible, par les méthodes éprouvées en Guyane, de l'expliquer et de comprendre les profondes différences la distinguant des forêts équatoriales ; le caractère souple et adaptable du système oldemanien est ainsi mis en évidence.*

*Cet ouvrage, qui témoigne d'un esprit très imaginaire et créateur, est appelé à un grand retentissement.*

G. MANGENOT.

# Prélude

En jetant un regard dans le passé, ce n'est pas sans surprise que je constate avoir franchi maintes frontières, au sens propre comme au sens figuré : mes activités se sont déroulées d'abord aux Pays-Bas, puis en Côte d'Ivoire, enfin en France équinoxiale et métropolitaine. Elles m'ont mené du domaine de la Taxonomie vers celui de la Morphogenèse ; avec le présent travail, j'avance, d'un pas hésitant, dans la sphère de l'Ecologie.

Suivre une telle voie est courir des risques : la marge qui sépare le voyageur de l'apatride est aussi exiguë que celle qui sépare la synthèse scientifique du rêve. Aussi est-il certain que je n'aurais pu emprunter ce chemin sans l'aide et l'appui des maîtres, collègues, collaborateurs et amis que j'ai eu le bonheur et la chance de rencontrer. Je me conformerai au style traditionnel des Thèses néerlandaises, cérémonieux et pourtant plus personnel que hiérarchique, afin de leur exprimer ma gratitude.

Vous, HALLÉ, sûtes toujours être l'ami, le collègue et le directeur, sans qu'il fût possible de séparer ces aspects, également stimulants ; je vous en suis foncièrement reconnaissant. C'est vous, DE WIT, que je remercie sincèrement de m'avoir enseigné la rigueur de la méthode taxonomique sans pour autant concevoir les plantes en objets, jetant ainsi les bases d'un premier travail dans la Nature vivante des Tropiques, où vous, SAVADOGO, m'initiâtes à la forêt africaine.

Je vous sais profondément gré, CHAMPAGNAT, d'avoir élargi mes vues au long de votre parrainage, et d'être venu siéger dans mon Jury. Que vous, SAUVAGE, voulûtes bien le présider après m'avoir enrichi de vos conseils, m'est une source de vive gratitude. Les discussions stimulantes en forêt avec vous, MANGENOT, seront pour moi inoubliables.

Sans l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, organisation unique au monde, le présent travail n'aurait pas existé : ma très grande reconnaissance va à ceux qui ont eu la vaste vision de créer cet Office et à vous CAMUS, qui maintenant dirigez ses activités.

En forêt guyanaise ce furent vous, BURGOT, ELFORT, TIBURCE, et maints autres aussi, qui avez été les maîtres m'enseignant ce qui ne se trouve pas dans les livres, tandis que vous, MANREDJO, soignâtes chlorodigitalement les plantes des serres et du jardin ; que ces quelques lignes vous soient le témoignage de ma gratitude. Au Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, vous, BRUGIÈRE, dirigeâtes notre équipe, si bien que vous, TURENNE, THIAIS, HOERLBECK, DE GRANVILLE, DEWARD, ROSSIGNOL, BOURGES, HOEPPFNER, BLANCANEUX et encore d'autres collègues, sûtes faire du Centre une véritable pépinière de la Recherche ; je vous remercie tous, du fond de moi-même, des huit années pendant lesquelles il m'a été donné de travailler dans cette ambiance.

Je ne pourrais oublier aucun d'entre vous, qui m'aidâtes de toute manière lors de l'exécution de ma tâche en Guyane. Ma pensée reconnaissante demeure chez vous, SÉRIÉ et FAURAN, de l'Institut Pasteur, et chez vous, MULLARD, de l'Office National des Forêts. Elle vous est également destinée, pilotes des avions de Guyane, KONG, RENOARD, MALIDOR, et à vous, hommes de la Gendarmerie Nationale, et vos épouses, qui me reçûtes et secondâtes dans vos postes de Brigade à Saül, Camopi, Régina, Saint Georges, Sinnamary, Iracoubo et Cayenne. Qu'à vous, Maires présents et passés de ces communes, et à vous qui appartenez au Service de la Radio-Préfecture, soient également adressés mes sentiments de foncière gratitude.

La joie que m'a procurée votre venue en Guyane, collègues de tous les points cardinaux, et le caractère stimulant des échanges de vues sur le terrain, dont je vous sais infiniment gré, sont difficiles à capter dans les mots, si riches et cependant si pauvres. Je me souviendrai de vous, arrivés de l'Ancien Continent, M<sup>lles</sup> BANCILHON et LOURTEIG, BERTHEY, KUBITZKI, NORMAND, ROLLET, SASTRE et de vous, ROUX, dont la présence dans mon jury me réjouit et m'inspire. Mais je me rappellerai également, le cœur rempli de reconnaissance, de vous, qui vîntes du Nouveau Monde, M<sup>lle</sup> MAURICE, BENSON, BIERHORST, MORLEY, TEUNISSEN, TOMLINSON et ZIMMERMANN.

En dehors de la Guyane, je vous remercie sincèrement tous, qui, appartenant au Museum National d'Histoire Naturelle à Paris, au Museu Goeldi à Bélém, au Laboratoire de Taxonomie Tropicale de Wageningen, aux Laboratoires de Morphogenèse à Clermont-Ferrand et à Strasbourg, au Centre I.N.R.A. à la Guadeloupe, et au Laboratoire d'Ecologie à Montpellier, contribuâtes au développement des idées du présent travail. Ma profonde gratitude est acquise à vous, BUDOWSKI, CHAPPUIS, CROIZAT, NOZERAN, VAN DER PIJL, SCHNELL et d'autres encore, ayant trouvé le temps d'échanges épistolaires qui me furent d'un si grand profit.

Je voue une particulière reconnaissance à vous, Mademoiselle DE LA CHAPELLE, Madame MONNIER, FLORUS, qui prêtâtes vos plumes à la finition de mes dessins, à vous BARBRY, qui fîtes des photographies belles et parfaites de documents souvent défectueux, à vous Madame HALLÉ, qui consacraîtes votre art dactylographique à la réalisation d'un texte soigné.

Mon épouse bien-aimée, je vous sais gré de tout mon cœur d'avoir subi les contraintes et tensions, inhérentes à un travail de longue haleine, sans vous départir de votre constant et réconfortant appui.

Enfin, je ne veux pas terminer ces quelques pages sans évoquer votre mémoire, vous, qui n'êtes plus parmi nous et qui m'avez consacré un fragment de votre existence : PAN HUNG KUET, dessinateur au Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, et vous, NICOLAS et RENOARD, aviateurs déjà légendaires de la Guyane.

En jetant un regard dans le passé, je constate non sans une certaine mélancolie, qu'il est impossible de rendre justice à tous les hommes et toutes les femmes qui m'ont apporté leur aide, leur savoir, leurs encouragements, leur amitié. Que ma profonde gratitude puisse les embrasser tous, partout où ils se trouvent.



# Introduction

## HISTORIQUE

Dès les premiers voyages vers les régions équatoriales, les forêts de ces contrées ont fait sur l'Européen une profonde impression. Emmerveillé et effrayé à la fois, il les a dépeintes dans ses récits de voyages, pour les faire entrer ensuite dans son folklore. L'avis d'OVIEDO Y VALDES (1526, cité par ALLEN, 1956) : « Je dis que, généralement, les arbres qui existent dans ces Indes sont chose inexplicable, par leur multitude... » représente l'impact initial, transmis de génération en génération par la littérature.

Cette littérature, au début assez peu différenciée — l'on trouvait des observations de nouvelles espèces et de leur comportement dans les journaux de bord (*cf.* DARWIN, 1845), ou des comptes rendus économiques, géographiques et anthropologiques dans des Flores (AUBLET, 1775) —, s'est par la suite divisée en deux courants distincts qui se sont graduellement écartés l'un de l'autre.

Celui qui s'épanouit à peu près du temps de Jules VERNE, pour se développer, avec Edgar Rice BURROUGHS (auteur de Tarzan), vers les bandes dessinées, traduit l'aspect émotionnel, mythologique, qu'a revêtu la forêt sempervirente pour la plupart de ceux qui n'en ont qu'une connaissance superficielle ou indirecte. Cet aspect est remarquablement vivant et puissant : l'impression d'une végétation dense, inextricable, où tout est possible et où tout est monstrueux, colore inconsciemment les jugements, même ceux de gens réputés lucides. Il est à souligner que ce sentiment est ressenti par tout un chacun, y compris le biologiste, qui débute sur le terrain sous les Tropiques humides.

La forêt équatoriale n'est cependant pas un monde surréaliste, quoi que l'on puisse éprouver lors d'un premier contact. OVIEDO Y VALDES, commençant avec les lignes citées ci-dessus, continue avec une véritable description de la forêt, et c'est par de telles descriptions que débute une longue série d'écrits visant à augmenter les connaissances — que nous appelons maintenant scientifiques — du monde végétal tel qu'il s'exprime entre les Tropiques.

« Même là, où manquent les notions, un mot paraît au bon moment » a dit Von GOETHE. Aussi, l'inventaire des forêts sempervirentes équatoriales, pendant des siècles, comporte surtout des descriptions, des classifications et une nomenclature des espèces végétales trouvées. Une pléiade de savants s'est occupée de cette tâche gigantesque, toujours inachevée. SCHNELL (1965) énumère quelques 70 botanistes dont le travail a principalement concerné l'inventaire floristique des Guyanes : malgré leurs efforts, nos collections personnelles comportent environ deux pour cent d'espèces nouvelles pour la science.

Nos prédécesseurs n'étaient cependant pas spécialisés comme le sont les taxonomistes d'aujourd'hui. Le cloisonnement de la Botanique est relativement récent, et ces grands voyageurs étaient souvent d'excellents biologistes, morphologistes ou connaisseurs de végétations. Les descriptions de FUSÉE-AUBLET, Botaniste du Roy (1775), incluent des éléments concernant la forme des plantes entières et des renvois aux expériences de semis et d'acclimatation ; les gravures de forêts et de savanes publiées dans la *Flora Brasiliensis* de Von MARTIUS (1840-1906) sont de loin supérieures à la plupart des photographies aujourd'hui diffusées, et les arguments de SAGOT (1885) quant à la biologie des Lecythidaceae, provenant de recherches sur le terrain « à la Guyane » comptent toujours parmi les plus probants.

Mais, vers la fin du siècle dernier, la taxonomie montra de plus en plus une tendance à se replier sur elle-même, symbolisée par MIERS, l'antipode de SAGOT qui, à Londres, étudia les Lecythidaceae... sur l'herbier. Ce repli est parfaitement compréhensible si l'on considère les myriades de plantes s'accumulant dans les collections et les erreurs de classification et de dénomination commises depuis plus d'un siècle, facteurs dont la « digestion » constituait un métier à plein temps. Cependant, les autres domaines de la Botanique restaient en friche ; puisque la science linnéenne ne s'en occupait plus suffisamment, d'autres le firent.

La présente introduction ne vise à rien d'autre que de donner quelques grandes lignes caractéristiques de la recherche botanique dans le passé, et dont le prolongement mène à nos actuelles études. Un *caveat lector* est ici nécessaire : puisqu'il ne s'agit pas d'une étude historique exhaustive, sa partie contemporaine sera aussi dépourvue de détails que celle qui concerne un plus lointain passé.

La morphologie végétale, tout en conservant ses liens avec la taxonomie, s'approche d'un statut assez autonome avec GOEBBEL, suivi de TROLL. Les deux voyagent sous les Tropiques, notamment en Indonésie, mais n'y séjournent pas suffisamment longtemps pour empêcher que l'accent ne se trouve surtout placé sur les formes végétales des pays tempérés. Von GOETHE avait lié la croissance à la forme dans sa notion de « métamorphose », mais, avec le temps, l'accent se déplaça vers la conception plus statique de séries de formes achevées et apparentées, chez différentes espèces comme au sein d'un même individu végétal. L'ontogénèse n'avait sa place, dans une telle typologie, que pour expliquer des convergences ou des divergences.

Cette démarche était inévitable à cause de la réorientation de la recherche botanique, provoquée par l'énoncé des théories de l'Evolution, et exigeant des possibilités de comparaison, non seulement entre des plantes vivantes, mais encore avec les végétaux fossiles. Si l'Evolution procède par la survie des plus aptes, on pourra soutenir que c'est le résultat — la plante achevée avec ses formes « définitives » — qui est symptomatique du maintien d'une espèce.

Il allait presque de soi que l'attention des morphologistes restât captée par les fleurs et les fruits, car ce qui avait été retenu des vues de Von LINNÉ concernait principalement la reproduction sexuelle, dont l'efficacité est conçue comme facteur majeur de survie. Par conséquent, la vérité a surtout été cherchée dans la carpelle, et il a été accordé moins d'attention, par exemple, au tronc, pour ne pas parler des racines.

Von GOETHE ne séparait pas encore la morphologie de la physiologie, comme il le montre en associant la production de « sucs plus purs » à l'approche du « stade perfectionné » de la floraison. Nous voulons souligner la remarquable correspondance de ce modèle explicatif avec les notions récentes impliquant un changement métabolique — par exemple, en ce qui concerne les phytohormones — à mesure que la plante parcourt sa séquence de différenciations.

Pourtant, la physiologie — comme la morphologie et la taxonomie — a connu une phase d'isolement relatif, pendant laquelle les autres domaines botaniques ne lui étaient qu'accessoires. S'associant de près à la chimie et à la physique, elle aboutit à un état dont le HANDBUCH der PFLANZENPHYSIOLOGIE est l'expression. D'une prodigieuse richesse, cette encyclopédie ne permet cependant pas de concevoir nettement l'organisme végétal entier ni de comprendre les plantes tropicales dans leur généralité.

La redécouverte des travaux de MENDEL et l'idée de l'Evolution devenue dominante, fondues dans la génétique moderne sous l'influence féconde de la biochimie, ont progressivement amené les biologistes vers une nouvelle prise de conscience de l'organisme en tant qu'entité génétique, physiologique et morphologique. Après la Deuxième Guerre mondiale, on remarque de plus en plus que les publications spécialisées dans ces domaines laissent une porte ouverte vers les autres.

CORNER symbolise cette tendance à la réunification de la Botanique, d'abord par son point de départ tropical, général, opposé au point de vue particulier tempéré, ensuite par son refus de traiter tout élément d'information autrement que dans le contexte de la plante entière, de son ontogénèse et de son histoire évolutive. On peut contester le résultat de ses travaux, comme l'a fait récemment CROIZAT, mais nullement la démarche elle-même, fondamentalement commune à tous les grands naturalistes que nous connaissons : Von LINNÉ, Von GOETHE, LAMARCK, DARWIN, CORNER et CROIZAT lui-même, pour n'en nommer que quelques-uns.

La théorie de l'Evolution a deux faces : celle de l'hérédité et celle du milieu. Il va de soi que, parallèlement aux études taxonomiques, morphologiques, physiologiques et génétiques, des recherches ont été entreprises sur la coexistence des plantes dans un même biotope. La phytogéographie, déjà ancienne, et la plus jeune science écologique proviennent de cette souche.

Les études des relations entre la végétation et le milieu se lient aux recherches concernant l'individu végétal, qui ont procuré, pour l'analyse de la répartition des espèces, des critères taxonomiques (Ecole de Zurich-Montpellier), biologiques (RAUNKIAER), physiologiques (SCHIMPER) ou chorologiques (Van der PIJL). Ces critères sont ensuite mis en corrélation avec les discontinuités météorologiques, géologiques, pédologiques et hydrologiques du milieu.

En forêt équatoriale, de telles recherches ont été menées par de grands chercheurs, de formations diverses (AUBREVILLE, RICHARDS, Van STEENIS...). Le livre de RICHARDS fait le point de ce qui avait été fait jusqu'en 1952. Reflétant, dans une certaine mesure, la richesse encyclopédique et le manque de vues synthétiques signalées ci-dessus dans des sciences concernant l'individu végétal, ce livre présente une image de la *Tropical Rain Forest* qui est « périphérique », mais suffisamment complète pour faire pressentir, avec un certain flou, les principes qui gouvernent le mode d'existence de cette végétation.

D'où provient ce flou ? La réponse à cette question est essentielle pour comprendre la tentative présentée ici.

## BUT DU PRESENT TRAVAIL

Pour HALLÉ et nous-même (1970), l'organisme végétal produit des axes végétatifs et inflorescentiels dans un ordre déterminé, tandis que pour un autre groupe de chercheurs, la plante est une population d'axes (cf. SCARRONE, 1969). La première idée mène à une conception plutôt déterministe de l'arbre et l'autre invite à une interprétation plutôt probabiliste. Les résultats spectaculaires de la statistique, notamment en physique, et le point d'interrogation qu'elle a fini par mettre derrière toute conclusion basée sur des relations de cause à effet, exigent que nous justifions le choix entre une approche « causale » ou statistique.

En écologie, la même alternative épistémologique se manifeste. Peut-on dire qu'une végétation détermine la croissance de certaines plantes dans des endroits et à des moments définis, ou doit-on, au contraire, analyser statistiquement des populations de plantes ? En Europe, c'est généralement la deuxième méthode que l'on préfère (ASHTON, 1964 ; ROLLET, 1969 ; SCHULZ, 1960). Outre-Atlantique, on essaie plutôt d'obtenir un modèle déterministe (cf. BUDOWSKI, 1963 ; JANZEN, 1970). La démarche statistique en tant que moyen d'analyse de végétation a été exposée en grand détail par GODRON (1971).

Nous pensons qu'il faut pourtant formuler des réserves quant à l'utilité universelle de l'approche probabiliste. Un exemple nous fournira un début de démonstration.

Une parcelle de forêt guyanaise, de 20 × 30 mètres, et sur laquelle toutes les plantes plus basses que 10 mètres ont été supprimées, contient une centaine d'arbres. Ce nombre est bien bas pour un échantillon statistique. On peut maintenant considérer les rameaux. Leur nombre est déjà considérable, et permet une interprétation statistique correcte. Le nombre de feuilles dans la parcelle est encore plus élevé, et enfin, le nombre de cellules végétales s'approche de l'idéal statistique : des données en quantité pratiquement infinie.

On peut augmenter la surface de forêt considérée, comme l'a fait ROLLET (1969) : en effectuant des mesures sur 5 000 kilomètres carrés de forêt en Guyane vénézuélienne, il obtient un nombre extrêmement élevé de données.

Il n'est pas question ici des seules dimensions des échantillons de végétation, à propos desquelles ont réfléchi aussi bien GODRON que ROLLET, mais, surtout, du nombre de données. A condition que celui-ci reste *constant* et *limité*, on peut se déplacer d'un domaine botanique à l'autre : cent arbres constituent un ensemble écologique, cent branches un ensemble morphologique, cent cellules un ensemble histologique, et ainsi de suite. L'ensemble étudié détermine le « niveau d'intégration », expression utilisée par plusieurs écologistes (GODRON, 1971).

L'expérience prouve que l'on peut découvrir des lois de cause à effet à chaque niveau d'intégration. La question de savoir si la notion de causalité est illusoire devient superflue, quand on constate que ces lois permettent de prévoir, à leur propre niveau, les réactions d'un système. Dans une cellule, où les concentrations de chaque espèce de molécule sont très faibles (*cf.* ASIMOV, 1962), on peut prévoir, en principe, le comportement de chaque molécule ; dans une solution à haute concentration, ce comportement est sujet à une approximation probabiliste. Enfin, quand on considère toutes les molécules de cette espèce sur notre planète, la situation devient *homogène* : aucune prévision au niveau d'une seule molécule n'est plus possible.

Ici surgit une notion clef de l'écologie : l'homogénéité. Dans l'exemple moléculaire, la situation devient homogène par manque d'information ; en écologie, elle l'est par égalité d'information d'un point à l'autre du système étudié, et ceci par contraste avec le système voisin, où l'information est aussi homogène, mais différente. C'est dire que l'homogénéité des types de végétation dérive de l'hétérogénéité entre ces types, ou, en d'autres termes, d'une différenciation. La différenciation la plus simple que l'on puisse concevoir implique seulement deux facteurs, dont l'un entraîne obligatoirement l'autre : c'est l'expression la plus élémentaire de la causalité.

Un modèle élaboré de cette causalité a été donné par THOM (1968), qui dit à propos des champs morphogénétiques : « Si l'on veut se contenter de propriétés expérimentalement contrôlables, on sera amené à remplacer l'hypothèse invérifiable du déterminisme par la propriété expérimentalement vérifiable de « stabilité structurelle » : un processus (P) est structurellement stable, si une petite variation des conditions initiales conduit à un processus (P') isomorphe à (P). »

L'approche optimale d'un problème peut être définie à partir de ces « conditions initiales » : quand celles-ci sont assez simples, on peut essayer d'établir un modèle déterministe ou structurel de la situation, mais, lorsqu'elles sont plus compliquées, les résultats du processus deviennent imprévisibles et doivent être analysés statistiquement.

Or, la situation initiale peut être complexe pour deux raisons. Le relevé stochastique des éléments à analyser introduit une hétérogénéité plus prononcée qu'un choix d'éléments « apparentés » — en outre, cette hétérogénéité augmente avec le nombre d'éléments. Appelons ces éléments « échantillons », et l'on reconnaîtra la démarche de ROLLET et de GODRON. Pris entre deux hétérogénéités, celle de chacun des échantillons et celle de leur ensemble, ces auteurs essaient de définir statistiquement les dimensions des échantillons, afin que leur hétérogénéité serve de façon optimale à la délimitation de champs homogènes dans le système d'ensemble ; l'étendue de ce dernier doit également être définie dans ce but.

La présente étude suit un chemin complémentaire. La méthode probabiliste était certainement la seule valable, tant que le niveau d'intégration écologique restait séparé par un très grand intervalle du niveau d'intégration où se trouvaient la physiologie et la morpho-

logie des axes, le niveau correspondant aux types de RAUNKIAER n'étant pas interposable entre les deux. C'est justement cet intervalle trop grand que traduit le flou déjà noté dans le livre de RICHARDS (1952).

Les modèles arborescents (HALLÉ et OLDEMAN, 1970) sont déterministes ou structurels à un niveau d'intégration plus grossier que celui du déterminisme des axes ; de ce fait, ils constituent un premier jalon dans l'intervalle mentionné. Le pas suivant consiste à établir une liaison causale entre ces modèles, dont l'observation directe est assez rare dans la nature, et la physiologie des végétaux, puis entre la physiologie et l'écologie. C'est précisément le but du présent travail que de proposer un modèle de la forêt guyanaise qui, partant du niveau des modèles arborescents, et mettant l'accent sur la genèse de la physiologie, permet de formuler des notions ayant, tel Janus, deux faces : l'une regarde le niveau d'intégration écologique, et l'autre celui de la morphologie.

Ce projet est ambitieux, et son exécution devait inmanquablement laisser subsister des lacunes importantes. C'est la raison pour laquelle nous nous sommes efforcés de laisser des ouvertures dans notre modèle forestier pour que puissent s'y incorporer les faits nouveaux et les améliorations qui ne manqueront pas d'être découverts dans l'avenir.

## METHODES D'ANALYSE ET DE SYNTHÈSE

La notion de modèle est au centre de notre approche de la nature. Nous l'avons empruntée aux cybernéticiens tels que GEORGE (1965), qui expose le principe consistant à mimer le système étudié, afin de pouvoir comprendre et prévoir le comportement de ce système, en utilisant l'imitation, appelée modèle. On distingue deux sortes de modèles : le modèle « solide » (hardware model), qui se présente comme une maquette, tridimensionnelle, ou une image, bidimensionnelle, et le modèle « mou » (software model), constitué de mots arrangés en description, ou de conceptions mathématiques en formule (voir aussi FREUDENTHAL, 1961).

L'utilisation consciente de modèles scientifiques est relativement récente, mais l'emploi d'imitations, verbales ou graphiques, de la réalité est aussi ancien que l'Homme lui-même. Si l'on considère que c'est la langue qui définit *Homo sapiens*, la première onomatopée était le premier modèle. La puissance attribuée aux modèles se traduit par exemple dans des pratiques magiques datant de l'aurore humaine, et supposant l'action directe de forces occultes émanant du modèle sur le système imité. Dans les rubriques astrologiques qui foisonnent dans nos quotidiens c'est, en fait, la même croyance magique qui prouve sa vitalité, chaque corps céleste ou signe zodiacal considéré étant censé être le « modèle agissant » d'un facteur psychologique ou corporel de l'homme.

On pourrait penser que THOM (1968) effleure une telle notion en écrivant : « ... un champ morphogénétique sur un ouvert U de l'espace-temps réside dans la donnée d'un « modèle universel » dont le processus donné est copié. » Pour exclure toute équivoque, il s'avère donc impératif de définir le modèle scientifique — le seul modèle envisagé par THOM.

D'une part, la science postule l'indépendance fondamentale du modèle vis-à-vis du système réel, sauf par l'intermédiaire du chercheur dont l'activité lie l'un à l'autre. L'objectivité de cette méthode réside dans le fait qu'on doit pouvoir remplacer un chercheur par un autre pour obtenir le même résultat, ce qui équivaut à la possibilité habituellement exigée de pouvoir répéter les observations et les expériences. L'idéal du cybernéticien est d'ailleurs d'éliminer le chercheur de la méthode, en faisant établir le modèle par ordinateur, ce qui s'est avéré impossible jusqu'ici. L'indépendance entre modèle et système imité — ou « substrat » — a été justement analysée à fond par THOM, qui conclut qu'un même modèle peut souvent rendre compte de systèmes d'ordres tout à fait différents, d'où sa remarque ci-dessus.

D'autre part, le modèle scientifique exige l'expression de tous ses éléments en termes d'espace-temps à quatre dimensions. Les démarches mathématiques impliquant l'emploi de vecteurs d'un ordre supérieur sont, bien sûr, admises, mais le résultat doit être lisible en

quatre dimensions, afin de pouvoir être confronté avec le système réel. Si cette exigence paraît au premier abord imposer des limites intolérables à l'esprit de recherche, il suffit, pour se convaincre du contraire, de considérer le modèle einsteinien de l'univers, pourtant rigoureusement quadridimensionnel.

Le modèle probabiliste répond à ces deux conditions autant que le modèle causal. GODRON, par la statistique, établit des cartes de végétation, modèles solides quadridimensionnels, car concernant une région définie dans l'espace et dans le temps. Les généticiens (voir ASIMOV, 1962; MONOD, 1970), employant un modèle structurel stéréochimique, arrivent à des prédictions parfaitement valables, concernant au moins certains gènes.

Si les chercheurs probabilistes essaient de capter des situations homogènes entre deux niveaux d'hétérogénéité, notre méthode a été de capter l'hétérogénéité entre deux niveaux d'homogénéité. Au niveau d'intégration des axes, on peut capter la morphogénèse par un nombre relativement réduit de règles assez simples (*cf.* NOZERAN, BANCILHON et NEVILLE, 1971). L'interaction entre les processus décrits dans ces termes entraîne une situation très complexe et hétérogène au niveau de l'ontogénèse (*cf.* TYREE *in* ZIMMERMANN et BROWN, 1971). Mais ces processus mènent à des résultats qui peuvent de nouveau être interprétés par un nombre assez faible de conceptions simples et homogènes : par exemple, les modèles arborescents.

Dans la pratique de la recherche, les niveaux d'homogénéité se reconnaissent à ce que l'on peut les schématiser en termes ou en graphiques relativement simples. Le « gaz idéal » et le « mouvement sans friction » sont des niveaux d'homogénéité utilisés par les physiciens.

Notre démarche a été éclectique au niveau de l'échantillonnage. Tout comme nous avons étudié précédemment les rares individus d'une espèce qui paraissaient se conformer à une architecture analysable, nous avons choisi, par la suite, des arbres dont la physiologie était compréhensible à partir de nos modèles arborescents, puis des forêts dont l'architecture pouvait s'expliquer par les notions physiologiques précédemment développées. Une première analyse en ces termes concernait la végétation forestière ripicole en Guyane (1972).

A partir de modèles simples, provenant de l'étude d'échantillons choisis, la confrontation avec la réalité a été effectuée par deux moyens. D'une part, nous avons essayé d'expliquer, à l'aide de notre modèle forestier, plusieurs échantillons arbitrairement choisis, mais du même niveau d'intégration, ce qui a permis d'enrichir ce modèle de facteurs absents dans les premiers échantillons. Si le modèle est correct, on arrive rapidement à le compléter, et à expliquer les échantillons suivants sans le modifier. Il nous a fallu étudier, par exemple, trois profils forestiers guyanais pour pouvoir interpréter, à l'aide du modèle développé, les trois suivants qui n'ont plus rien apporté d'essentiel — au niveau d'intégration considéré.

La mise à l'épreuve du modèle peut, d'autre part, s'effectuer en ne se limitant plus, « horizontalement », au même niveau d'intégration homogène, mais en considérant aussi, « verticalement », les deux niveaux hétérogènes situés de part et d'autre du précédent. Si le modèle est valable, il permet de prévoir la forme du nuage de points reliant des données de ces deux niveaux hétérogènes. Quand cela s'avère possible, la réinterprétation d'autres nuages, connus d'après la littérature donnée, peut révéler de nouveaux points de vue. Par rapport au niveau homogène représenté par la physiologie des arbres, la forêt dont ils font partie, et les dimensions propres de chacun d'eux, constituent des niveaux hétérogènes ; or, à l'aide du modèle physiologique, on peut prédire la forme du nuage de points représentant, au sein d'une forêt, la relation entre hauteurs et diamètres des arbres.

Cette prédiction rend possible la réinterprétation d'une statistique reliant dans une forêt en Thaïlande, le poids du bois au poids des feuilles de chaque arbre (*fig.* 79).

Dans la pratique, le statisticien trace des courbes de régression à partir de nuages de points, tandis que le « déterministe » peut prévoir, à l'aide de son modèle, la forme de ce nuage. Les possibilités de contrôle réciproque des deux méthodes apparaissent ici clairement : consciemment appliqué, ce contrôle peut permettre un travail très économique, en réduisant à leur strict minimum le nombre de données nécessaires à une certitude scientifique.

Notre modèle structurel, au sens de THOM, des arbres et de la forêt en Guyane, se base sur l'observation de leurs architectures. Celles-ci constituent un ensemble de nouvelles données qui sert d'ossature à notre étude. Il s'y attache de nombreux faits notés par des spécialistes d'autres domaines de la Botanique. Ces recherches partant de points de vue différents des nôtres, c'est surtout dans cette partie du modèle que l'on trouvera des lacunes ou des hypothèses.

Nous avons toujours essayé de vérifier ces dernières par de brèves séries d'observations simples. En guise de résultat, nous présentons un modèle qui permet d'esquisser une image de la forêt guyanaise en termes d'énergie disponible, de l'utilisation de cette énergie, et de l'architecture végétale exprimant les modalités de cette utilisation.

Ce modèle touche à des domaines de la Botanique bien distincts, malgré les tendances à leur réunification signalées au début de cette introduction. L'un des buts essentiels de notre travail a été l'établissement de liens entre ces domaines, ce qui impliquait d'abord de reprendre les idées fondamentales de chacun d'eux, puis de reformuler ces idées, afin qu'elles puissent être liées entre elles au sein de notre modèle forestier. Nous insistons sur le caractère indispensable de ces deux préliminaires, faute desquels ce travail serait un assemblage d'essais disjoints, au lieu d'un ensemble cohérent.

Il est incontestable que tout botaniste spécialisé trouvera, quelque part dans la présente étude, des paragraphes lui paraissant d'une évidence si élémentaire qu'ils sont presque superflus, ou au moins susceptibles d'être fortement abrégés.

Or, nous soulignons de nouveau le caractère indispensable de tels exposés. Le texte doit contenir tous les éléments pour qu'un spécialiste puisse le lire facilement, sans devoir consulter trop de publications d'autres disciplines que la sienne. Ces données ont en outre été reformulées, comme il a été spécifié plus haut, et certaines d'entre elles ont reçu une attention particulière, étant essentielles à la comparaison des aspects généraux.

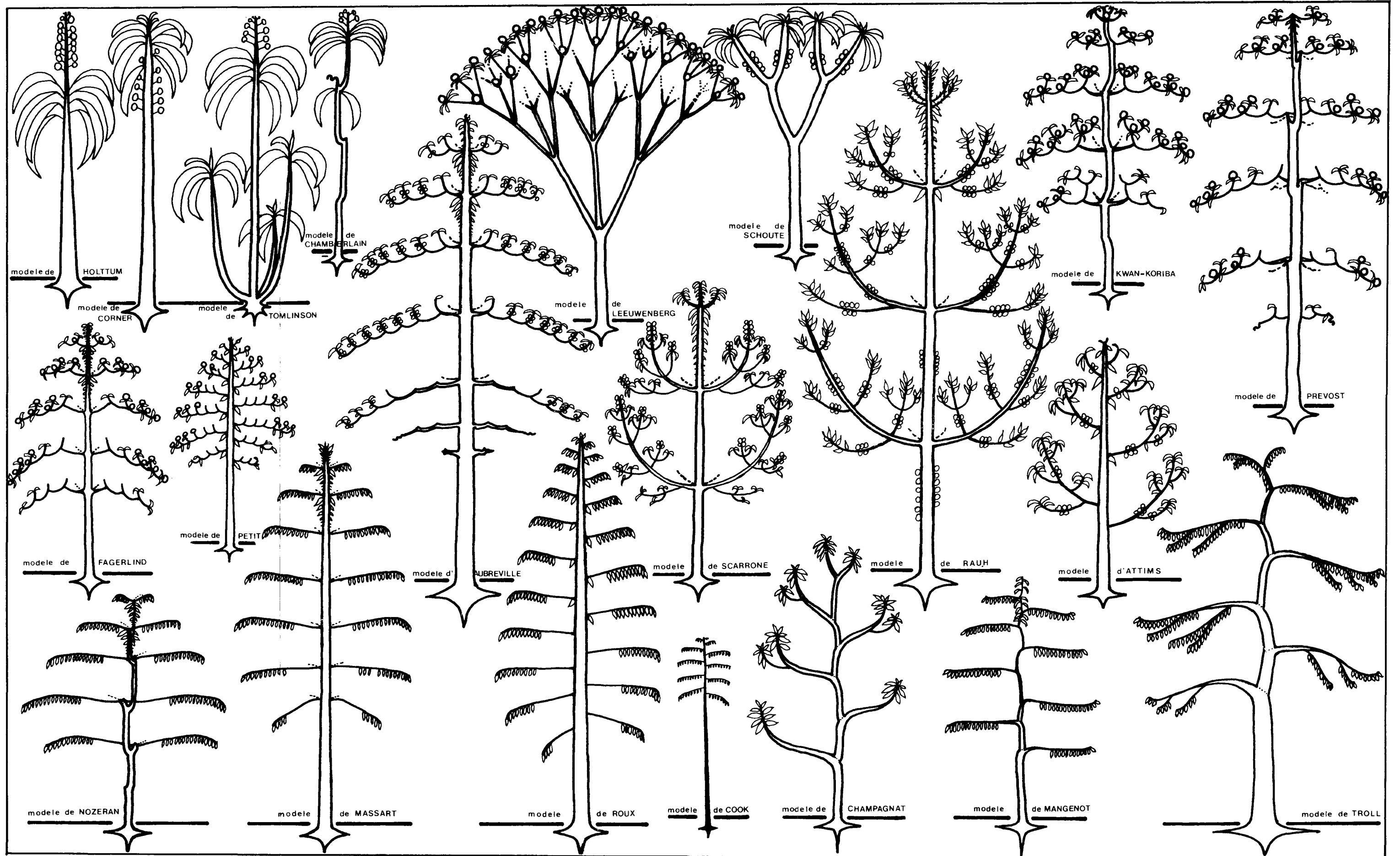
Les particularités du travail que nous présentons peuvent peut-être se résumer en disant que nous avons tenté d'approfondir l'étude de la forêt, en *élargissant* le domaine botanique examiné, alors que la tendance habituelle est à l'approfondissement par *restriction* du sujet d'étude. Le relatif isolement du laboratoire botanique du Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne a certainement favorisé notre démarche, parce que, *a priori*, nous y étions contraint à résoudre par nos propres moyens les problèmes se posant dans des domaines très différents de la Botanique. En outre, de fréquentes et longues missions en forêt guyanaise ne manquaient pas de démasquer impitoyablement toute fausse solution, par une confrontation quotidienne avec la nature tropicale.

Empruntée sous les contraintes inhérentes à ce cadre de travail, la voie suivie dans la présente étude s'est cependant avérée extrêmement riche en perspectives inattendues, et révélatrices, sur la forêt guyanaise. Le résultat d'une telle prospection ne pouvait être capté entièrement dans la terminologie courante.

Tout en partageant la méfiance générale vis-à-vis des nouveaux termes, et, surtout, vis-à-vis des néologismes, il nous a pourtant bien fallu trouver les mots exacts pour décrire nos résultats. Nous avons utilisé, autant que possible, les notions et les termes classiques; quand ceci s'avérait insuffisant, les raisons pour la création d'une nouvelle expression ont été exposées, et cette expression a été construite de la façon la plus simple possible, tout en lui donnant un caractère mnémorique suffisamment imaginé pour aider le lecteur au lieu de l'embarrasser. Soucieux de ne pas excéder le nombre absolument indispensable de nouveaux termes, nous avons parfois préféré employer un terme existant dans un domaine spécialisé, en lui donnant une signification analogue dans un autre. Nous avons été surpris de constater que les déficiences du vocabulaire classique se situaient plutôt au niveau des notions générales qu'au niveau des détails.

Les chapitres suivants, écrits selon les critères exposés, ont pour but de procurer, à tout biologiste intéressé par la forêt sempervirente, une image claire de cette végétation et des arbres qui la constituent, à l'aide d'un texte conçu pour être d'un accès aussi aisé que possible, et d'une illustration assez abondante pour visualiser autant la réalité que l'abstraction.





# PREMIÈRE PARTIE : LES ARBRES

RÉSUMÉ. — Ce sont les arbres qui constituent la forêt. Chaque espèce pousse selon une séquence bien définie de différenciations morphogénétiques, la manifestation visible de cette séquence étant par définition un modèle architectural. Le nombre de modèles est réduit par rapport à celui des espèces : d'après nos actuelles connaissances, il en existe vingt-trois, presque tous tropicaux. *Le modèle initial* débute avec la germination et se manifeste ensuite par la formation successive et ordonnée d'organes ; si, parmi ces organes, se trouvent des branches, nous parlons de *ramification séquentielle*. Plus tard, des méristèmes inactifs au sein du modèle initial peuvent être activés. Leur développement, conforme au modèle initial, fait que ce modèle se réalise plusieurs fois chez un même arbre, phénomène que nous avons appelé la *réitération du modèle*. Ces notions s'appliquent sans doute aussi à l'appareil racinaire.

La réitération du modèle est, entre autres le moyen de régénération d'arbres traumatisés. Elle peut être complète ou partielle, suivant que la séquence de différenciations est reprise entièrement ou partiellement. En vieillissant, l'arbre édifie généralement de plus en plus d'axes par réitération du modèle, mais d'une façon de moins en moins complète. Ainsi, l'arbre conforme au modèle initial pourra normalement se développer encore à l'avenir, tandis que celui qui présente une physionomie en parasol constitué de multiples modèles réitérés, est arrivé au terme de son expansion.

En Guyane, l'arbre conforme au modèle initial est cent fois plus haut que son diamètre, celui qui se régénère montre un excès de croissance en hauteur par rapport à cette relation, et là où l'on trouve la réitération prolifique du modèle, venue avec la vieillesse, l'arbre manifeste un excès de croissance en épaisseur. Outre cette relation spatiale concernant l'arbre, les modèles réitérés, montrent une désynchronisation de leurs rythmes.

L'architecture de l'arbre, et la physionomie qui à chaque moment en résulte, sont révélatrices du fonctionnement physiologique. Celui-ci dépend, à un niveau assez grossier, de trois systèmes producteurs : les feuilles, le cambium, et les racines. Leur relation consiste en amplification ou en freinage réciproques : si la production de l'un d'entre eux ralentit, les autres suivront la même tendance. Un manque de photosynthèse entraîne un manque de substances nécessaires au cambium

---

FIG. 1. — Les principaux modèles architecturaux.  
Les racines dont la structure est inconnue sont symbolisées d'un façon uniforme.

et aux racines ; une réduction de la production cambiale entraîne une insuffisance de tissus conducteurs fonctionnels, donc aussi de capacité de translocation entre la cime et les racines ; une diminution de la production racinaire, enfin, occasionne l'affaiblissement du courant de sève indispensable aux deux autres systèmes.

La production biologique en fonction du temps s'effectue selon une courbe dont le principe est connu, et qui s'applique, entre autres, aux productions racinaires, cambiales et photosynthétiques. Il est permis de considérer cette courbe comme une mesure de l'énergie qui s'écoule au travers de l'arbre. Connaissant le modèle arborescent et sa réitération, il devient possible de lier le facteur quantitatif énergétique au facteur qualitatif architectural, et de tenter une définition de la vigueur végétale. L'échange d'énergie avec le milieu fera l'objet des parties ultérieures de la présente étude.

## Chapitre premier

# Le comportement forestier des arbres

Dans ce chapitre, nous analyserons le comportement des arbres en forêt, à partir de leur germination, en fondant cette étude sur ce qui a été trouvé par F. HALLÉ et nous-même (1970), travail qui ne sera plus guère cité dans ce chapitre, mais auquel nous renvoyons pour tout détail concernant les modèles architecturaux.

Parmi ces modèles arborescents se trouvaient, en 1970, trois cas hypothétiques, dont deux ont été effectivement trouvés depuis cette date. Cependant, ce n'est que des 21 modèles résumés sur la figure 1 et dont traite principalement l'ouvrage cité, qu'il sera question dans ce qui suit.

Le comportement forestier d'un arbre est un cas particulier du comportement écologique, dont nous avons donné ailleurs la définition (1972) : ce comportement se manifeste quand tous les modèles d'un biotope précis sont soumis à un facteur écologique dirigé (gradient écologique) ou à un ensemble de tels facteurs dirigés dans le même sens. La présente étude traitera ultérieurement de ces gradients ; il est pourtant utile de retenir dès maintenant qu'ils jouent un rôle dans les phénomènes décrits.

Ce chapitre comporte trois volets d'égale importance, mais d'inégales dimensions : le premier concerne les modèles architecturaux des arbres, le deuxième, la réitération de ces modèles, et le troisième, la relation entre la hauteur et le diamètre pendant les phases successives de la croissance.

### ARCHITECTURE ET MODELE DE CROISSANCE

La définition de l'architecture comme l'ensemble de formes structurales que l'on peut observer à *un moment donné* chez le végétal, et celle du modèle de croissance comme la série d'architectures se succédant chez cette même plante *au cours du temps*, sont nécessaires pour comprendre les schémas de la figure 1. Ces dessins montrent chacun une architecture arborescente représentative d'un modèle arborescent, de telle sorte que l'on puisse comprendre ce modèle en regardant l'architecture. Le schéma complet du modèle comporterait une série chronologique de dessins faits lors de chaque étape de la ramification.

A partir de 1970, de nombreuses remarques critiques nous ont été adressées à propos de la nomenclature des modèles arborescents ; c'est pourquoi celle-ci sera ici brièvement commentée.

Dès le début, il était clair qu'une immatriculation alphabétique ou numérique des modèles provoquerait des malentendus, n'ayant aucune signification biologique, mais invi-

tant en même temps à y voir une séquence linéaire où 3 provient de 2 et Z découle de Y. En outre, toute insertion logique de nouvelles formes est impossible dans une telle série.

La dénomination de chaque modèle d'après une espèce botanique qui le réalise paraît à première vue meilleure, mais présente des pièges. Le lecteur serait tenté d'y attacher des théories issues de la taxonomie, tandis que l'architecture végétale apporte justement à cette science des données indépendantes. Les modèles étant cosmopolites, mais non les espèces, il aurait fallu choisir une espèce quelconque provenant généralement d'un seul des cinq continents, et, de ce fait, très souvent ignorée des botanistes des quatre autres. La nomenclature linnéenne, binaire, suggérerait trop, et à tort, le cas particulier.

Il en aurait été autrement avec une dénomination du style AIA, RNA, HCN, qui aurait souligné le caractère indépendant des données architecturales et permis de construire des abréviations aide-mémoire, comme « le modèle TOBOCRIT » (Tronc Orthotrope, Branches Orthotropes, Croissance Rythmique et Inflorescences Terminales). Abstraction faite du manque d'élégance de cette méthode, et de la surcharge de tels termes dont souffrent déjà les langues européennes, il s'est avéré impossible de créer 21 abréviations différentes et prononçables.

Il était également impossible de trouver 21 objets familiers auxquels pouvaient se comparer les modèles arborescents, dans le style des « pagoda trees » et « sword trees » de CORNER. La caractérisation des modèles par des mots uniques, comme l'a fait RAUNKIAER pour les types biologiques, s'avérait, elle aussi, impraticable.

Le seul système de nomenclature neutre — car non chargé de notions préconçues —, simple — parce qu'exigeant l'emploi d'un seul mot —, et n'utilisant que des noms existants, était celui qui nous a donné le VOLT, l'AMPERE, l'OHM et le WATT, les lois d'AVOGADRO, de BOYLE et de GAY-LUSSAC, les voitures BERLIET et FORD, les villes de LELYSTAD, de BRAZZAVILLE et de WASHINGTON, les îles KERGUELEN, le mont DARWIN et le Pic CARSTENZ dans les monts de NASSAU, le détroit de BEHRING, le lac VICTORIA, et, plus récemment, le cirque GAGARINE, le cycle de KREBS et celui de CALVIN, la trompe d'EUSTACHE et les barres de SANIO, le système PYTHAGORicien et le CARTESianisme, le mouvement BROWNIen et le prix NOBEL, les expressions RABELAISiennes et le rire HOME-Rique, pour ne citer que quelques exemples. Jusqu'ici, nous n'avons trouvé aucune réelle amélioration de cette nomenclature, ni ressenti — justement pour cette raison — le besoin de la changer. Mais, il va de soi que toute suggestion constructive est la bienvenue.

Enfin, nous voulons souligner que les modèles arborescents ne représentent nullement des « casiers » dans lesquels tout arbre peut être rangé. Il s'agit au contraire de points de repère dans un domaine plus ou moins continu de formes arborescentes, et il existe des cas de transition entre ces points. Cependant, la position de ces repères est telle que la « densité » des plantes autour d'eux est beaucoup plus grande qu'elle ne l'est dans les intervalles, ce qui est illustré par le tableau de la page 79.

Nous reprenons ci-dessous vingt et un modèles arborescents, en décrivant en même temps comment l'arbre conforme au modèle se transforme en celui que l'on voit habituellement en forêt.

### Les modèles arborescents

- \* LE MODÈLE DE HOLTUM, monocaule et hapaxanthique (fig. 1), ne peut se développer au-delà du modèle initial, puisque celui-ci se termine avec la mort de la plante.
- \* Il en est autrement du MODÈLE DE CORNER (fig. 1), dont le méristème terminal unique peut continuer indéfiniment une activité végétative, la sexualité s'exprimant latéralement.

Le plus souvent, un arbre monocaule reste monocaule, quelles que soient les dimensions qu'il puisse atteindre. Ceci est particulièrement vrai des Palmiers arborescents, si importants en forêt guyanaise, aussi bien — par exemple — pour le Pataoua (*Oenocarpus*

\* indique, en marge, la dénomination d'un modèle.

*oligocarpa* [Griseb.] W. Boer) qui dépasse 15 mètres, que pour le Couana (*Astrocaryum paramaca* Mart.), à tronc très court. Cette règle est pourtant moins générale chez les Dicotylédones. L'exemple familier du Papayer (*Carica papaya* L. - Caricaceae) montre le modèle de CORNER quand il est jeune. Cette espèce s'est si bien acclimatée en Guyane, qu'on la trouve souvent dans la végétation secondaire, ou dans des chablis forestiers. Des axes latéraux provenant de bourgeons sériaux se trouvent sur les troncs de vieux pieds : ces axes, situés dans des endroits quelconques, s'édifient à partir d'un niveau très bas de la même séquence de différenciations qui détermine la structure du tronc. On peut les considérer comme des rejets ou des troncs surnuméraires (fig. 2 et 3), issus du modèle de CORNER par un processus que nous nommons *réitération*.

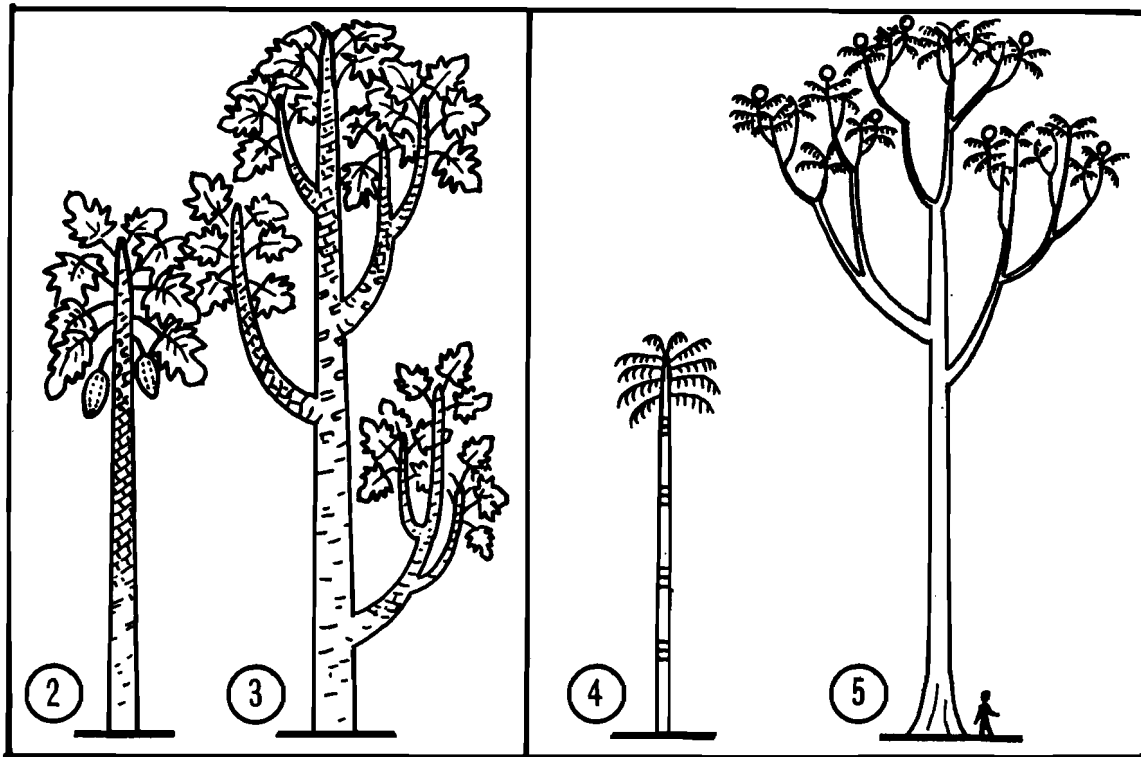


FIG. 2 et 3. — Le modèle de CORNER et sa réitération chez *Carica papaya* L. (Caricaceae).

FIG. 4 et 5. — *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae).

Jeune arbre monocaule, stérile et individu âgé ramifié par réitération ;  
inflorescences terminales sur des axes d'ordre élevé.

Le cas de *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae) est comparable à celui du Papayer. En forêt, l'espèce reste monocaule jusqu'à une hauteur de 10 à 15 mètres, sans fleurir (fig. 4). On voit alors apparaître des axes équivalents au tronc et dont l'origine se trouve dans certaines zones différenciées pendant la croissance rythmique de ce dernier. Ces zones sont donc mieux définies que chez *Carica papaya* ; les rejets se développent en branches maîtresses verticales qui dépassent le tronc primaire en répétant sa morphogenèse.

Aucun des axes forts ne porte d'inflorescence, mais il faut spécifier que presque tous les méristèmes terminaux de cette espèce sont anéantis par des attaques d'un coléoptère du genre *Hypsipila*, de sorte que l'on ne saurait affirmer, sans étude expérimentale, quel est le terme normal de leur séquence de différenciations. Des inflorescences terminales se trouvent sur des axes plus faibles d'ordre élevé (fig. 5), dont la durée de vie plus brève permet d'échapper à la destruction par l'insecte.

La morphogénèse de *C. guianensis* rappelle, par la croissance rythmique de ses axes et par ses inflorescences terminales, le modèle de SCARRONE (fig. 1), où nous l'avions classé (1970). Cependant, l'apparition de ses axes latéraux — la ramification *lato sensu* — est irrégulière dans le temps et mal définie dans l'espace. Cette ramification ne suit pas de séquence endogène ordonnée, ce qui la distingue de la *ramification séquentielle* observable au sein d'un modèle comme celui de SCARRONE. En fait, elle correspond plutôt à ce que l'on voit chez *Carica papaya* : la réitération d'un modèle à partir de méristèmes latéraux.

Les inflorescences, terminales, indiqueraient que c'est le modèle de HOLTUM qui est réitéré chez *C. guianensis*. Pourtant, le tronc initial n'arrive jamais au stade de la floraison, contrairement aux branches. Le cas, très curieux, de *Cerberiopsis candelabrum* Vieill., Apocynacée arborescente néocalédonienne étudiée par VEILLON (1971), est sur certains points, le complément de *Carapa guianensis*. Chez l'Apocynacée, tous les axes sont rigoureusement hapaxanthiques, tandis que les stades ultimes des séquences de différenciation de ces axes sont si bien coordonnés, que tous fleurissent en même temps, rendant hapaxanthique cet organisme très ramifié.

Nous reviendrons plus tard sur ces cas de transition, tout en employant dès maintenant les notions de *ramification séquentielle* et de *réitération du modèle* en examinant des cas de ramification.

- \* Les arbres du MODÈLE DE TOMLINSON (fig. 1) sont principalement des Monocotylédones dont tous les axes se conforment à l'un des deux modèles monocaules. Ces arbres en touffe sont importants en forêt guyanaise. On peut citer, par exemple, le Pinot (*Euterpe oleracea* Mart. - Palmae) atteignant jusqu'à 20 mètres de hauteur, l'un des Balisiers (*Phenakospermum guianense* Endl. - Musaceae), qui ne dépasse pas les 10 mètres, mais aussi *Geonoma stricta* (Poit.) Kunth (Palmae), ne montrant qu'une hauteur de 50 centimètres. L'équivalence de tous les axes, et surtout leur autonomie du fait qu'ils possèdent leurs propres racines, nous ont fait hésiter (1969), avec d'autres botanistes, entre les termes de rejets, tiges, branches..., etc. En fait, d'après les considérations ci-dessus, nous pouvons les considérer comme des modèles réitérés. Mais, chez les arbres à tallage, ces axes trouvent leur origine dans une zone basale du tronc initial *très bien localisée* (fig. 6).

Cependant, certaines formes montrent une ressemblance significative avec l'architecture du modèle de TOMLINSON, sans pour autant le réaliser totalement. L'exemple de *Myrcia bracteata* (Rich.) D.C. (Myrtaceae), arbrisseau du sous-bois, montre un tronc primaire qui est une succession sympodiale de bases d'axes mixtes (modèle de TROLL, voir fig. 1). Très tôt, des troncs surnuméraires du même type apparaissent près de la base du tronc initial (fig. 7). Cette basitonie caractérise surtout des arbustes tels que *Sambucus* sp. pl. (Caprifoliaceae), les Sureaux, mais également des lianes comme *Desmoncus orthacanthos* Mart. (Palmae); les axes mixtes de cette espèce montrent quelques feuilles imparfaitement distiques à la base, puis des extrémités différenciées en tiges souples, dont le méristème édifie des feuilles distiques, différentes des précédentes par la présence de crochets épineux.

Il est à noter qu'une réitération basitone, chez d'autres modèles que celui de TOMLINSON, peut faire douter du caractère séquentiel de la ramification chez ce dernier : il s'agit en effet d'un cas marginal, la limite entre ramification séquentielle et réitération du modèle n'étant pas nettement tranchée, fait sur lequel nous reviendrons.

- \* Les arbres du MODÈLE DE CHAMBERLAIN (fig. 1) sont relativement bien représentés dans le sous-bois guyanais, où des espèces des genres *Talisia* (Sapindaceae) et *Cedrela* (Meliaceae) s'y conforment, ainsi que *Potalia amara* Aubl. (Loganiaceae). Ce modèle est caractérisé par un tronc linéaire sympodial où se relaient des articles(\*) hapaxanthiques à partir de méristèmes latéraux situés juste au-dessous des inflorescences apicales. Chez des pieds plus âgés, deux relais ou plus se forment dans la même zone, au lieu de l'unique axe séquentiel. Les relais surnuméraires se trouvent parfois aussi en dehors de cette zone ou sur des

(\*) Les articles sont des « unités morphogénétiques simples et constantes qui dérivent les unes des autres par un mécanisme sympodial » (PRÉVOST, 1967).



parties plus âgées du tronc. Réalisant chacun de nouveau le modèle, ils présentent un cas de réitération dont résulte l'architecture de la fig. 8. La *physionomie* rappelle alors celle d'un individu âgé représentant le modèle de COOK (fig. 1, voir p. 31), tandis que les *architectures* sont très différentes.

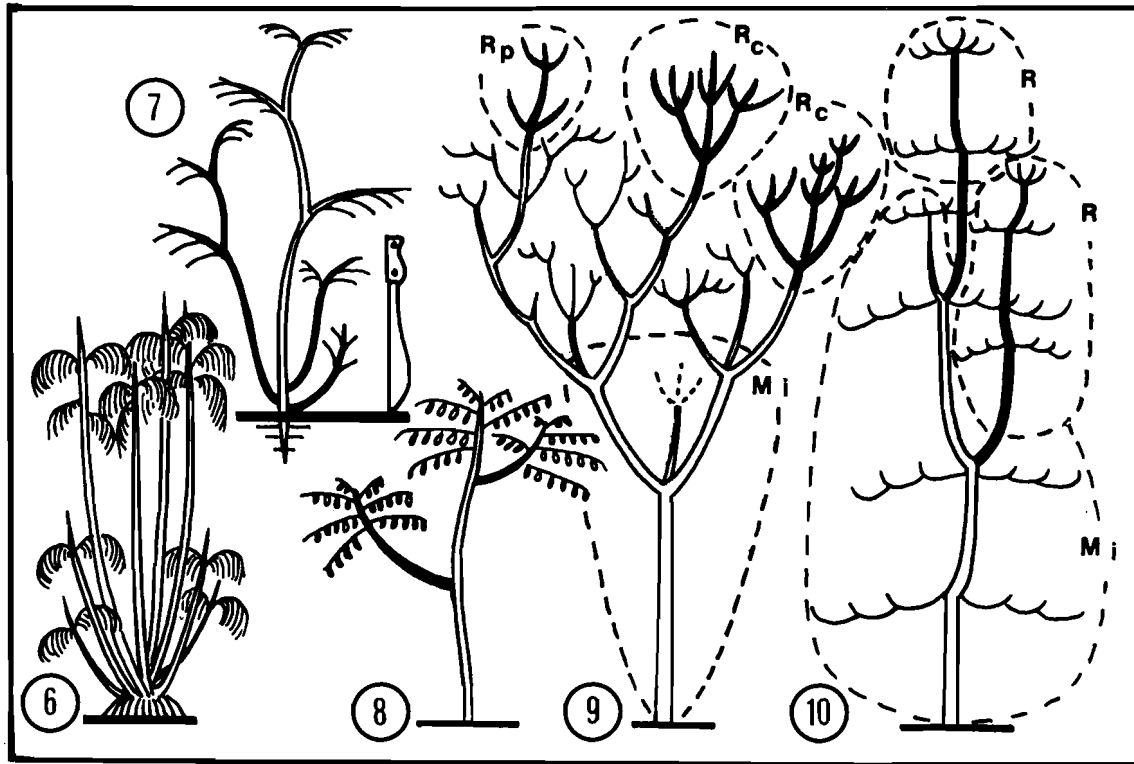


FIG. 6. — Le modèle de TOMLINSON chez *Euterpe oleracea* Mart. (Palmae).

FIG. 7. — Réitération basitone du modèle de TROLL  
(*Myrcia bracteata* [Rich.] D.C., Myrtaceae).

FIG. 8. — Réitération du modèle de CHAMBERLAIN (*Talisia* sp. pl. - Sapindaceae); convergence physiologique avec la réitération dans le modèle de COOK (*Ryania speciosa* Vahl var. *bicolor* D.C. - Flacourtiaceae).

FIG. 9. — Réitération du modèle de LEEUWENBERG après épaissement privilégié de certaines filières d'articles; M<sub>i</sub> = modèle initial — R<sub>c</sub> = réitération complète — R<sub>p</sub> = réitération partielle.

FIG. 10. — Réitération du modèle de KWAN-KORIBA;  
M<sub>i</sub> = modèle initial — R = réitération.

\* Le MODÈLE DE LEEUWENBERG (fig. 1) montre des articles morphologiquement équivalents et acrotones. Sa structure se modifie avec l'âge : les articles sont, à partir d'un certain niveau, moins nombreux que ne le suggérerait l'extrapolation du modèle. Cette diminution du nombre des relais a été suivie en détail chez *Tabernaemontana crassa* Benth., Apocynacée africaine étudiée par PRÉVOST (1969). Chez des espèces guyanaises de ce genre, se comportant d'une façon analogue, nous avons remarqué une croissance en épaisseur différentielle parmi les articles. Ceux qui sont privilégiés deviennent les plus massifs et portent un nombre de relais normal pour le modèle; les subordonnés en portent beaucoup moins (fig. 9), et peuvent être éventuellement éliminés (voir p. 90).

Dans le modèle de LEEUWENBERG, on pourrait soupçonner une même équivoque que dans le modèle de TOMLINSON : le système de relais représente-t-il une *réitération* acrotone

ou une *ramification séquentielle*? L'apparition des relais est si bien déterminée dans l'espace et dans le temps, qu'il s'agit, sans aucun doute, d'un véritable modèle arborescent à ramification séquentielle, ordonnée et prévisible. La répétition du système ramifié entier, conforme au modèle (fig. 9) en est la preuve.

Le modèle de LEEUWENBERG est très fréquent dans le sous-bois guyanais : *Miconia* sp. pl. et autres Mélastomacées, *Psychotria* sp. pl. et la plupart des Rubiacées-Psychotriées, *Tabernaemontana* sp. pl. (Apocynaceae) en sont des exemples. On trouve moins de grands arbres dans ce modèle ; parmi les rares exemples, citons le plus important : le Bois Saint-Jean (*Didymopanax morototoni* [Aubl.] Decne et Planch. - Araliaceae - voir A. HLADIK, 1970).

- \* Le MODÈLE DE SCHOUTE (fig. 1) comprend des arbres à relais équivalents, dont la limitation de croissance n'est pas liée à la floraison. Dans le cas des Palmiers ramifiés des genres *Hyphaene*, *Nypa* et *Nanorrhops*, et de *Flagellaria indica* L. (Flagellariaceae), TOMLINSON (1970, 1971) a constitué un dossier anatomique impressionnant qui met pratiquement hors de doute la nature véritablement dichotomique de la ramification chez ces espèces. Le seul exemple guyanais connu du modèle de SCHOUTE, *Connarus fasciculatus* (D.C.) Planch. (Connaraceae), dont nous avons récemment trouvé un matériel suffisamment abondant pour l'analyse, montre une architecture tout à fait différente.

*Connarus fasciculatus* est un petit arbre cauliflore, à tronc grêle et à feuilles penchées, très grandes par rapport au tronc. Après la germination, il pousse d'abord selon le modèle de CORNER, avec un unique axe à croissance rythmique. Le rythme s'y manifeste, comme chez la plantule monocaulé de l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg. - Euphorbiaceae - HALLÉ et MARTIN, 1968), par une succession d'unités de croissance sur lesquelles les grandes feuilles, d'abord rouges, molles et pendantes, se déploient et acquièrent leur rigidité pendant le repos du méristème terminal. Toutefois, chez la Connaracée guyanaise, la compétition « trophique » (voir p. 38) entre les grandes feuilles et le méristème est parfois létale pour ce dernier. Il sort alors affaibli du repos, édifie encore une unité de croissance rudimentaire avec des feuilles très réduites, et meurt. Ce processus est probablement accéléré par l'activation d'un méristème axillaire de l'une des dernières grandes feuilles ; ce méristème réitère le modèle.

Il nous semble que les articles de *Connarus fasciculatus* méritent le nom de *monopodes instables*. S'agit-il vraiment d'un modèle ? Il n'est pas possible de prévoir quand le méristème terminal disparaîtra, car les articles montrent une à cinq unités de croissance. On peut seulement affirmer qu'à cet instant, un relais subapical prendra la relève. S'il s'agit d'une séquence, celle-ci est imparfaitement définie. *C. fasciculatus* présente donc encore un exemple où il est difficile de distinguer la répétition du modèle de la ramification séquentielle. Ceci souligne le caractère hétérogène du modèle de SCHOUTE, déjà signalé en 1970.

- \* Le MODÈLE DE KWAN-KORIBA (fig. 1) est très proche de celui de LEEUWENBERG. En Guyane, ses représentants se trouvent plutôt dans la végétation ripicole, comme nous l'avons déjà souligné (1972), et dans la végétation secondaire, où l'on note *Craton* sp. ind. (Euphorbiaceae, commun à Saül), et *Himatanthus articulatus* (Vahl) Woods. (Apocynaceae). En forêt, *Aparisthium cordatum* Baill. (Euphorbiaceae) se conforme au modèle de KWAN-KORIBA.

Les jeunes arbres de ce modèle montrent la différenciation tardive d'un seul article de tronc parmi les articles du pseudo-verticille de relais. Les autres forment des branches, tandis que l'enchaînement sympodial des articles de tronc constitue un tronc unique. Plus tard, on constate la différenciation d'un plus grand nombre d'articles de tronc dans un même pseudo-verticille. Ces articles surnuméraires réitèrent le modèle ; ils sont hors séquence car imprévisibles avec la seule donnée du modèle initial. On notera la convergence physiologique entre les arbres des modèles de LEEUWENBERG (fig. 9) et de KWAN-KORIBA (fig. 10), quand une répétition prolifique a eu lieu.

- \* Nous ne connaissons le MODÈLE DE PRÉVOST (fig. 1) en Guyane que par de nombreuses espèces du genre *Cordia* (Boraginaceae) dans la végétation ripicole marécageuse, en sous-bois et parmi les arbres forestiers moyens. Chez les espèces du sous-bois, les articles de

branches sont très spécialisés, et l'on ne trouve de réitération du modèle qu'à partir de méristèmes latéraux du tronc. Chez les arbres moyens, comme *Cordia tetrandra* Aubl., les bourgeons aux aisselles des feuilles dorsales des articles de branches engendrent des axes orthotropes, pouvant se développer en petits troncs surnuméraires réitérant le modèle, ou porter très rapidement des inflorescences.

\* Le MODÈLE DE FAGERLIND (fig. 1) caractérise plusieurs espèces du sous-bois guyanais : *Quararibea turbinata* Poir. in Lam. (Bombacaceae), *Miconia* sp. (Melastomaceae), et *Conohoria* sp. pl. (Violaceae ; le genre est parfois inclus dans *Rinorea*). Dans les végétations ripicoles et secondaires, *Quararibea guianensis* Aubl. (Bombacaceae) et *Duroia* sp. pl. (Rubiaceae) présentent ce modèle.

La réitération peu abondante se produit généralement à partir de méristèmes latéraux sur le tronc, entre les étages de branches articulées. Chez *Quararibea turbinata*, nous avons cependant constaté la présence de modèles réitérés sur les bases de branches d'individus âgés ; il pourrait s'agir de néoformations de méristèmes, car sur l'article normal aucun bourgeon n'existe, à part celui qui, axillé par la seule feuille de chaque article — la préfeuille  $\alpha$  — édifie l'article suivant.

Les *Conohoria* constituent un cas curieux. Leur tronc est un monopode instable (cf. p. 24). Après l'ébauche d'un étage de branches, plusieurs méristèmes latéraux, axillés par des écailles, sont produits sur le tronc avant l'entrée en repos de l'apex. Les entrenœuds restent courts dans cette zone : on trouve, en dessus des jeunes branches, un plateau sur lequel quelques bourgeons sont disposés en spirale autour du méristème terminal dormant (fig. 11).

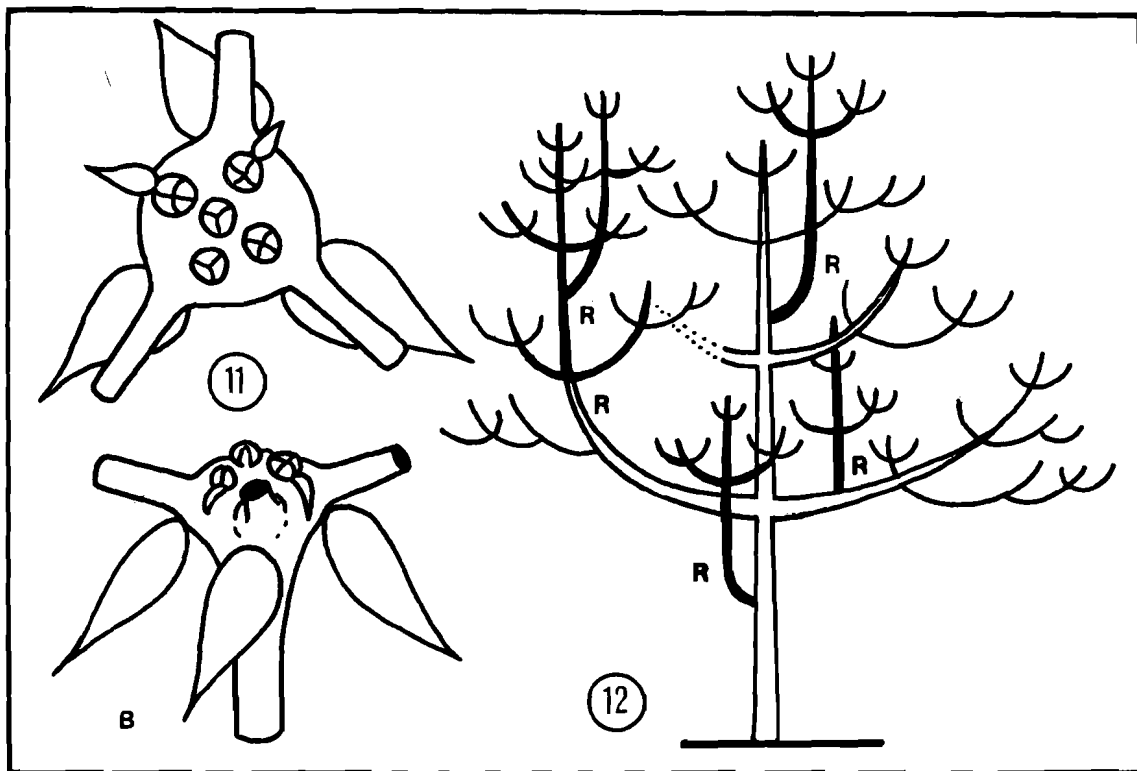


FIG. 11. — *Conohoria* sp. pl. (Violaceae - modèle de FAGERLIND). Sommet d'un tronc, portant quelques bourgeons entourant l'apex. Chacun de ces bourgeons peut poursuivre la croissance en hauteur : le tronc est un monopode instable. A. — Vue d'en haut ; B. — Vue latérale.

FIG. 12. — Réitération (R) du modèle de RAUH, à partir de méristèmes latéraux ou d'apex de branches.

Trois solutions existent pour la continuation de la croissance en hauteur et apparaissent avec des fréquences comparables : le méristème terminal peut reprendre son activité, les autres restant en repos ; le méristème terminal peut se réactiver en même temps qu'un ou deux bourgeons voisins qui réitéreront le modèle ; enfin, le méristème terminal peut mourir, tandis qu'un ou plusieurs bourgeons périphériques réitérent le modèle. Les *Conohoria* appartiennent au modèle de FAGERLIND, parce que, le plus souvent, le méristème terminal survit. Pourtant, la tendance au tronc sympodial suggère une comparaison avec les modèles de PRÉVOST, de KWAN-KORIBA et de NOZERAN (cf. fig. 1).

Quelques Annonacées, telles que *Fusaea longifolia* Aubl., arbre moyen ou petit, et un arbrisseau d'un mètre de haut, d'un genre probablement nouveau pour la Guyane (herbier OLDEMAN 3066, P, CAY), se conforment au MODÈLE DE PETIT (fig. 1), ainsi que de très nombreuses espèces du genre *Piper* (Piperaceae). Il est rare que de telles plantes réitérent leur modèle ; si tel est le cas, la réitération a lieu à partir de méristèmes latéraux, généralement à la base du tronc. Chez *Piper* cf. *augustum* Rudge, ces modèles réitérés forment rapidement leurs propres racines et deviennent ainsi relativement autonomes.

\* En forêt guyanaise, le MODÈLE D'AUBRÉVILLE (fig. 1) est très important. S'y conforment surtout les arbres grands ou moyens, comme *Terminalia* (Combretaceae) et *Manilkara*, *Pouteria* ou *Priourella* (Sapotaceae). Sur un tronc monopodial à croissance rythmique, ces arbres portent des étages de branches articulées. Les articles ne sont pas définis par une inflorescence terminale, mais par le fonctionnement très ralenti de leurs apex : chez certaines espèces (cf. *Terminalia amazonia* Exell), on serait tenté de parler d'un comportement en rameau court de ces parties distales. Quand ce phénomène s'exprime fortement, la séquence de différenciations est stricte et la définition du modèle ne pose aucun problème.

Il existe cependant de nombreux cas marginaux, tel *Pachira aquatica* Aubl. et *P. insignis* Sav. (Bombacaceae), où la croissance des articles est bien plus lente que celle du tronc, mais nullement brachyblastique. Quand on observe un pied à croissance particulièrement vigoureuse, on est enclin à l'interpréter selon le modèle de RAUH (cf. fig. 1). La valeur de points de repère des modèles architecturaux (cf. p. 20) est ici parfaitement illustrée.

La réitération du modèle D'AUBRÉVILLE ne se produit pas seulement à partir de méristèmes situés sur le tronc ou les branches — en particulier sur les parties basales de leurs articles —, mais encore, par la dédifférenciation de méristèmes terminaux de ces articles. Nous avons déjà exposé ces phénomènes dans une étude de la forêt ripicole (1972).

\* Le MODÈLE DE SCARRONE (fig. 1) est caractérisé par un tronc monopodial à croissance rythmique, avec des branches orthotropes à inflorescences terminales, qui forment des complexes sympodiaux, mais non articulés. Ceci tient à ce que la floraison intervient après une période végétative dont la durée n'est pas fixée, de sorte que le nombre d'entrenœuds produits peut être très différent d'un axe à l'autre.

Des cas de néoténie ont été constatés par SCARRONE (1969) chez de jeunes Manguiers (*Mangifera indica* L. - Anacardiaceae), monocaules et portant une inflorescence terminale. Les arbres de ce modèle montrent un manque de stabilité méristématique du tronc, observé par SCARRONE (1971) chez la même espèce, et visible en Guyane dans l'architecture des *Spondias* sp. pl. (Anacardiaceae) et des *Fagara* sp. pl. (Rutaceae). Tout ceci indique une séquence de différenciations très floue dans le modèle de SCARRONE. Ce modèle reste cependant nécessaire comme point de repère architectural, à cause du nombre d'espèces occupant cette position intermédiaire entre les modèles de LEEUWENBERG et KWAN-KORIBA, et celui de RAUH, comme nous l'avons déjà exposé (1970). Pourtant, nous connaissons aussi l'exemple de *Triplaris surinamensis* Cham. (Polygonaceae), chez lequel le modèle de SCARRONE est plus stable.

\* Le MODÈLE DE RAUH (fig. 1), différant seulement de celui de SCARRONE par ses inflorescences latérales, montre une séquence de différenciations beaucoup plus stricte, analysée par F. HALLÉ et MARTIN (1968) chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg. - Euphorbiaceae). Une longue liste d'exemples peut illustrer l'importance de ce modèle en forêt guyanaise ; nous nous limitons ici aux genres *Couma* (Apocynaceae), *Protium*, *Tetragastris*, *Tratinickia* (Burséraceae), *Carpotroche* (Flacourtiaceae), *Aniba* (Lauraceae), *Bagassa*, *Cecropia*,

*Pourouma* (Moraceae) et *Sterculia* (Sterculiaceae), dans lesquels de nombreuses espèces représentent le modèle de RAUH.

Il importe de ne pas confondre les intermédiaires entre les modèles d'AUBREVILLE (p. 26) et de RAUH, avec les structures axiales convergentes, qui font que les extrémités de branches âgées du modèle de RAUH, composées d'axes réduits, *parce que d'ordre élevé*, ressemblent aux branches du modèle d'AUBREVILLE, composées d'emblée d'articles réduits, comme l'implique *la séquence de différenciations* (cf. p. 26).

La réitération du modèle est analogue chez le modèle de RAUH et de SCARRONE. Elle se produit à partir de méristèmes situés sur le tronc, entre les étages de branches, ou sur les branches, mais elle peut également procéder de la dédifférenciation d'un méristème terminal de branche (fig. 12). La dédifférenciation implique, dans le modèle de SCARRONE, que la floraison terminale de l'axe soit retardée, parfois *ad infinitum*. L'équivalence de tous les axes aériens, qu'ils soient séquentiels ou réitérés, confère au modèle de RAUH une remarquable souplesse morphogénétique, d'où probablement l'abondance de ce modèle.

\* Le MODÈLE D'ATTIMS (fig. 1) diffère du précédent par sa ramification continue ou diffuse, et ne comprend que de très rares espèces guyanaises. La réitération de ce modèle s'effectue rarement sur le tronc ; le plus souvent, elle intervient par la dédifférenciation d'un méristème de branche — cas courant chez le Gaïac de Cayenne, *Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd. (Caesalpiniaceae) — ou par l'activité hors séquence de méristèmes sur les branches. Ce dernier processus est habituel chez le Palétuvier rouge, *Rhizophora* sp. pl. (Rhizophoraceae), où les modèles réitérés forment souvent leur propre système racinaire en envoyant des échasses vers le sol boueux. Comme on l'a vu chez le modèle de TOMLINSON (p. 22), de telles racines rendent le modèle réitéré pratiquement autonome.

TOMLINSON (1972) constate, chez *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), du modèle d'ATTIMS, l'existence d'une « certaine périodicité » dans la formation de branches, mais de telle sorte que « in this tree... the unit of growth should be regarded as the internode itself rather than an « annual » shoot increment with many internodes... ». Le nombre d'entre-nœuds sur un même arbre étant très élevé, on voit que la « situation initiale » est si compliquée (cf. p. 13 du présent travail), que le résultat, au niveau du modèle, devient « statistique ». Ce fait figure dans la définition du modèle d'ATTIMS, où il est indiqué comme une ramification diffuse.

Sur le plan théorique, c'est ainsi que l'on peut définir la différence entre la séquence du modèle d'ATTIMS, constituée de très nombreuses petites étapes, et celle du modèle de RAUH, contenant un nombre réduit de grandes unités de croissance, traduites par une ramification *rythmique*. Nous reviendrons sur la ramification *continue* lors de l'examen du modèle de ROUX (p. 29).

\* Une nouvelle différenciation axiale, la plagiotropie, apparaît avec le MODÈLE DE NOZERAN (fig. 1). La notion de plagiotropie ne constitue pas plus que nos autres conceptions architecturales une catégorie contraignante, car il existe des intermédiaires entre les axes orthotropes et plagiotropes (voir MASSART, 1923). D'autre part, le rôle de l'inflorescence dans l'architecture arborescente devient accessoire, du moment qu'elle se produit sur une branche plagiotrope ; la position de l'inflorescence reste importante pour comprendre ces axes, mais peut être écartée en tant que critère du modèle arborescent. Elle n'intervient désormais qu'à un niveau plus fin que celui de l'arbre entier.

D'après nos connaissances actuelles, le modèle de NOZERAN est plus rare dans l'Ancien Monde qu'aux Amériques : en Guyane, il est représenté par de grands arbres forestiers, comme le Maria-Congo, *Geissospermum sericeum* (Sagot) Bth. (Apocynaceae), le Méquoi, *Minquartia guianensis* Aubl. (Olacaceae), le Cacao-macaque, *Theobroma speciosum* Spreng. (Sterculiaceae), ainsi que par des arbrisseaux du genre *Mabea* (Euphorbiaceae). Le nombre d'espèces conformes à ce modèle reste réduit, mais on les trouve assez fréquemment en forêt (voir les tableaux floristiques de SCHULZ, 1960).

La réitération du modèle se produit généralement à partir de méristèmes latéraux du tronc, souvent par la formation de plusieurs articles de tronc. Chez *Theobroma speciosum*,

nous avons constaté (*cf.* p. 41) que la réitération sur les branches est difficile à provoquer expérimentalement. Pourtant, *Mabea taquari* Aubl. (Euphorbiaceae) produit dans la nature, outre des réitérations sur le tronc, des modèles réitérés par la dédifférenciation de méristèmes terminaux de branches plagiotropes.



FIG. 13. — *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Myristicaceae, modèle de MASSART). Individu d'une trentaine de mètres de haut, avec de nombreux modèles réitérés sur les branches et le tronc. Montagne Mahury, Ile de Cayenne, 1966.

\* Chez le MODÈLE DE MASSART (fig. 1), le tronc est monopodial à croissance et ramification rythmiques. De nombreuses espèces présentent ce modèle en Guyane : des géants tels que le Fromager, *Ceiba pentandra* Gaertn. (Bombacaceae), et les Mahot-cigare, *Couratari* sp. pl. (Lecythidaceae), ainsi que des arbres moyens, comme les Cèdres, *Ocotea* sp. pl. (Lauraceae), les Yayamadou, *Virola* sp. pl. (Myristicaceae) et les Citronelles (*Aspidosperma* sp. pl. - Apocynaceae); enfin, des arbrisseaux et arbustes des genres *Diospyros* (Ebenaceae) et *Lacmellea* (Apocynaceae).

Tous ces arbres peuvent réitérer le modèle à partir de méristèmes latéraux du tronc. Sur les branches, des méristèmes de réitération peuvent se trouver aux aisselles de feuilles dorsales d'axes plagiotropes à phyllotaxie spiralée (*Ceiba*, *Ocotea*) ou aux aisselles de quelques feuilles particulières, comme les préfeuilles, sur des rameaux plagiotropes à feuilles distiques (*Virola*, fig. 13). De tels méristèmes peuvent également faire défaut (*Diospyros* sp. pl.). Les méristèmes terminaux de branches plagiotropes à phyllotaxie spiralée peuvent aussi, en se dédifférenciant, réitérer le modèle (*Ocotea*, *Ceiba*); chez *Diospyros sericea* A. DC.

(Ebenaceae), de tels méristèmes vont graduellement édifier une branche verticale, mais qui ne perd pas sa distichie ; nous retrouverons ceci dans le modèle suivant (fig. 14).

\* Le MODÈLE DE ROUX (fig. 1) montre une ramification *diffuse* ou *continue*, chaque nœud du tronc, à partir d'une certaine hauteur, émettant une branche plagiotrope. Les entrenœuds devraient-ils, comme chez le modèle d'ATTIMS (p. 27), être considérés comme des unités de croissance, à l'opposé du modèle de MASSART, où ces unités de croissance seraient composées de multiples entrenœuds ?



FIG. 14. — *Xylopia discreta* Spr. et Hutch. (Annonaceae, modèle de Roux). Arbre d'environ 7 mètres de haut. Noter les extrémités des branches, se redressant à la verticale, sans perdre la distichie foliaire. Terrain vague près de la Lagune de Montjoly, Ile de Cayenne, 1972.

Généralement, le comportement des nœuds successifs du tronc, dans le modèle de ROUX, suit un *gradient* morphogénétique (cf. NOZERAN, BANCILHON et NEVILLE, 1971), et non une « certaine périodicité », comme chez *Rhizophora mangle* L. (p. 27). Nous reviendrons sur la comparaison entre gradients et séquences morphogénétiques (p. 34) ; dès maintenant, notons que l'arbre conforme au modèle de ROUX se conçoit aisément comme *une seule unité de croissance*. Ces notions mènent à la subdivision suivante de la ramification séquentielle :

- Séquence de nombreuses unités de croissance (ex. : entrenœuds) :  
Ramification diffuse.
- Séquence de quelques unités de croissance (ex. : étages) :  
Ramification rythmique.
- Séquence d'une seule unité de croissance (modèle entier) :  
Ramification continue.

Or, l'observation de nombreux arbres montre que la ramification diffuse ne se distingue pas de la ramification continue sans une analyse à un niveau plus fin. Chacun des modèles de PETIT, d'ATTIMS et de ROUX (cf. fig. 1), réunit des arbres conformes à l'une ou l'au-



tre des séquences « extrêmes », comportant un maximum ou un minimum d'unités de croissance. Ceci est nécessaire si l'on veut repérer efficacement l'architecture d'une espèce ; pour des recherches au niveau de l'organogénèse, il faut pourtant les séparer. Cette réserve expressément formulée, il ne paraît pas utile de redéfinir ces trois modèles, ni de scinder chacun d'entre eux.

La réitération du modèle de ROUX se produit assez rarement sur les branches mais le résultat en est parfois spectaculaire, tant dans la cime énorme du géant Koupi, *Goupia glabra* Aubl. (Celastraceae), où des bourgeons sériaux la réalisent, que chez le petit *Trema micrantha* Blume (Ulmaceae), où le méristème terminal de chaque branche se dédifférencie après avoir formé une partie basale à feuilles distiques, pour réitérer ensuite le modèle. On note le cas curieux de *Xylopia discreta* Spr. et Hutch. (Annonaceae), où l'extrémité de la branche se redresse à la verticale, mais garde sa distichie foliaire (fig. 14). La réitération du modèle par des méristèmes de branches plagiotropes, suivie par l'élimination de la partie distale de la branche (fig. 15), a été dessinée par Van der PIJL (1953) chez deux arbres indonésiens : *Michelia champaca* L. (Magnoliaceae) et *Cinnamomum celebicum* Miq. (Lauraceae). Ces espèces se conforment probablement au modèle de ROUX ; la localisation exacte des méristèmes de réitération est inconnue.

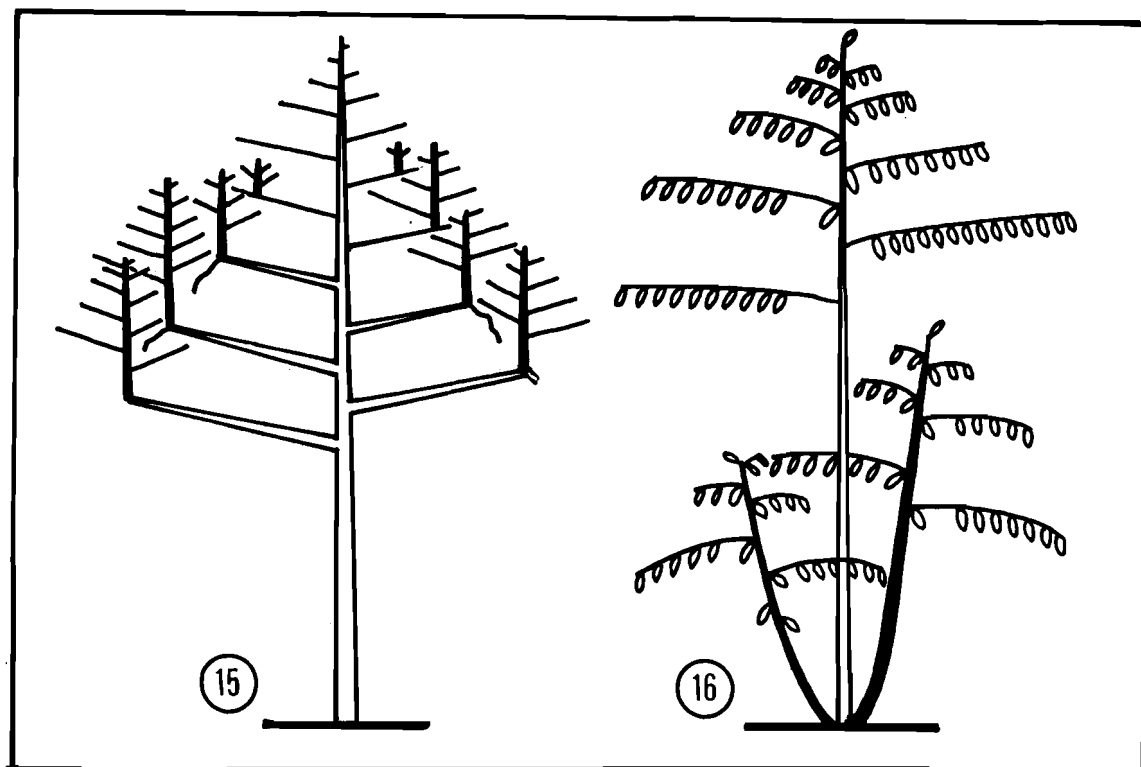


FIG. 15. — *Michelia champaca* L. (Magnoliaceae), schématisé d'après Van der PIJL (1953).  
Noter l'élimination de la partie distale des branches portant les modèles réitérés.

FIG. 16. — Réitération basitone du modèle de ROUX, de règle chez *Casearia* sp. pl.  
(Flacourtiaceae) de la végétation secondaire guyanaise.

Quand la réitération a lieu sur le tronc, nous l'avons surtout observé à la base de la plante (fig. 16). Chez quelques espèces du genre *Casearia* poussant en végétation secondaire, une réitération basitone est de règle (cf. p. 22).

Le modèle de ROUX est richement représenté en forêt guyanaise. Outre les espèces déjà citées, mentionnons le Manil, *Symphonia globulifera* L.f. (Guttiferae), les genres *Guat-*

*teria* (Annonaceae) et *Perebea* (Moraceae), et plusieurs espèces de *Ryania* (Flacourtiaceae), *Vismia* (Guttiferae), et *Faramea* (Rubiaceae).

\* Les arbres du MODÈLE DE COOK montrent un tronc monopodial et une émission continue d'axes phyllomorphiques (fig. 1). Dans le sous-bois guyanais, ils sont rares (*Ryania speciosa* Vahl var. *bicolor* D.C. - Flacourtiaceae ; *Tapura* sp. pl. - Dichapetalaceae).

La définition du modèle est sans équivoque quant à la séquence de différenciations : la ramification est continue et non diffuse. Il existe néanmoins de très nombreux intermédiaires entre ce modèle et celui de ROUX en Guyane, par exemple chez les genres *Ryania* et *Casearia* (Flacourtiaceae). La suppression du modèle de COOK, et son inclusion dans le modèle de ROUX, ne paraissent cependant pas souhaitables, à cause de l'utilité d'un repère architectural indiquant l'acquisition complète de la phyllomorphie chez les branches plagiotropes.

Après avoir atteint une certaine hauteur, les arbres du modèle de COOK montrent une réitération à partir de méristèmes « axillés » par les rameaux phyllomorphes. Cette réitération apparaît dans des zones quelconques du tronc, mais, préférentiellement, dans des zones d'élagage. L'architecture modifiée ressemble *physionomiquement* à celle d'une plante âgée du modèle de CHAMBERLAIN (fig. 8).

L'architecture du dernier groupe de modèles est définie par la présence d'axes mixtes. Qu'ils soient entièrement orthotropes, entièrement plagiotropes ou mi-orthotropes mi-plagiotropes, ces axes mixtes présentent un segment-tronc basal et un segment-branche distal, séparés par une partie courbe ou s'édifie l'axe mixte de relais.

\* Dans le MODÈLE DE CHAMPAGNAT (fig. 1), les axes mixtes, tous orthotropes, se succèdent en position mésotone ou basitone, l'un sur l'autre. Au début, il en résulte un tronc fait des segments basaux de chaque axe. Plus tard, on peut constater le développement de deux ou trois relais contemporains, ou la formation tardive de tels axes sur un segment-branche à croissance en épaisseur privilégiée : chacun de ces axes hors séquence est un axe de réitération.

Il est facile de confondre la séquence de différenciations du modèle de CHAMPAGNAT avec une succession de rejets ou de réitérations, d'observation courante sur des axes ayant subi une arcure (cf. CHAMPAGNAT, 1954). Selon la séquence, le premier axe mixte de ce modèle atteint obligatoirement une phase d'instabilité verticale, suivie d'une courbure inévitable provoquant automatiquement l'apparition d'un relais. L'insolite de cette séquence est le signal de ramification, d'apparence « mécanique » ici, biochimique chez d'autres modèles. Pourtant, cette séquence n'est pas moins précise que les autres : à titre d'exemple, les premiers axes latéraux apparaissent, chez *Cecropia* sp. pl. (Moraceae ; modèle de RAUH), comme chez *Carpotroche longifolium* (Poepp. et Endl.) Bth. (Flacourtiaceae ; modèle de CHAMPAGNAT) à une distance du sol prévisible, avec une marge d'incertitude du même ordre et qui dépend du milieu.

Dans le sous-bois et en végétation secondaire guyanaise, on note entre autres, *Abuta* sp. pl. (Menispermaceae), *Coccoloba guianensis* Meisn. (Polygonaceae), *Cordia tomentosa* Lam. et sp. *proximae* (Boraginaceae) et *Siparuna* sp. pl. (Monimiaceae) du modèle de CHAMPAGNAT ; chez tous se manifeste une tendance à la réitération basitone.

\* Le MODÈLE DE MANGENOT (fig. 1), assez rare en Guyane, montre des axes mixtes à segment-tronc orthotrope et à segment-branche plagiotrope par la différenciation du méristème terminal. Cette différenciation s'effectue en général rapidement, de sorte que la zone courbe de transition est brève. Chez *Hirtella cauliflora* Hub. (Rosaceae), petit arbre myrmécophile du sous-bois guyanais, il existe sur chaque axe mixte un seul entrenœud basal dressé, puis un entrenœud de transition dont la feuille axille le relais, enfin, une série indéfinie d'entrenœuds formant un segment-branche à phyllotaxie distique (DE GRANVILLE, comm. pers.).

L'architecture complexe du Bois-flèche, *Mouriri crassifolia* Sagot (Melastomaceae, fig. 17 et 18), montre à la fois une instabilité méristématique des axes mixtes rendant parfois malaisée la reconnaissance du modèle, et la réitération de ce modèle. La plantule de *M. crassifolia* possède un seul axe mixte à segment-tronc orthotrope, relayé une fois ou deux

selon le modèle (fig. 17 A). Mais, couramment, on voit précocement disparaître le méristème terminal d'un axe, puis s'activer un méristème latéral produisant un rameau plagiotrope à distichie foliaire. Près de la base de ce rameau se trouvent des méristèmes capables de réitérer le modèle (fig. 17 B). Ces processus se répètent plusieurs fois.

Quand l'arbre grandit, on observe fréquemment que les axes réitérés, édifiés non plus seulement sur des rameaux, mais aussi sur des segments-troncs, se comportent comme si la phase orthotrope avait été prolongée. Il en résulte la formation d'un segment-tronc à croissance rythmique, qui, isolé de l'arbre, ferait penser au modèle de MASSART (fig. 18 C). Rarement, le méristème terminal d'un tel axe survit assez longtemps pour se différencier et édifier un segment-branch. Le plus souvent, il meurt en phase orthotrope, après l'une des périodes de repos. L'arbre continue sa croissance par une nouvelle réitération du modèle, selon l'une des voies décrites ci-dessus (fig. 18 B et A).

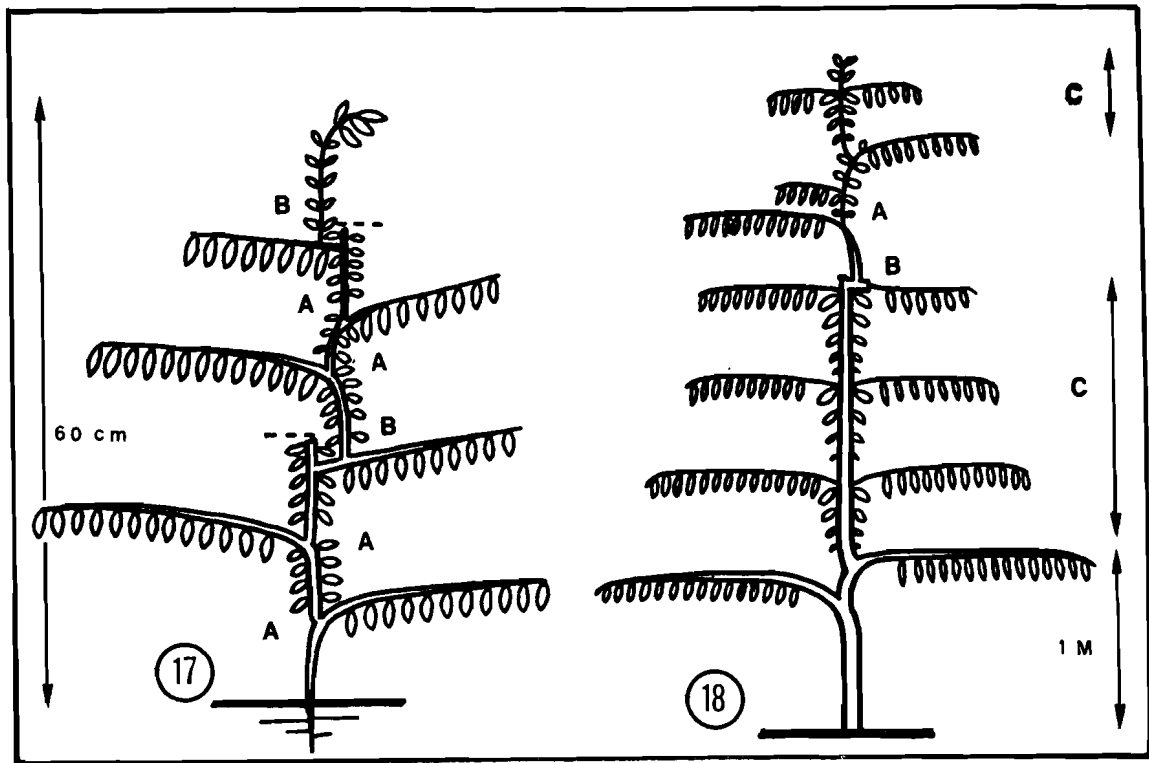


FIG. 17. — *Mouriri crassifolia* Sagot (Melastomaceae - modèle de MANGENOT), plantule.  
A = relais séquentiel. B = réitération à la base d'une branche plagiotrope.

FIG. 18. — Même espèce; arbre plus âgé, montrant une phase orthotrope prolongée (C) du segment-tronc se comportant alors comme dans le modèle de MASSART, une réitération à la base d'une branche (B) et un relais séquentiel (A).

Beaucoup d'espèces du modèle de MANGENOT (Annonaceae sp. pl. - *Vismia* sp. pl., Gut-tiferae - *Mouriri* sp. pl., Melastomaceae) possèdent des axes mixtes monopodiaux instables (cf. p. 24). Est-ce une faiblesse inhérente à ce type de séquence de différenciations? En tout cas, il faut connaître aussi bien cette séquence que la notion de réitération, pour bien comprendre de telles architectures.

\* Cette révision critique des modèles arborescents se termine avec le MODÈLE DE TROLL (fig. 1), comprenant les arbres à axes mixtes entièrement plagiotropes. Le caractère essentiel de ce modèle est, que tous ces axes sont équivalents, ou au moins, très près de l'être.

L'équivalence de tous les axes entraîne une très grande souplesse morphogénétique du modèle en question, comme nous l'avons montré ailleurs (1972). S'il est toujours possible de trouver un tronc primaire en se référant au premier axe mixte formé, l'épicotyle, la croissance de troncs surnuméraires ne change pas profondément le modèle. Leur existence peut être décelée par le nombre de fourches, élevé chez les exemplaires âgés.

En constatant qu'un arbre ne change pas profondément lorsque son modèle est réitéré, on met en question la nature de la séquence de différenciations. Se réduit-elle ici à l'enchaînement sympodial plus ou moins fortuit de segments-troncs, d'ailleurs difficiles à distinguer des segments-branches, également plagiotropes ?

Les jeunes arbres du modèle de TROLL s'y conforment bien rigoureusement : ils montrent une succession linéaire sympodiale de segments-troncs ; ceux-ci proviennent, selon l'espèce, d'un redressement secondaire basal ou d'un affaissement distal de l'axe. La situation du relais est prévisible, avec un intervalle d'incertitude raisonnable, réduit en serre ; enfin, les rameaux d'ordre élevé ne possèdent plus de segment-tronc.

Le jeune arbre présente cependant de multiples méristèmes latéraux en réserve : leur développement, hors séquence, est une réitération — car ils édifient des axes mixtes — mais il est en même temps très proche de la ramification séquentielle — puisque les axes mixtes sont les unités normales de cette ramification. C'est pourquoi la souplesse morphogénétique des arbres du modèle de TROLL est grande ; ils constituent le groupe architectural le plus important chez les Angiospermes. Quelques exemples guyanais sont les grands arbres des familles des Lecythidaceae (*Lecythis* s.l. — y compris *Eschweilera* et *Chytroma*), des Leguminosae (*Dicorynia*, *Eperua*, *Hymenaea*, *Inga*, *Peltogyne*, *Pterocarpus*, *Swartzia*, *Vouacapoua*, etc.), des Moraceae (*Brosimum*, *Piratinera*), des Rosaceae (*Licania*, *Couepia*, *Parinari*), ainsi que des espèces plus basses des genres *Hirtella* (Rosaceae), *Swartzia* (Leguminosae) ; *Annona*, *Rollinia* (Annonaceae) et *Myrcia* (Myrtaceae).

Vu l'énorme quantité d'espèces appartenant au modèle de TROLL, une subdivision de ce modèle valait d'être considérée. Mais les critères pouvant servir à une telle scission s'avèrent appartenir au niveau d'intégration concernant les axes. La position de l'inflorescence, en particulier, perd son importance architecturale quand il y a plagiotropie (p. 27). Si l'architecture de ces arbres, encore imparfaitement connue, ne révèle pas de nouveaux critères, nous proposerons de conserver le modèle de TROLL.

## LA REITERATION DU MODELE

Les observations ci-dessus permettent d'affirmer que presque tous les arbres montrent un stade de formation de troncs surnuméraires. Ces rejets se développent ensuite en structures conformes au modèle spécifique de l'arbre, ou qui en sont directement dérivés, donc très proches. Il en est ainsi, au moins, pour les espèces de Dicotylédones formant la charpente forestière en Guyane.

Nous avons proposé le terme de *réitération du modèle* pour nommer ce phénomène. Dans les paragraphes ci-dessous, une définition plus rigoureuse en sera formulée, s'appuyant sur les données des pages précédentes. Nous examinerons ensuite le rôle de la réitération dans la régénération d'arbres traumatisés, quelques expériences concernant les axes surnuméraires, la manifestation de la réitération au cours de la vie d'un arbre forestier, et les relations entre le modèle initial et les modèles réitérés.

### Définitions de la ramification séquentielle et de la réitération

Les notions de modèle arborescent, de ramification et de réitération, telles que nous les avons décrites dans les pages précédentes, se réfèrent toutes à l'existence d'une séquence de différenciations. Cette séquence est en fait notre image des modifications morphogénétiques successives, qui ont également été étudiées par d'autres botanistes. Il nous paraît indis-

pensable d'introduire ici deux autres conceptions très connues, le *gradient morphogénétique* (NOZERAN, BANCILHON et NEVILLE, 1971), et le jeu de *préséances entre bourgeons* (CHAMPAGNAT, 1954 ; SCARRONE, 1971), afin de dégager, par une comparaison avec la *séquence de différenciations*, des définitions aussi solides que possible.

ROUX (1968) [fig. 19 A] donne un graphique représentant les gradients morphogénétiques sur le rameau plagiotrope de *Phyllanthus amarus* Schum. et Thonn. (Euphorbiaceae, modèle de ROUX). En dehors du gradient inflorescentiel, aucun de ces gradients ne se manifeste chez la plante intacte : il s'agit de potentialités des aisselles vides, même la formation de méristèmes étant « hors de séquence ». Cependant, on peut bouturer une telle branche, afin que les possibilités latentes se réalisent. On trouve alors la formation de cal, d'axes orthotropes, d'axes plagiotropes ou intermédiaires et d'inflorescences. Ces produits axillaires ne sont pas distribués au hasard ; chaque aisselle a des prédispositions précises.

Sur la figure 19 B, nous avons classé ces prédispositions, absentes, très latentes, latentes ou peu latentes, pour les aisselles successives d'une branche bouturée. A la base se trouvent des aisselles ayant la possibilité d'édifier un axe orthotrope portant à son tour des rameaux plagiotropes en spirale continue. Ceci est la définition même du modèle de Roux, qui peut donc être *complètement réitéré* à partir de ces aisselles.

Les axes plagiotropes formés dans d'autres aisselles correspondent à une *partie* du modèle de ROUX, qui ne se trouverait pas sur une plante intacte, dans son milieu habituel, de sorte qu'on peut parler d'une *réitération partielle* du modèle.

La forme des axes et leur position dans l'organisme sont des critères de l'architecture, dans laquelle, au contraire, un cal ou une inflorescence ne jouent aucun rôle lorsqu'il y a plagiotropie (p 27). Nous allons donc simplifier le schéma de la figure 19 B, en ne considérant que la capacité latente de réitération complète ou partielle du modèle. Dans la nouvelle série ainsi obtenue (fig. 19 C), on peut distinguer des phases de réitération complète (R<sub>c</sub>), de réitération partielle (R<sub>p</sub>) et d'activité insignifiante sur le plan architectural (néant). Ainsi, une séquence de différenciations a été déduite d'un graphique concernant des gradients morphogénétiques en général. La séquence obtenue diffère de celles qui définissent des modèles arborescents uniquement en ce qu'elle concerne des phénomènes restant habituellement latents : chez les modèles, les séquences comprennent des étapes morphogénétiques toujours manifestes en milieu naturel.

Rappelons ici ce que nous entendons par séquence de différenciations (1970) : « Si, dans un environnement normal, la forme peut être considérée comme un marqueur du fonctionnement du génôme, la différenciation morphologique peut être considérée comme un marqueur des variations de ce fonctionnement. Ces variations, et les différenciations morphologiques qui les accompagnent, ne se produisent pas au hasard, mais selon un programme précis ; la progressive mise en activité, ou en repos, d'éléments différents du génôme, est à l'origine d'une *séquence de différenciations* par laquelle l'individu parcourt la totalité de son cycle biologique, de la première segmentation de l'œuf jusqu'à la sexualité. » Cette tentative de définition restera provisoire tant que notre connaissance de la différenciation n'aura pas de base génétique solide.

Le bouturage de rameaux de *Phyllanthus amarus* a été effectué en serre, sous des conditions constantes. Supposons maintenant une méthode permettant de modifier la *vigueur* de la branche, de telle sorte qu'un seul et unique méristème végétatif puisse se développer. Si les gradients ne changent pas lors de ce traitement, c'est dans la huitième aisselle (fig. 19 A) qu'une réitération aura probablement lieu. En rendant la branche progressivement plus vigoureuse, on constaterait sans doute d'autres réitérations, d'abord aux aisselles 7 et 9, puis aux autres.

Ce jeu de préséances, dont la séquence de différenciations représentée sur la figure 19 C ne tient pas compte, est résumé sur la figure 19 D. Il figure l'ensemble des préséances et inhibitions de nature « actuelle », agissant aussi bien dans le sens acropète que dans le sens basipète, et « lié à la vigueur » tandis que la séquence de différenciations concerne les gradients de « propriétés fixées » (CHAMPAGNAT, 1954), que nous limitons aux propriétés structurales.

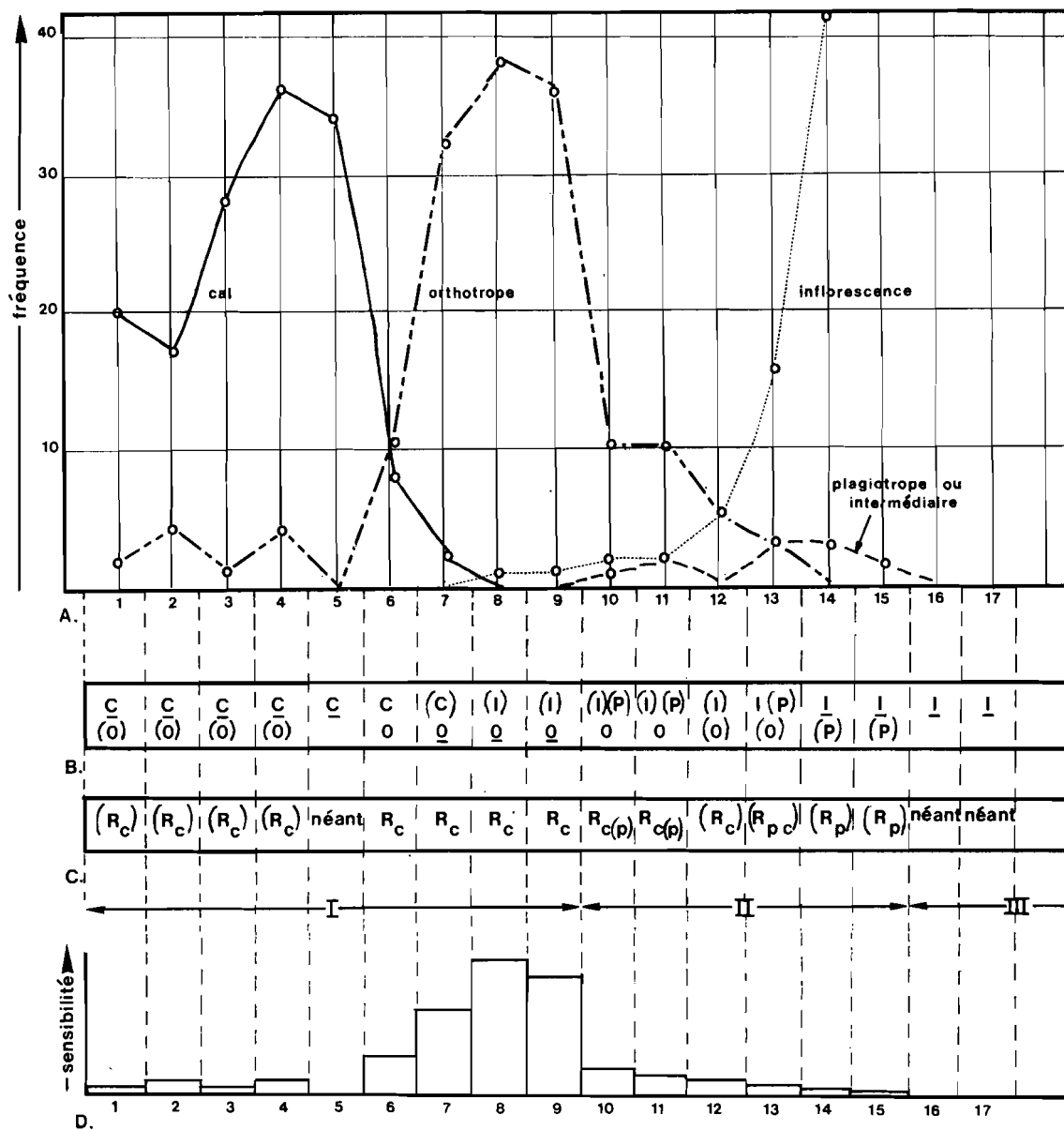


FIG. 19. — Gradients, séquences et préséances. A. — Comportement des aisselles d'un rameau plagiotrope bouturé de *Phyllanthus amarus* (modèle de Roux, 1968). B. — Potentialités de chaque aisselle : C = cal, O = orthotrope, P = plagiotrope, I = inflorescence. Entre parenthèses : très latent ; sans indication : latent ; souligné : peu latent. C. — Séquence architecturale : réitération complète ( $R_c$ ) et partielle ( $R_p$ ) du modèle. Néant : architecturalement inactif. Latence comme sur 19 B. Séquence : en trois phases : I, réitération complète ; II, réitération partielle ; III, inactivité. D. — Préséances, ou sensibilité des aisselles aux influences « actuelles » qui rendent apparentes, par une organogénèse, les séquences latentes.

Il est très facile de faire dériver de la séquence concernant un rameau plagiotrope (fig. 19 C), la séquence qui pourrait caractériser une espèce du modèle de CORNER sans aucun bourgeon sérial. Il suffit de mettre la ligne de méristèmes à la verticale, de réunir les développements orthotropes et plagiotropes sous le seul en-tête de « végétatif », la plagiotropie n'existant pas dans ce modèle. On obtient, à gauche :

MTVO			MTVO	
néant	néant	Rc = réitération	néant	néant
néant	néant	complète.	néant	néant
néant	néant		néant	néant
Rc ---	Rc ---	MTVO = Méristème	néant	néant
Rc ---	Rc ---	Terminal Végétatif	néant	néant
Rc ---	Rc ---	Orthotrope.	néant	néant
Rc ---	Rc ---		néant	néant
Rc ---	Rc ---		néant	néant

La séquence de gauche est celle des potentialités architecturales des axillaires, qui ne se manifestent que par la réitération. La séquence du modèle initial est celle de droite : dans le modèle de CORNER, aucune activité méristématique latérale ne devient visible en milieu naturel.

La comparaison de cette notation avec le dessin du modèle de CORNER (fig. 1) illustre qu'elle est la version symbolique du modèle, à mi-chemin entre la description et la formule mathématique, là où le dessin en est la version graphique (p. 14). En effectuant la même transposition pour les troncs des modèles de MASSART et de ROUX, pour ce dernier dans les cas de ramification continue et diffuse, on comprendra mieux la distinction faite entre les trois systèmes de ramification (p. 29) :

MTVO		MTVO		MTVO	
brp --	-- brp	brp --	-- brp	brp --	-- brp
néant	néant	brp --	-- brp	brp --	-- brp
brp --	néant	néant	-- brp	brp --	-- brp
néant	-- brp	néant	néant	brp --	-- brp
néant	-- brp	néant	néant	brp --	-- brp
brp --	-- brp	brp --	néant	brp --	-- brp
néant	-- brp	brp --	-- brp	brp --	-- brp
brp --	néant	brp --	-- brp	brp --	-- brp
néant	-- brp	néant	néant	néant	-- brp
néant	néant	néant	néant	néant	néant
néant	néant	néant	néant	néant	néant

modèle de ROUX (ramification diffuse)	modèle de MASSART (ramification rythmique)	modèle de ROUX (ramification continue)
--	--	--

*brp* = *branche plagiotrope*.

Notons ici que le résultat de l'activité méristématique est double : en parcourant une séquence visible, des séquences latérales latentes, imperceptibles, sont mises en place selon un gradient. C'est sur le jeu de gradients morphogénétiques pouvant se révéler sous la forme d'une organogénèse *réelle*, dans le biotope normal de la plante, que repose la séquence de différenciations du modèle initial, dans lequel d'autres séquences restent latentes. Ces dernières ne peuvent « percer » jusqu'au niveau visible que plus tard, lorsqu'inter-



vient un ensemble d'activations de méristèmes, provenant d'influences « actuelles » liées à la vigueur (CHAMPAGNAT, 1954).

La constance du modèle initial pose le problème de la constance de la vigueur pendant la croissance. La vigueur est liée au milieu, d'où la plante obtient son énergie de croissance : F. HALLÉ et nous-même avons trouvé la plupart des plantes conformes aux modèles en sous-bois équatorial, dans un microclimat remarquablement constant (1970).

La vigueur dépend aussi des propriétés de la diaspore : sa masse, la nature biochimique de ses réserves et sa structure. Chez les Phanérogames, la masse initiale est habituellement la graine, organe souvent très stéréotypé. En suivant la croissance d'un lot de plantules, on voit généralement que le modèle est imparfaitement réalisé quand la graine diffère trop, en volume ou morphologiquement, des normes chez l'espèce observée. Aucune étude rigoureuse n'existant, à notre connaissance, dans ce domaine, nous examinerons plus loin cette question sous un autre angle (p. 69).

Des définitions rigoureuses mais générales de la ramification séquentielle et de la réitération du modèle sont maintenant possibles.

- *La ramification* dans son sens le plus large est l'apparition d'un axe latéral sur un autre axe ; ainsi définie, elle englobe, avec leurs intermédiaires, les deux concepts suivants :
- *La ramification séquentielle* est l'apparition successive et ordonnée d'axes latéraux matérialisant, à partir d'une graine normale, dans le biotope normal, la séquence de différenciations initiale, à mesure qu'elle se déroule.
- *La réitération du modèle* est l'apparition d'axes latéraux traduisant des séquences de différenciations mises en place lors de la réalisation du modèle ; qu'elles soient latérales, qu'elles résultent de la dédifférenciation d'un méristème terminal, ou qu'elles proviennent d'une néoformation de méristèmes, ces séquences traversent une phase de latence avant de mener à la réalisation d'une architecture partiellement ou totalement conforme au modèle initial.

Dans la section précédente du présent chapitre, nous avons exposé des cas particuliers de ramification séquentielle, sous la forme de 21 modèles arborescents et de transitions entre ces modèles.

Quant à la réitération du modèle, que nous appellerons par la suite simplement réitération, elle montre également des modalités distinctes, dont plusieurs ont déjà été décrites par divers auteurs, et récapitulées par SELL (1969). La pousse d'*innovation* provient de la base d'une plante dont elle répète la morphogénèse : on y reconnaît la réitération complète. L'axe de *remplacement*, ou le *relais*, effectue également la réitération d'un fragment plus ou moins important de la séquence du modèle. La pousse de *renfort*, apparaissant à une certaine hauteur sur l'axe principal, réitère le fragment de séquence réalisé par l'axe porteur au-dessus de cette pousse. Cette liste n'est nullement exhaustive : elle pourrait englober le drageonnement, le bouturage naturel ou artificiel, le marcottage et encore d'autres phénomènes. Cependant, elle permet déjà de constater que la réitération est une notion de valeur très générale en morphogénèse végétale<sup>(1)</sup>.

Il nous reste à examiner les séquences floues et les intermédiaires entre la ramification séquentielle et la réitération.

La ramification diffuse chez le modèle de ROUX, dont le schéma symbolique a été donné ci-dessus (p. 36), est un exemple de séquence floue. Ce schéma représenterait le modèle d'ATTIMS si l'on échangeait les branches plagiotropes (*brp*) contre des branches orthotropes (*bro*). GILL et TOMLINSON (1971) remarquent à propos de *Rhizophora mangle*, qui a cette séquence (p. 27), que « the kinds of axillary structure developed at any node are correlated with shoot vigor as measured by average plastochron over the period of investigation ».

(1) Notes numérotées : voir appendice p. 191.

Rappelons que, selon notre définition (1970), la séquence caractéristique d'un modèle ramifié est elle-même « ramifiée ». La séquence apparente d'une branche n'est pas identique à celle du tronc : les rameaux plagiotropes du modèle de ROUX en sont un exemple éloquent. Ces séquences latérales ont été mises en place par l'activité du méristème terminal du tronc (p. 36) et leur apparition demande — puisqu'il s'agit de séquences apparentes — une vigueur suffisante pour l'édification du modèle initial.

La remarque de GILL et TOMLINSON contient en effet l'explication des séquences floues. On peut les définir, suivant l'approche adoptée, soit par un niveau critique de la vigueur, tantôt suffisante, tantôt insuffisante pour révéler les parties latérales du modèle, soit par un gradient des séquences latérales dont la latence, d'un niveau critique, ne permet pas qu'elles soient régulièrement révélées par la vigueur normale.

On conçoit que cette vigueur soit distribuée entre l'axe principal et les axes latéraux, ce qui peut s'exprimer en termes de compétition entre l'organogénèse terminale et l'organogénèse latérale (voir les données citées par SCARRONE, 1969 ; HALLÉ et MARTIN, 1968). La notion de distribution de la vigueur constituerait peut-être une approche pour l'étude de la croissance rythmique, mais aussi des monopodes instables (p. 24) et de la croissance sympodiale.

La différence entre les séquences de tronc et de branches éclaire les cas où la distinction entre réitération et ramification séquentielle est malaisée. Quand ces séquences sont très différentes l'une de l'autre, et liées entre elles d'une façon nette, la séquence « ramifiée » et le modèle arborescent sont bien distincts. Lorsque les deux sont moins différentes, et surtout dans le cas de différenciation réversible, le modèle arborescent est plus proche d'un modèle monocaule à réitération abondante (modèles de RAUH, d'ATTIMS et de TROLL), d'où l'aspect peu remarquable de la réitération dans les régions tempérées, dans lesquelles prédominent ces modèles.

On comprend mieux maintenant la raison pour laquelle la floraison, facteur distinctif de première importance entre le tronc et les branches chez les arbres à axes tous orthotropes, devient accessoire quand la plagiotropie permet de différencier immédiatement les deux séquences. Dans le modèle d'ATTIMS, où la séquence du modèle est généralement assez floue et les séquences du tronc et des branches sont presque identiques et facilement convertibles, la réitération passe presque inaperçue.

Quand tous les axes aériens traduisent la même séquence, le modèle architectural n'est défini que par le gradient de latence des séquences latérales, qui détermine la basitonie (modèle de TOMLINSON), la mésotonie (modèles de CHAMPAGNAT, de MANGENOT et de TROLL), ou l'acrotonie (modèles de CHAMBERLAIN, de LEEUWENBERG et de SCHOUTE). De la même façon, l'hypotonie est de règle dans les séquences articulées des branches dans les modèles de KWAN-KORIBA, PRÉVOST, FAGERLIND, PETIT et AUBRÉVILLE.

Enfin, la différence entre les séquences du tronc et celles des branches peut être éphémère : on en trouve des exemples chez *Diospyros sericea* (p. 28), *Trema micrantha* (p. 30), et sur les stolons souterrains de certaines Fougères arborescentes comme la Cyathécée guyanaise *Alsophila microdonta* Desv. (F. HALLÉ, 1966).

### Régénération et dégénérescence de l'architecture

Quand un arbre est traumatisé par l'ablation d'axes ou de complexes d'axes, la forme antérieure au traumatisme se rétablit partiellement ou complètement. Ceci est d'observation courante pour qui parcourt une forêt, en Guyane ou ailleurs.

Le mécanisme de cette régénération est une réitération, entière ou partielle, à partir d'un bourgeon situé très près de la blessure. Lors d'une régénération parfaite, la séquence de différenciations du modèle est reprise là où elle avait été rompue, et après quelque temps, on ne remarque plus de discontinuité architecturale. L'axe de remplacement se comporte alors comme un axe de renfort (SELL, 1969), mais sans la survie de l'extrémité de l'axe porteur.

Une réitération complète, reprenant le modèle dès le début, et reconnaissable à certaines proportions (p. 47), se produit parfois. L'architecture montre par la suite trop d'entrenœuds, et la régénération est donc imparfaite par excès. Un autre excès est la réitération multiple à partir de plusieurs méristèmes situés sous la blessure. Si plusieurs de ces axes se développent parallèlement, il en résulte une fourche plus ou moins asymétrique.

De telles fourches représentent, en fait, non une régénération, mais une dégénérescence de l'architecture, d'autant plus fréquente que l'arbre endommagé est plus âgé, et que la partie perdue est plus importante. Ainsi, chez de grands arbres forestiers brisés lors d'un chablis, on observe une couronne de modèles plus ou moins complètement réitérés, et tous de dimensions réduites, autour de l'extrémité cassée du tronc.

Des exemples de ces phénomènes chez *Geissospermum sericeum* (Sagot) Bth. (fig. 42) et chez *Minquartia guianensis* Aubl. (fig. 55) sont visibles dans des parcelles de forêt décrites aux chapitres III et V.

Plusieurs expériences provoquant la régénération éclairent la réitération : quelques-unes ont été décrites ci-dessous.

### Quelques expériences

Nous examinerons ici deux types de traumatismes artificiels servant à révéler des séquences latentes de réitération : la décapitation d'un axe, supprimant le méristème organisateur, et l'isolement d'une partie distale ou intermédiaire d'axe par bouturage. Utilisés successivement, ils permettent d'étudier la partie basale, une partie distale, ou une partie médiane quelconque de l'organisme végétal.

Dans les deux derniers cas, la réussite de l'expérience dépend de la néoformation de racines, constituant une nouvelle partie basale. C'est pourquoi ces boutures peuvent être interprétées comme des ensembles d'entrenœuds déplacés vers la base. Par le développement de racines, la vigueur de la partie bouturée est portée à un niveau très supérieur à celui que présentait l'organe avant bouturage, d'où réitération.

\* La réitération sur le tronc a été provoquée lors des expériences d'ATTIMS (1969), de CHARRIER (1969) et de BANCILHON (citée dans NOZERAN, BANCILHON et NEVILLE, 1971).

Par une décapitation échelonnée d'un entrenœud à l'autre à partir de la base, ATTIMS montre chez *Gossypium hirsutum* L. var Allen (Malvaceae, modèle de PETIT), et BANCILHON chez *Phyllanthus amarus* Schum. et Thonn. (Euphorbiaceae, modèle de ROUX), que la réitération à partir de méristèmes portés par le tronc n'est pas tout à fait identique au modèle initial. Elle se réalise à chaque aisselle selon une séquence qui égale la séquence initiale du modèle, amputée d'autant d'entrenœuds qu'on en trouve entre l'aisselle en question et les cotylédons (fig. 20), deux préfeuilles constituant chaque fois les homologues de ceux-ci.

CHARRIER met en lumière un processus analogue chez le Cacaoyer (*Theobroma cacao* L. - Sterculiaceae, modèle de NOZERAN), en bouturant des fragments de tronc. La partie orthotrope de la séquence réitérée sur la bouture est d'autant plus courte que la bouture provient d'une zone plus élevée sur l'article de tronc.

On pourrait conclure que chaque méristème latéral sur le tronc possède, fixées, les mêmes propriétés qu'avait le méristème terminal lorsqu'il se trouvait à ce niveau. Ceci est certainement un cas très fréquent. Vérifié expérimentalement chez trois modèles, il ne se produit cependant, dans les expériences citées, que chez des individus jeunes ou appartenant à des espèces de petite taille.

\* ATTIMS (citée par F. HALLÉ et nous-même, 1970) a effectué la décapitation du tronc, au-dessus d'un étage de branches articulées, chez *Terminalia catappa* L. (Combretaceae, modèle d'AUBREVILLE). La réitération n'a pas lieu sur le tronc ; elle se produit à partir du sommet d'un article, à la base d'une branche, qui perd alors son caractère de rameau court et se différencie en tronc. Il s'agit ici d'un comportement effectivement plus « jeune » que celui déjà atteint par un tel méristème de branche.

\* Chez le cotonnier, *Gossypium hirsutum* L., ATTIMS (1969) a également effectué des *décapitations* et des *bouturages de branches*, révélant ainsi des séquences latentes de réitération, dont elle a dressé un schéma complet (fig. 21). Sur ces branches, la réitération d'un modèle entier est possible à partir de méristèmes axillés par la préfeuille  $\alpha$  d'un article, ou par la préfeuille  $\alpha'$  de l'axe issu de tels méristèmes.

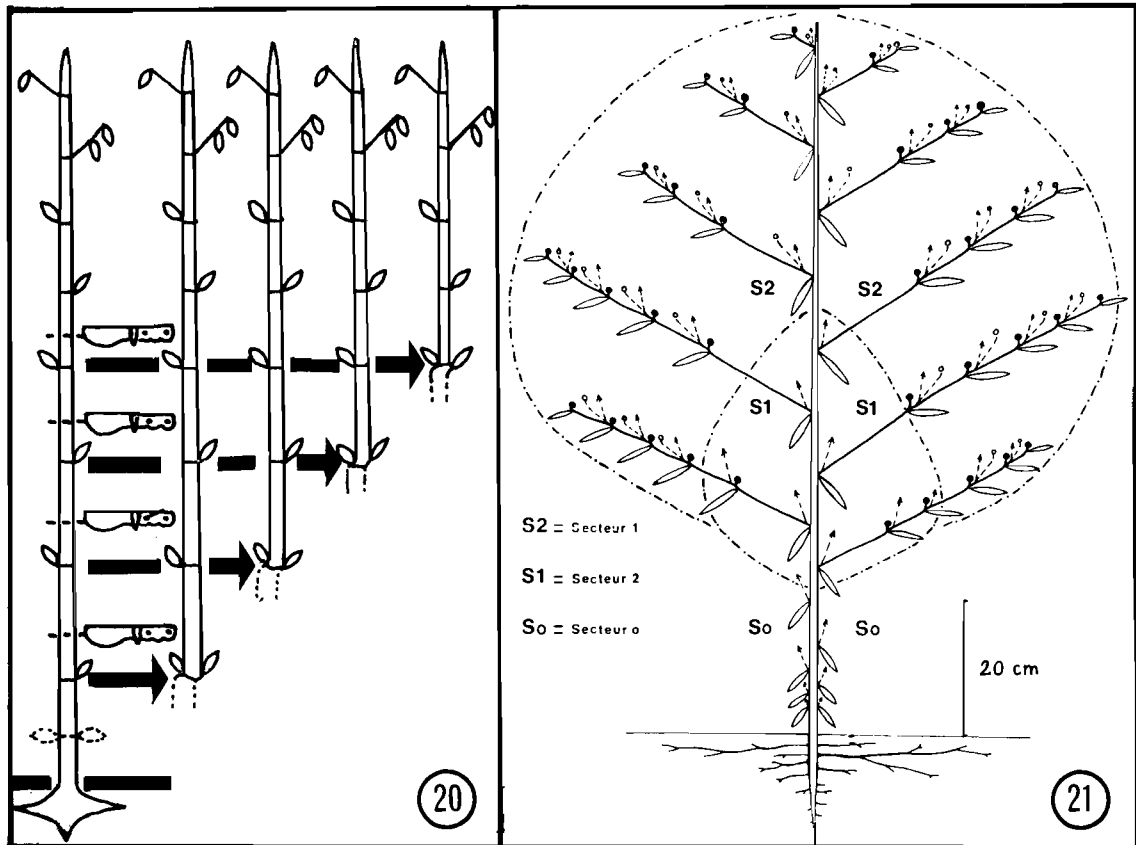


FIG. 20. — La décapitation du tronc, à des hauteurs différentes, et son remplacement par un axe de réitération, d'après des expériences concernant plusieurs modèles. Chaque méristème de réitération se comporte comme le méristème terminal éliminé, lorsqu'il se trouvait à ce niveau. Ce type de gradient paraît fréquent dans les zones de mise en place du modèle, après la germination.

FIG. 21. — Gradients apparents et latents sur un Cotonnier, *Gossypium hirsutum* L. var. *Allen* (Malvaceae - modèle de PETIT). Les séquences apparentes sont figurées en trait plein, les latentes en pointillé. Dans le secteur  $S_0$ , les séquences latentes se manifestent selon le gradient de fig. 20. Dans  $S_1$ , le méristème axillaire est floral et le méristème accessoire végétatif, capable de réitération. Dans le  $S_2$ , les méristèmes axillaires et accessoires sont floraux, et un deuxième méristème accessoire est végétatif. Emprunté à ATTIMS (1969).

Travaillant sur *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. - *Myristicaceae*, modèle de MASSART), chez lequel le bouturage de branches s'est avéré très difficile, nous avons procédé, dans les serres du Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, à des décapitations de plants de 2 à 3 m de haut, ayant formé 4 étages, juste en dessus des étages de branches plagiotropes. La réaction immédiate de la plante est une réitération abondante à partir de méristèmes situés sur le tronc ou axillés par les préfeuilles des branches de premier ordre, se trouvant très près du tronc.

Si l'on supprime ces méristèmes dès leur activation, la cadence de réitération sur le tronc ralentit. Les rameaux plagiotropes de l'étage supérieur, parmi ceux laissés en place, commencent à pousser assez vigoureusement, et le tronc décapité montre une croissance en épaisseur accentuée. Six mois à un an après le début de l'expérience, une réitération a lieu sur les branches épaissies. Elle est complète et part de méristèmes axillés par les préfeuilles de branches de deuxième ordre. Généralement, cette réitération ne se produit que sur une seule branche par étage : les autres s'affaiblissent et meurent, tout comme l'extrémité de la branche, au-delà de la réitération, que l'on retrouve sèche et morte un an plus tard (fig. 22 A).

Chez *Theobroma speciosum* Spreng. (Sterculiaceae, modèle de NOZERAN), le même traitement n'est suivi d'aucune réitération sur les branches. Quand tous les méristèmes de l'article de tronc supérieur ont subi l'ablation, la partie supérieure de l'arbre, comprenant cet article de tronc et trois branches plagiotropes, meurt (fig. 22 C). De nouveaux méristèmes de réitération s'activent sur l'article de tronc sous-jacent.

CHARRIER (1969) signale cependant chez *Th. cacao* L., du même modèle, l'existence de rejets orthotropes à la base des branches charpentières, rejets que l'on retrouve à la base de boutures prises dans ces zones. Signalons que la plagiotropie est beaucoup moins spectaculaire chez *Th. cacao* que chez *Th. speciosum*, où l'on trouve parfois une tendance à la phyllomorphie.

Dans le modèle de ROUX, la réitération sur les branches est souvent très difficile à provoquer, non seulement chez des herbes (*Phyllanthus urinaria* L., Euphorbiaceae ; NOZERAN, BANCILHON et NEVILLE, 1971), mais aussi chez de petits arbres comme *Casearia macrophylla* Vahl (Flacourtiaceae). Nous avons soumis cette plante aux interventions décrites ci-dessus, qui se sont avérées létales pour toutes les branches plagiotropes, à tendance phyllo-morphique (fig. 22 B), et, à la longue, pour la plante entière.

Chez de tels végétaux, nous n'avons observé dans la nature qu'une réitération à partir de la base du tronc.

Nous avons cité (p. 34) les essais de bouturage de rameaux plagiotropes chez *Phyllanthus amarus*, mettant en évidence sur ces axes des séquences latentes de réitération complète. Il en est ainsi également chez des grands arbres comme *Goupia glabra* Aubl. (Celastraceae), où des séquences de réitération complète et assez peu latente existent chez des méristèmes sériaux des branches plagiotropes.

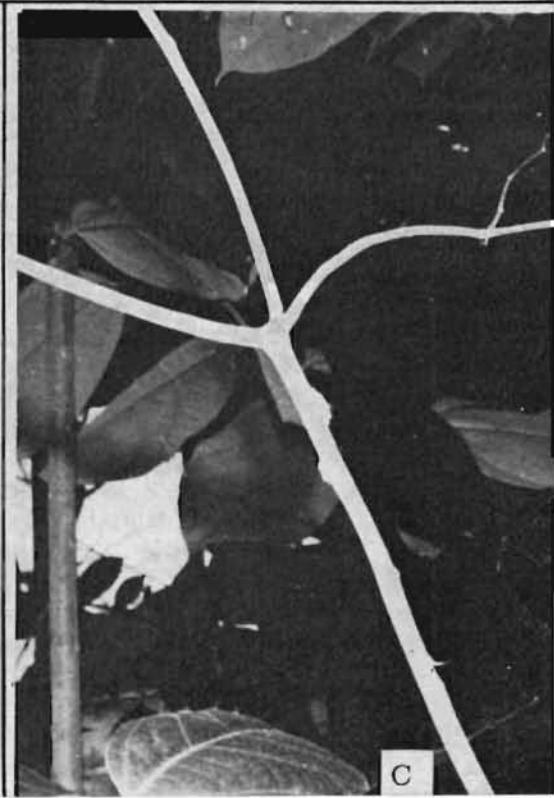
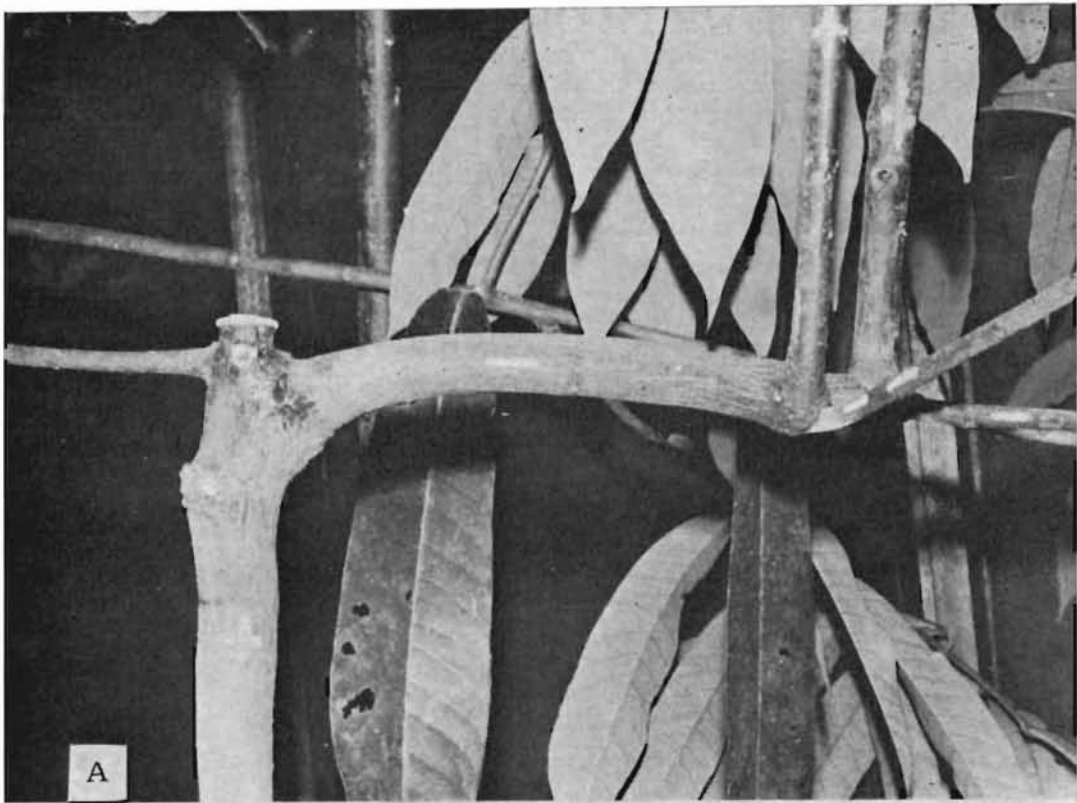
\* Cette brève énumération d'expériences permet de cerner un peu mieux la localisation de la réitération complète sur une plante suffisamment vigoureuse.

Lors de la phase plantule, quand l'architecture encore incomplète indique la mise en place du modèle initial, les séquences latérales latentes *sur le tronc* s'avèrent devenir de plus en plus fragmentaires par réduction de leur partie basale. Ce type de gradient paraît assez général. Ce qui se passe sur le tronc au-dessus de cette « amorce » du modèle, surtout après quelques années d'épaississement secondaire, n'a pas été expérimentalement établi à notre connaissance. Certaines données quantitatives (p. 48) suggèrent qu'une différenciation plus poussée de méristèmes latéraux devient possible dans cette zone.

*Sur les branches*, la réitération complète est plus facile à provoquer, quoique l'identité entre la séquence initiale et celle de la réitération ne soit pas certaine. Ce qui compte pour l'architecture n'étant pas l'identité, mais l'équivalence des séquences, nous parlerons cependant de réitération complète, en considérant une diminution du nombre d'entrenœuds comme une *miniaturisation*.

La plagiotropie paraît d'autant moins compatible avec des séquences latérales de réitération complète qu'elle est plus accentuée et que la croissance devient plus limitée. Sur des rameaux phyllomorphiques, la potentialité de réitération, si elle existe, est généralement profondément latente et ne paraît pas pouvoir être révélée avec nos moyens expérimentaux actuels sur des végétaux ou des axes phyllomorphiques *in situ*.

Dans le cas d'une plagiotropie bien caractérisée chez des branches à croissance illimitée, les séquences de réitération complète sont souvent reléguées à des aisselles spéciales,



situées vers les bases des rameaux et associées aux préfeuilles. Ceci se produit sur des branches à distichie foliaire (*Virola*), mais aussi en cas de plagiotropie par apposition d'articles réduits (*Gossypium*).

Les méristèmes terminaux d'axes, ou d'articles, à caractéristiques de rameaux courts (cf. CHAMPAGNAT, 1965), croissant au ralenti, mais indéfiniment, peuvent se différencier et effectuer une réitération complète (*Terminalia*) ou partielle (*Maclura pomifera* [Rafin.] Schn. - Moraceae - NEVILLE, 1970).

## Vagues de réitération

Lorsque la réitération commence sur un végétal, celui-ci entre dans un stade où son architecture est définie, non plus par le seul modèle initial, mais par un ensemble de modèles. Les liens entre la réitération et la vigueur, et entre la vigueur et le biotope, ont été mentionnés ci-dessus (p. 37). L'architecture de l'arbre au stade de réitération n'est plus prévisible par la simple extrapolation de séquences endogènes, car elle est déterminée aussi par des facteurs écologiques.

Les phénomènes morphogénétiques difficiles à prévoir dans l'espace et dans le temps ont été qualifiés d'*erratiques* (voir SCARRONE, 1969). L'erratisme a surtout été mis en évidence par l'étude *chronologique* des processus d'organogénèse contemporaine ou successive, comme les recherches concernant le Manguier (*Mangifera indica* L. - Anacardiaceae) par SCARRONE (1969). En fait, son aspect spatial est difficile à aborder si l'on s'attaque directement aux grands arbres, comme nous l'avons exposé en constatant qu'un arbre en « phase macroclimatique » (HALLÉ et OLDEMAN, 1970), devient rebelle à l'analyse.

En connaissant le modèle d'un arbre, des recherches concernant la place et la structure des rejets dans l'organisme arborescent permettent de définir la réitération, notion qui couvre l'aspect spatial des phénomènes erratiques, approchés jusqu'ici par des comparaisons purement physiologiques : cime en boule, en pyramide, en parasol, cylindrique, etc. ; (cf. BREMEKAMP, 1936 ; JACQUIOT, 1970 ; SARLIN, 1954 ; SCARRONE, l.c.).

En observant un arbre âgé, on constate la présence d'axes surnuméraires situés sur des troncs déjà réitérés, et ceci plusieurs fois de suite. C'est ce que l'on observe chez la plupart des grands arbres forestiers.

On peut dénombrer de telles *vagues* d'axes surnuméraires à partir des premiers qui apparaissent, sur le tronc initial. Ceux de la première vague sont les plus massifs — on les inclut généralement parmi les branches-maîtresses — ; ils portent ceux de la deuxième vague qui le sont moins ; ceux de la troisième vague sont encore moins massifs, et ainsi de suite. Il est rare de trouver des modèles complètement réitérés dans la quatrième vague de surnuméraires. Sur le plan morphogénétique, la réitération suit la deuxième remarque de CORNER (1949), qui spécifie que les appendices latéraux sont d'autant moins massifs que l'arbre est plus ramifié. Rappelons que cet auteur n'a pas fait la distinction entre réitération et ramification séquentielle.

FIG. 22. — Réitération provoquée expérimentalement chez de jeunes arbres à tronc orthotrope et branches plagiotropes, par décapitation et suppression successive de tout méristème s'activant sur le tronc.

A. *Virola melinonii* (Rol.) Warb. (Myristicaceae, modèle de MASSART), 18 mois après décapitation, réitère le modèle à partir de méristèmes axillés par les préfeuilles de branches secondaires ; noter sur la photographie, prise 3 ans après le début de l'expérience, la mort de la branche secondaire et de l'extrémité de la branche primaire, qui seront élaguées. Morphogénèse identique à celle de *V. surinamensis*.

B. *Casearia macrophylla* Vahl (Flacourtiaceae, modèle de ROUX), 24 mois après la mise en place de l'expérience, n'a plus de branche vivante ; la seule pousse de réitération provient d'un méristème « axillé » par l'une des branches du modèle primaire.

C. *Theobroma speciosum* Spreng. (Sterculiaceae, modèle de NOZERAN) est également incapable de réitérer le modèle sur les branches ; 24 mois après le début de l'expérience, le dernier article du tronc, et les branches qu'il porte, sont morts.

+ = axe orthotrope ; — = axe plagiotrope à feuilles distiques ; — — = même axe, mais de deuxième ordre ; les taches blanchâtres en relief sur le tronc sont constituées de cire à greffer, appliquée après suppression de méristèmes. Abri grillagé, Jardin Botanique du Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne, 1968-1972.

Une quantité minimale de matière végétale est nécessaire pour l'édification d'un modèle. Il est compréhensible que, dans une vague de rejets dont chacun doit se limiter à une masse inférieure à ce minimum, le modèle ne soit qu'incomplètement réitéré.

Au sein d'une telle vague, on constate souvent des changements de la séquence elle-même (miniaturisation, fragmentation) qui représentent l'un des aspects du « chaos physiologique du vieil âge ».

Le nombre de vagues de réitération complète est lié au nombre de modèles réitérés par vague, lequel dépend souvent de l'écologie (p. 84). En général, on peut dire que les arbres les plus grands montrent les plus nombreuses vagues de réitération, et que le nombre de modèles réitérés d'une vague est plus élevé que celui de la précédente.

### Relations entre le modèle initial et les modèles réitérés

Fréquemment, il existe une désynchronisation entre les structures réitérées sur un même arbre. Celle-ci ne concerne pas la chronologie relative des étapes de différenciation à l'intérieur d'une séquence : des changements de cet ordre mènent à des formes aberrantes que l'on peut observer sur des ligneux très traumatisés ou très âgés.

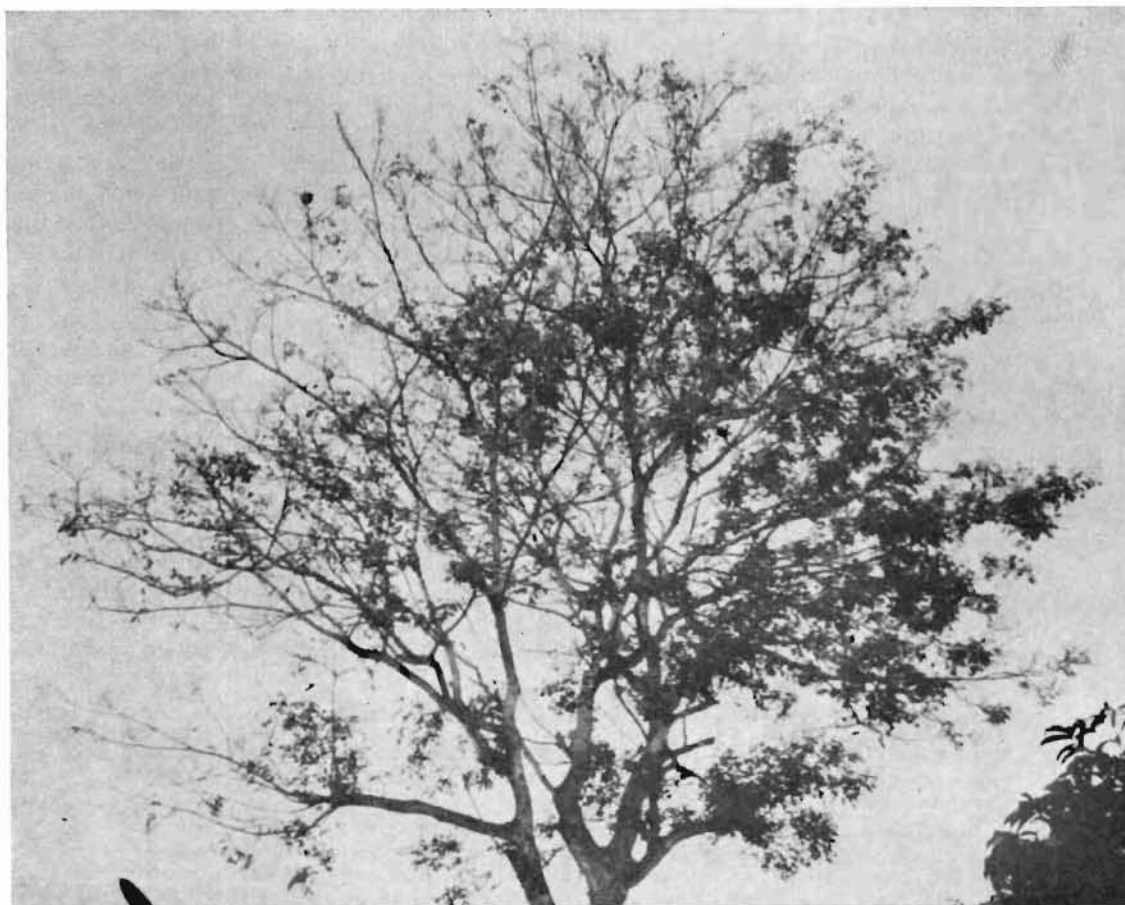


FIG. 23. — Le Saint Martin rouge, *Andira surinamensis* Splitg. (Papilionaceae - modèle de CHAMPAGNAT). Vers la fin de la saison des pluies, la cime montre des complexes réitérés portant encore les vieilles feuilles (à droite, centre), d'autres nus (à gauche), d'autres avec des feuilles jeunes (en haut). Cayenne, concession O.R.S.T.O.M., Châton, 1972.



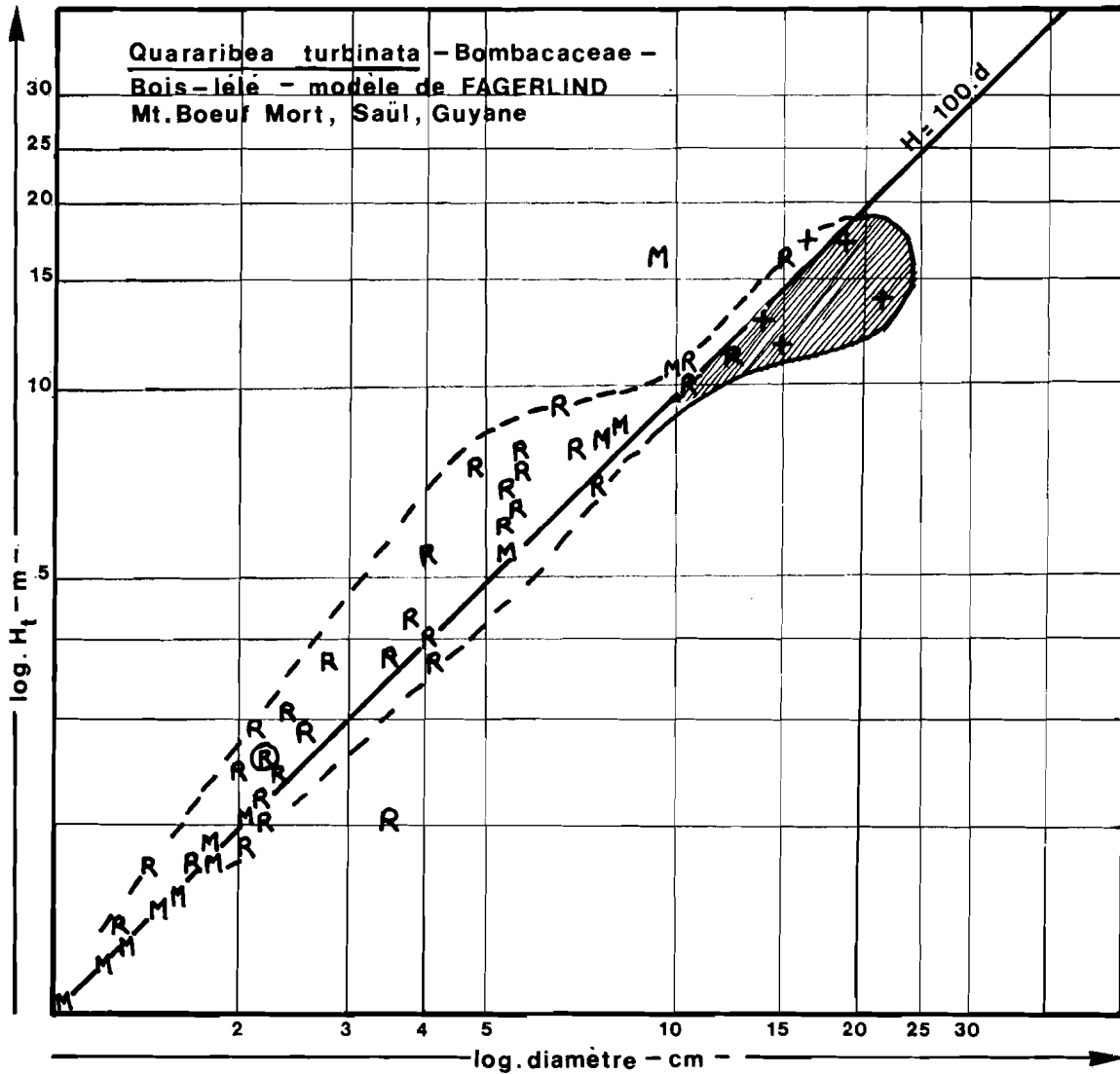


FIG. 24. — Relation entre hauteur totale et diamètre en dessus du collet ou des racines, en fonction de l'architecture des arbres. M = conforme au modèle; R = traumatisé puis régénéré; + = réitération spontanée non traumatique. Noter, en dehors du nuage, un point (M) concernant un arbre ayant poussé dans une « cheminée » et un point (R) indiquant un arbre qui vient de casser. L'échelle logarithmique tend à exagérer la zone de régénération et à minimiser la région de réitération spontanée.

La disjonction temporelle entre modèles réitérés sur un même arbre mérite qu'on s'y arrête. S'ils ne sont pas synchronisés par des influences extérieures, en particulier climatiques (cf. JANZEN, 1967), les activités biologiques des parties réitérées d'un végétal se déroulent d'une façon relativement indépendante. On peut le constater sur les arbres à croissance rythmique, en observant que les branches de telle partie réitérée sont toutes en croissance, et de telle autre partie toutes en repos (*Hevea*, *Mangifera*), phénomène qui débute d'ailleurs parfois chez les branches d'un arbre ayant atteint de grandes dimensions, mais toujours conforme au modèle initial.

Les exemples les plus spectaculaires que nous connaissons se trouvent parmi les arbres caducifoliés. Chez *Andira surinamensis* Splitg. (Papilionaceae - modèle de CHAMPAGNAT, fig. 23), on observe pendant le mois de juin, dernier mois de la grande saison des pluies en Guyane, des parties de la cime qui portent encore de vieilles feuilles, d'autres qui sont nues, d'autres enfin où les jeunes feuilles, d'un vert tendre, ont déjà apparu. L'avance temporelle de ces dernières parties du houppier par rapport aux premières ne se maintient pas nécessairement d'année en année.

Les parties de la cime qui se comportent d'une façon synchrone proviennent chacune de la ramification d'un seul tronc réitéré. Les modèles réitérés se comportent en unités relativement autonomes, entre lesquelles la seule liaison physique est l'insertion sur un même tronc ; celui-ci peut être primaire chez des arbres de dimensions moyennes, secondaire ou tertiaire chez des individus âgés.

Il y a d'autant plus de cimes partielles autonomes qu'il existe de vagues de réitération. Mais ces cimes, nombreuses, sont également petites, de sorte que leur ensemble, chez un arbre caducifolié, donne l'impression d'une masse mélangée de feuilles vert foncé, de feuilles vert tendre ou rougeâtres et d'axes nus. Ceci est décrit, dans les publications concernant les recherches botaniques en Indonésie, comme une seule cime, où s'exécute, branche par branche, une mue (« taksgewijze rui »). L'aspect de l'arbre peut, à ce stade, être confondu avec celui d'un arbre sempervirent.

Il faut dès maintenant stipuler que la totalité de la sève brute dont dispose l'ensemble des réitérations passe par l'aubier fonctionnel du tronc primaire, sauf dans des cas où des racines sont émises à la base des troncs réitérés (*Ficus*, cf. KOURSANOV, 1959 ; *Rhizophora*, *Euterpe*, *Pandanus*).

La masse végétale qui peut être formée aux extrémités aériennes distales d'un arbre est donc, en règle générale, déterminée par le débit de la sève brute dans le tronc primaire. Si cette masse est divisée en de nombreuses petites portions, chacune à la disposition d'un axe réitéré de la dernière vague, ou d'une branche, les dimensions de chacun de ces organes seront réduites. Cet ensemble de phénomènes représente, *grosso modo*, l'explication physiologique des observations de CORNER (1949) sur laquelle nous reviendrons (p. 52).

## RELATION ENTRE HAUTEUR ET DIAMETRE CHEZ LES ARBRES

Lors de notre étude des arbres guyanais conformes à leur modèle initial, entre 1965 et 1969, nous avons eu la surprise de constater que la grande majorité des pieds observés montraient une même particularité : leur hauteur égalait cent fois leur diamètre à la base, indépendamment de l'espèce et du modèle.

Afin de vérifier cette relation, nous avons noté ces deux dimensions chez une cinquantaine de pieds de Bois-lélé (*Quararibea turbinata* Poir. in Lam., Bombacaceae, modèle de FAGERLIND), dont une population dense se trouve dans le sous-bois de la forêt sur l'éperon S.-E. de la Montagne Bœuf-Mort à Saül. En outre, un croquis de l'architecture de chaque pied permettait presque toujours de le classer, quelles que soient ses dimensions, dans l'une des trois catégories suivantes :

- Arbres conformes au modèle initial (M) ;
- Arbres en phase de régénération du modèle initial (R) ;
- Arbres en phase de réitération spontanée d'origine non traumatique (+).

Les résultats ont été portés sur un graphique (fig. 24) qui permet de tirer plusieurs conclusions. D'abord, tous les arbres conformes au modèle initial, avec une seule exception, montrent, entre le diamètre en dessus des racines (d) et la hauteur totale (H), la relation :

$$H = 100. d$$

Tous les arbres pour lesquels :

$$H > 100. d$$

ont été traumatisés puis se sont régénérés. Enfin, ceux pour lesquels :

$$H < 100. d$$

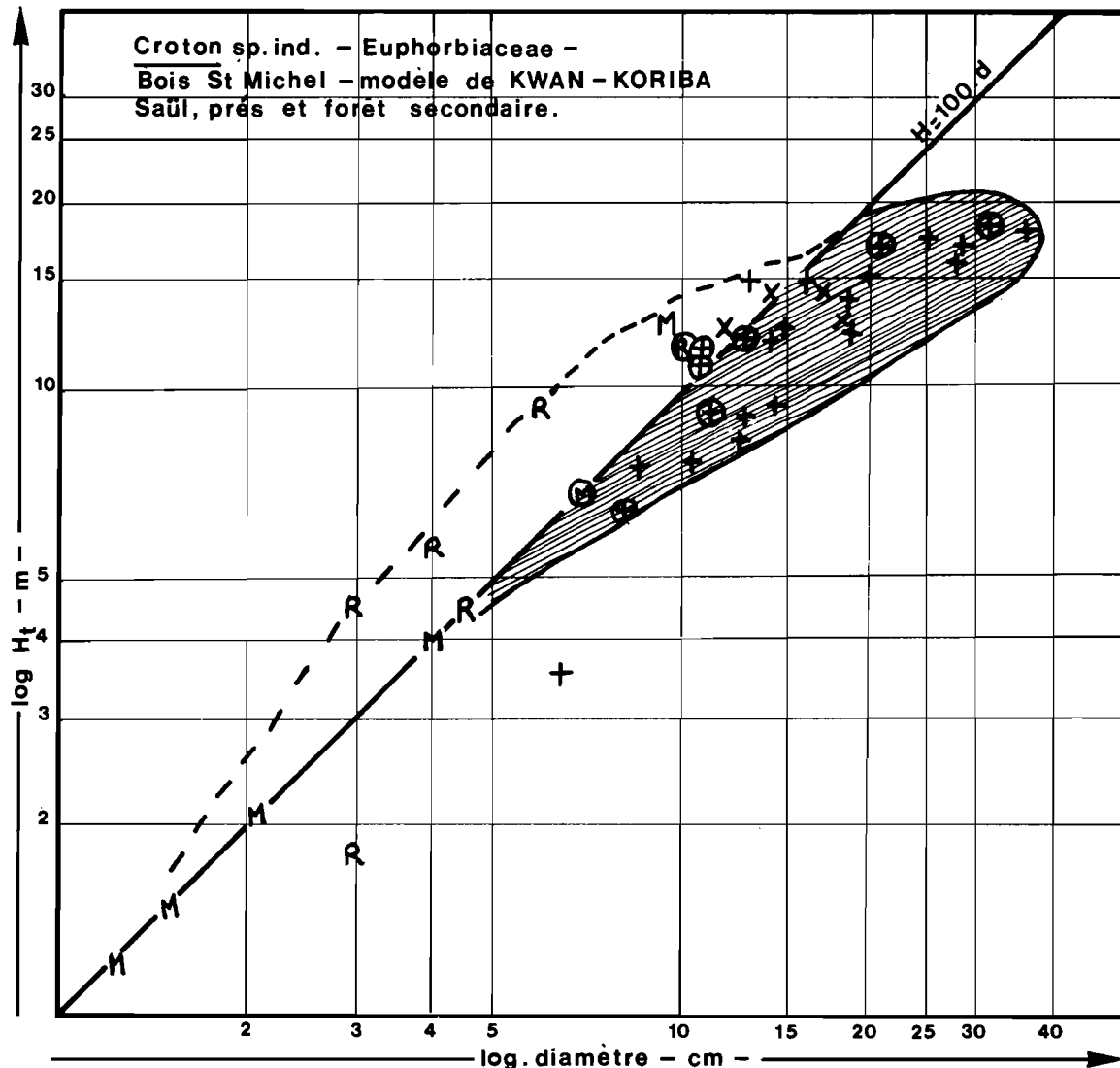


FIG. 25. — Relation entre hauteur totale et diamètre en dessus des racines, en fonction de l'architecture. M = conforme au modèle; R = traumatisé puis régénéré; + = réitération spontanée non traumatique; x = difficile à analyser. Les points encadrés concernent des arbres en forêt secondaire, les autres représentent des individus poussant en groupes dans les prairies à bétail. Noter, en dehors du nuage, le point +, indiquant un arbre isolé en savane et le point R, concernant un pied qui vient de casser. L'échelle logarithmique tend à exagérer la zone de régénération et à minimiser la région de réitération spontanée.

sont tous les individus âgés à réitération spontanée, plus quelques pieds jeunes en cours de régénération. Le seul arbre conforme au modèle initial, mais plus élevé que cent fois son diamètre, pousse dans une étroite « cheminée » verticale qui perce la forêt sur toute son épaisseur.

Lors d'une cassure du tronc, un arbre perd de sa hauteur, mais ne diminue pas en diamètre, d'où les points (R) pour lesquels  $H < 100 \cdot d$ . La régénération qui suit augmente rapidement la hauteur, mais non le diamètre de l'arbre. En fait, beaucoup de modèles réitérés sur des pieds traumatisés montrent la relation caractéristique du modèle :  $H = 100 \cdot d$ . Ceci nous paraît indiquer une réitération complète dont la séquence est identique à celle du modèle initial (cf. p. 41).

*Quararibea turbinata* vit en forêt dense. C'est pourquoi nous avons effectué un même relevé dans une population de Bois Saint-Michel (*Croton* sp. ind. - Euphorbiaceae, modèle de KWAN-KORIBA), arbre très fréquent dans la végétation secondaire et poussant en groupes dans les prairies à bétail autour de Saül.

Sur le graphique (fig. 25), deux éléments supplémentaires ont été notés. D'une part, nous avons distingué les arbres provenant d'une forêt secondaire de ceux poussant en terrain ouvert. D'autre part, le modèle de KWAN-KORIBA, montrant assez peu de différence entre les séquences de tronc et de branches (p. 38), il n'est pas toujours facile de faire la distinction entre ramification séquentielle et réitération, d'où la présence sur le graphique de point (x), indiquant des individus équivoques.

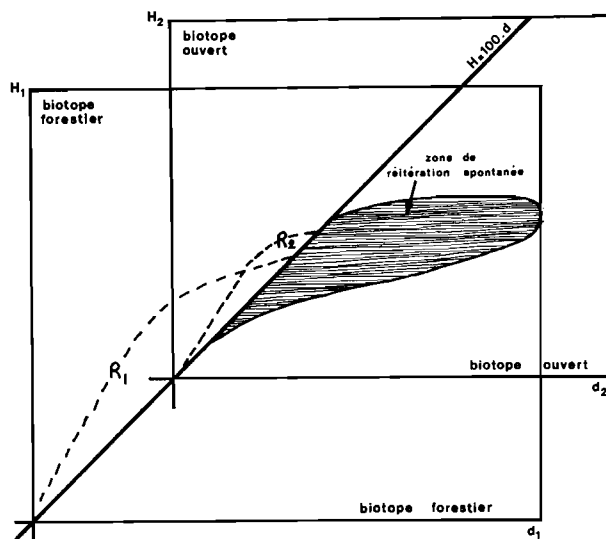


FIG. 26. — La position du nuage de points (H, d) par rapport aux coordonnées. Un graphique montrant une zone de réitération basse représente une population d'arbres poussant en terrain découvert ; si cette zone est en position haute, les arbres ont le port élancé forestier. Pour une même espèce tolérante, le biotope détermine la position des coordonnées sur la ligne de base. Pour une espèce spécialisée, la vie n'est possible que dans un biotope défini, pour lequel les coordonnées ont une position définie sur cette ligne. La position des coordonnées apporte un renseignement sur l'apparition précoce ou tardive de la réitération, liée aux modifications de la vigueur. R<sub>1</sub> = zone de régénération en forêt ; R<sub>2</sub> = idem en terrain découvert. Voir aussi fig. 45.

La forme du nuage de points obtenu correspond en gros à celle du graphique précédent, avec la même répartition de points (M), (R) et (+). Il y a ici également un seul arbre conforme au modèle initial, mais plus élevé que cent fois son diamètre, poussant dans une cheminée.

Cependant, on voit qu'en terrain découvert il n'y a pas de Bois Saint-Michel conforme au modèle plus haut qu'environ 4 mètres. Le seul qui montre toujours le modèle initial à

une hauteur de 7 mètres pousse en forêt. Chez *Quararibea turbinata* poussant en forêt, il existe des pieds conformes au modèle initial jusqu'à 11 mètres de haut. LEEUWENBERG (1961) signale chez *Anthocleista procera* Leprieur (Loganiaceae, modèle de LEEUWENBERG), arbre de l'Ouest africain, que le stade monocaule, conforme au modèle, se prolonge jusqu'à une hauteur d'autant plus importante que le biotope est plus forestier.

Ces données indiquent que la réitération spontanée se manifeste plus tôt, donc plus bas, chez les arbres de terrain découvert. Les forestiers ont d'ailleurs fait depuis longtemps la distinction entre le « port en position libre » et le « port forestier », plus élancé (cf. HOUTZAGERS, 1956 ; JACQUIOT, 1970). Les plantations de Manguiers (*Mangifera indica*, SCARRONE, 1971), sont plutôt l'équivalent d'un milieu ouvert que d'une forêt. Effectivement, les schémas de développement de la charpente d'un Manguier, donnés par cet auteur, s'interprètent facilement en termes de réitération intervenue très tôt, avant même la mise en place complète du modèle initial.

Graphiquement, l'influence du milieu peut s'exprimer par un déplacement des coordonnées par rapport au nuage de points, de telle sorte qu'elles restent parallèles à elles-mêmes et que le point zéro monte le long de la ligne  $H = 100 \cdot d$ , à mesure que le biotope est plus ouvert (fig. 26). La réitération dépendant de la vigueur, et la vigueur étant liée au milieu, la position des coordonnées permet de quantifier la modification du niveau de vigueur, avec l'âge, dans tel ou tel biotope ; inversement, on pourrait classer les biotopes suivant leur influence sur la vigueur (cf. p. 69).

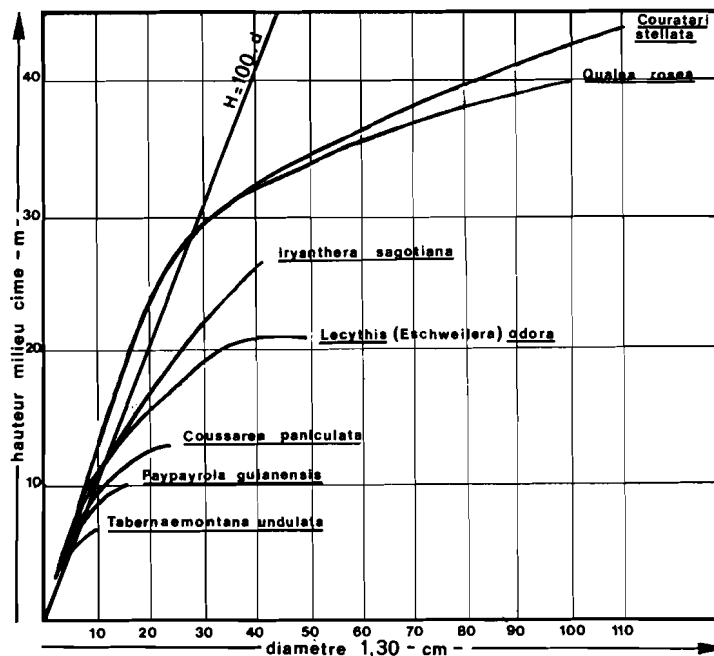


FIG. 27. — Courbes de régression du nuage de points ( $H/d$ ) chez 7 espèces forestières du Surinam. Chaque courbe est construite d'après un nuage de 1 000 points, sauf *Couratari* (200 points). La figure a été empruntée à SCHULZ (1960) ; la ligne de base a été ajoutée par nous.

Une vérification ultérieure de la relation entre diamètre et hauteur sera donnée plus loin sous la forme de graphiques établis pour des parcelles de forêt (chapitres III, IV, V et VII).

La littérature botanique et forestière contient plusieurs *courbes de régression* calculées d'après des nuages de points ( $H/d$ ), relevés sans tenir compte de l'architecture. Ces

courbes se situent d'abord dans le domaine de régénération, à gauche de notre ligne de base  $H = 100$  . d, et se courbent ensuite vers la région de réitération spontanée, à droite. La figure 27 montre un tel graphique dû à SCHULZ (1960), concernant 7 espèces forestières du Surinam, également fréquentes en Guyane française.

En comparant ces courbes entre elles et avec la ligne de base  $H = 100$  . d, on voit que la phase de réitération est plus accentuée chez les grands arbres que chez les petits. *Iryanthera sagotiana* Warb. (Myristicaceae, modèle de MASSART) montre une courbe presque droite et ne divergeant qu'assez peu de la ligne de base. D'après nos observations, la réitération chez cette espèce est très peu abondante ou, souvent, absente, même chez des individus de grande taille. Chez des espèces restant conformes au modèle, il se manifeste donc, avec l'âge, une faible tendance à la croissance diamétrique excédentaire, cette tendance étant forte chez les arbres à réitération abondante. Outre *Iryanthera*, montrent une réitération insignifiante des Annonacées du genre *Duguetia* St. Hil. (modèle de ROUX ou de TROLL), des Mimosacées du genre *Inga* Scop. (modèle de TROLL) et, en dehors de la forêt, les Bois-canon du genre *Cecropia* L. (Moraceae - modèle de RAUH). Rappelons une tendance comparable : la désynchronisation, qui se manifeste parfois faiblement entre les branches et le tronc d'un grand arbre conforme au modèle, et souvent fortement entre les modèles réitérés portés par un même arbre.

Les graphiques (fig. 24 à 27) ont un autre aspect, quantitatif, car les dimensions relevées déterminent une biomasse. La biomasse maximale atteinte par une espèce, dans un biotope, est donnée par le point le plus haut et le plus à droite du nuage. Dans le chapitre suivant, nous aborderons ces questions de production.

## Chapitre 2

# Esquisse d'un schéma fonctionnel de l'arbre

Un système végétal vivant ne produit, outre l'entropie, que sa propre biomasse, qui constitue son seul et unique rendement immédiat. L'utilité de ce rendement, pour le système considéré, réside dans la possibilité de produire plus de biomasse. Dans le sens thermodynamique, la production végétale s'effectue en système ouvert (LEHNINGER, 1965).

Ce processus est plus simple que chez les animaux, qui transforment partiellement l'énergie absorbée en activité de déplacement, difficile à mesurer, car ne laissant pas de traces aisément lisibles dans la forme, le volume, le poids ou la température du corps. La croissance, mouvement prépondérant chez les plantes, est par contre facilement mesurable quand on suit l'expansion de ces organismes.

Les aspects qualitatifs de la croissance ont été examinés au chapitre précédent. Le nombre, l'activité et la configuration des méristèmes déterminent à chaque moment l'architecture de l'appareil producteur. Chez les arbres, les grandes lignes de ce développement s'expriment dans des paramètres simples, diamètre du tronc et hauteur totale.

Pour l'interprétation de la morphogenèse, réalisée en particulier par des méristèmes de réitération, il est indispensable de compter avec la vigueur. Celle-ci peut être aisément constatée, mais difficilement captée dans une définition. On comprend intuitivement qu'elle soit liée de près aux taux de production de biomasse végétale.

Le présent chapitre est consacré aux systèmes producteurs, particulièrement chez les Dicotylédones, essentiels pour l'interprétation de la forêt guyanaise. La description des processus de production, relevée dans la littérature botanique, permet d'esquisser, à un niveau grossier, les flux d'énergie à travers l'arbre et leur rendement en termes de biomasse. Connaissant ce rendement, et l'architecture, en fonction du temps, il devient possible de lier la biomasse à la forme.

L'image qui surgit paraît cohérente, mais nous ne nous dissimulons pas son caractère très élémentaire et en partie hypothétique. Nous espérons pourtant, par cet essai de synthèse, entrouvrir des portes de communication entre la morphogenèse, l'anatomie, la physiologie et l'écologie des arbres.

### SCHEMA FONCTIONNEL GENERAL

Dans ce qui suit, beaucoup de données ont été puisées dans ZIMMERMANN et BROWN (1971), dont les recherches concernant la forme et la fonction des arbres portent surtout sur les arbres des pays tempérés. L'utilisation de ces données suppose qu'on les juge applicables aux arbres des Tropiques. Pour toute information supplémentaire, nous renvoyons à l'ouvrage cité.

Nous présentons le schéma fonctionnel d'un arbre (fig. 28) sous réserve de vérification expérimentale de quelques éléments. Trois zones ont été figurées : celle de la photoassimilation, celle de la production cambiale et celle de la « synthèse racinaire » (ZIMMERMANN et BROWN, l.c.).

Les lacunes qui existent dans la connaissance actuelle des racines constituent un lourd handicap que nous pallierons tant bien que mal. Les quelques paragraphes ci-dessous résumément ce que nous savons de leur fonctionnement dans l'optique du présent travail.

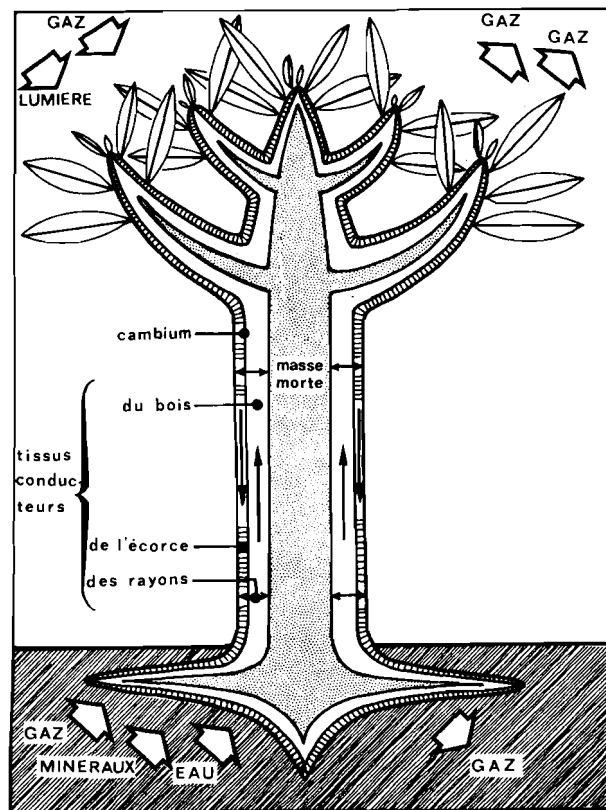


FIG. 28. — Schéma fonctionnel élémentaire de l'arbre. Trois systèmes producteurs : le cambium, isolé du biotope, les racines et les feuilles en échange énergétique avec le milieu. Transport de sève vertical dans le bois et le liber, radial dans les rayons.

La conception du système racinaire en tant que centre assimilateur de minéraux absorbés n'a été redécouverte que récemment ; elle est assise sur des résultats expérimentaux, notamment à l'aide de radioisotopes. La solution ascendante dans le xylème, provenant des racines, ne contient qu'une faible proportion de substances nutritives sous forme ionique : la plupart d'entre elles ont été incorporées dans des complexes organiques. L'absorption et l'incorporation des substances minérales dissoutes, par les racines, coûtent de l'énergie et



demandent un apport de carbone sous forme utilisable ; il en est de même pour la croissance racinaire. Cette énergie est fournie par la respiration ; le carbone arrive sous forme de sucres jusqu'aux racines par les tubes criblés du liber. La régulation et les mécanismes de cette translocation dans le phloème restent cependant à élucider (ZIMMERMANN, 1972, comm. pers.). La cime (fig. 28), avec son système chlorophyllien, capte de l'énergie rayonnante et la transforme en énergie chimique. Grâce à cette énergie, et à l'absorption de gaz atmosphériques, la solution ascendante provenant des racines est utilisée dans l'assimilation foliaire. De la vapeur d'eau et d'autres gaz sont renvoyés dans l'atmosphère ; à l'intérieur de la plante, une solution concentrée, riche en assimilats, est exportée hors des feuilles.

Entre les feuilles et les racines se trouve un ensemble d'axes, dont le principal est le tronc, puisqu'il a le monopole du transport vertical. Il comporte un système producteur souvent négligé : la zone cambiale, qui occupe une place originale parmi les trois systèmes de production parce qu'elle est la plus isolée par rapport au biotope. Nous faisons ici abstraction d'une possible respiration cambiale à travers les lenticelles ; ce facteur étant très mal connu (cf. PHILIPSON, WARD et BUTTERFIELD, 1971), il nous a paru préférable de l'omettre, car son inclusion ultérieure ne changera rien à l'essentiel du schéma donné (fig. 28).

Le cambium produit le bois, le liber et les rayons. Comme les organes racinaires et foliaires, ils ne sont opérationnels que pendant une durée limitée, différente d'espèce à espèce. Aussi trouve-t-on une zone non fonctionnelle au centre du tronc ; à son extérieur, les parties mortes sont rapidement éliminées par l'expansion continue du cylindre caulinaire.

La zone cambiale reçoit, par les rayons, ses matières premières, circulant dans le bois — la sève brute — et dans le liber — la sève élaborée. Par ailleurs, les rayons peuvent court-circuiter la circulation verticale pour tamponner toute différence anormale de concentration entre le phloème et le xylème, ou encore servir de tissu de réserve pour des assimilats en surproduction. Ils partagent cette dernière fonction avec des tissus accumulateurs localisés dans les racines et les feuilles.

Le système racinaire et la cime ont en commun la combinaison de fonctions organogènes et assimilatrices, tandis que la zone cambiale est histogène. Les trois systèmes s'intègrent par une circulation continue de solutions, dans un seul circuit, différemment constitué selon les nécessités du parcours (fig. 29).

Le courant dans le phloème est essentiellement un courant de distribution, réversible en fonction de la localisation de la *source* des assimilats véhiculés, par rapport au *drain*, exercé par des tissus utilisateurs (« source-sink relationship » des auteurs anglophones). Cette notion de relation entre source et drain est fondamentale pour comprendre ces problèmes, ainsi que certains aspects de la photosynthèse (cf. LAETSCH, 1968), de l'accumulation et de mobilisation de réserves, et probablement de la synthèse racinaire (ZIMMERMANN et BROWN, 1971).

En deux points du circuit, la qualité de la sève est brusquement modifiée (fig. 29). L'assimilation foliaire consomme une grande partie de l'eau et des assimilats racinaires constituant la sève brute. Cette consommation s'accompagne d'échanges avec le milieu, d'où viennent les photons activant la chlorophylle et le gaz carbonique contenant le carbone nécessaire aux molécules des assimilats. Par une forte transpiration (cf. ASLYNG, 1956), de la vapeur d'eau est rejetée dans l'atmosphère, où se dégage aussi l'oxygène libéré lors de la photosynthèse. A la sortie de la feuille, la solution organique est concentrée, contient entre autres des sucres, vitamines et phytohormones, et se déplace lentement.

Quand cette sève élaborée arrive dans les racines, sa concentration diminue rapidement par l'absorption d'eau dans le sol, et son contenu est modifié par l'assimilation et la croissance racinaires consommant les photoassimilats et incorporant la plupart des ions inorganiques puisés dans le sol. Ces processus empruntent leur énergie à la respiration racinaire, dont nous avons discuté quelques aspects ailleurs (1971). Les échanges avec le milieu consistent en une absorption d'eau, d'ions, d'oxygène, parfois de molécules organiques, et

en une élimination de gaz carbonique, et, éventuellement, de molécules exsorbées. La solution quittant les racines vers le haut est très diluée, chargée de rhizoassimilats et d'ions, et se déplace rapidement. La qualité de la sève se modifie graduellement pendant le transport vertical, le système cambial exerçant un drain par les rayons.

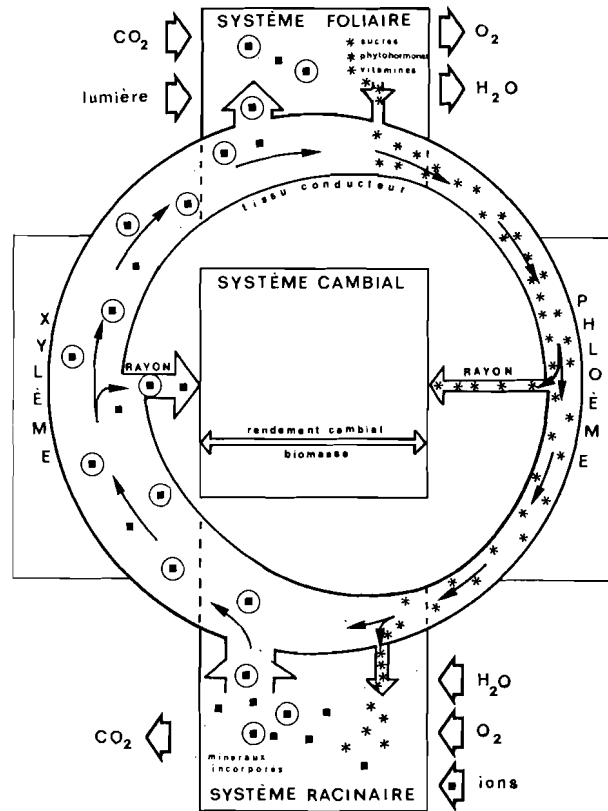


FIG. 29. — Schéma de la circulation. Dans le système racinaire, la sève est diluée et enrichie en ions isolés ou incorporés dans des complexes organiques ; elle monte ensuite dans le xylème, où le cambium en prélève une partie. Dans les feuilles, elle se concentre en sucres, vitamines et hormones, puis redescend par le liber, où le cambium en prélève encore une partie, avant qu'elle n'arrive de nouveau aux racines. L'énergie nécessaire à cette circulation est empruntée au milieu souterrain et aérien (flèches larges).

Le rendement de chacun des trois systèmes producteurs dépend du rendement des deux autres. En outre, les ensembles foliaires et racinaires dépendent pour leur production d'un échange d'énergie physique et chimique avec le milieu. Ces relations, ainsi que celle qui existe entre l'énergie à l'entrée et l'énergie à la sortie d'un système vivant (\*), ont été résumées sur la figure 30.

L'énergie maximale à la sortie, par unité de biomasse et par unité de temps, est représentée par l'asymptote (fig. 30). Dans ce qui suit, nous ferons toujours une très nette distinction entre les maxima de la performance d'assimilation, pour les organes assimilateurs, et ceux de la performance d'expansion, pour les organes ou tissus producteurs de biomasse, afin de souligner la forme d'énergie à leur sortie.

(\*) Les mots anglais *input* et *output* n'ayant pas d'équivalent exact en français, nous les avons provisoirement traduits par entrée et sortie, comme on le fait en informatique.

Dans les limites de leurs performances respectives, les trois systèmes producteurs d'un arbre montrent une relation réciproque d'amplification ou de freinage (*cf.* WILKINS, *in* KALMUS, 1966). L'augmentation de l'énergie sortant d'un premier système détermine un accroissement d'énergie à l'entrée des deux autres, ce qui entraîne une production accrue, d'où des sorties plus importantes. Ces dernières augmentent, à leur tour, l'énergie entrant dans le premier système, et ainsi de suite. Un freinage se produit d'une façon analogue lors de la diminution d'énergie à la sortie d'un des systèmes (*fig. 30*). L'amplification ou le freinage de la production peuvent aussi s'amorcer par des changements énergétiques du milieu, interférant avec les entrées foliaires et racinaires (2).

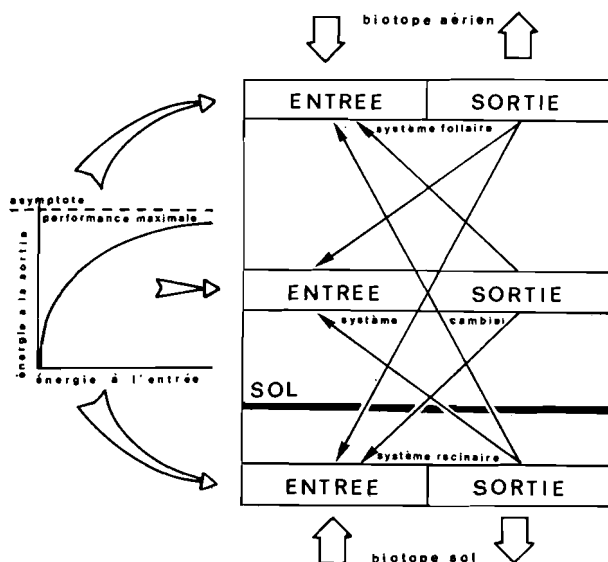


FIG. 30. — Amplification ou freinage réciproques entre les systèmes producteurs, avec intervention du biotope au niveau des feuilles et des racines. Ces processus sont amorcés par des modifications énergétiques à la sortie de n'importe lequel des trois systèmes.

A gauche : courbe générale de l'énergie à la sortie d'un système vivant en fonction de l'énergie à l'entrée ; l'asymptote représente la performance maximale intrinsèque du système.

Un apport d'énergie écologique à un système végétal fonctionnant déjà à son maximum d'assimilation exige une solution pour utiliser cette énergie : le système doit s'agrandir. Chez un arbre conforme au modèle initial et sur lequel tous les méristèmes actifs fonctionnent à leur maximum d'expansion, la production de nouveaux méristèmes selon ce modèle peut être trop lente pour permettre la transformation de la totalité de l'énergie d'assimilation. L'agrandissement ultérieur de l'appareil aérien — ou souterrain — n'est alors possible qu'en activant des méristèmes de réitération. Les méristèmes impliqués dans la réalisation du modèle peuvent, dans d'autres cas, suffire à utiliser l'énergie d'assimilation, même à des niveaux très élevés (p. 129, 150). Ceci est probablement le cas chez les herbes, où la réitération est beaucoup plus rare que chez les arbres.

La réitération s'arrête lorsqu'un nombre suffisant de méristèmes se trouvent activés, mais aussi quand les racines ou le cambium arrivent à leur performance maximale, freinant alors toute expansion ultérieure. L'arrêt définitif de l'expansion d'un arbre peut ainsi être provoqué par des facteurs écologiques, quand c'est le système racinaire ou la cime qui freinent l'ensemble, ou par des facteurs génétiques ou physiologiques quand le frein provient du cambium.

L'originalité du cambium se manifeste ici très clairement. Les racines et la cime ont un maximum d'expansion très élevé, à cause du nombre immense des méristèmes souterrains et aériens. Mais, au niveau du tronc, le système cambial, captif d'un mince et indéformable cylindre creux entre le bois et l'écorce, ne permet aucune expansion sauf celle qu'autorise sa propre production.

Les trois systèmes peuvent aussi maîtriser une entrée très importante d'énergie par la modification qualitative de leur structure ou de leur fonctionnement. En faisant abstraction des modifications éphémères ou accidentelles, nous ne considérons ici que les systèmes et structures qui se perpétuent héréditairement.

Les formes et performances des racines sont trop mal connues chez les arbres pour une tentative d'inventaire, même provisoire. Dans les pages suivantes, nous discuterons de quelques données relatives aux différents systèmes foliaires et cambiaux.

## LE BOIS ET L'HYDROSYSTEME

Un système cambial produisant des tissus à fonctionnement plus efficace, car augmentant le maximum d'assimilation de l'arbre par un meilleur transport vertical de la sève, repousse les limites d'expansion de la cime, des racines et de l'arbre entier. Le fonctionnement des tissus produits par un système cambial donné peut être évalué à partir d'une étude anatomique et physiologique. Nous résumerons ici la belle étude de synthèse de BRAUN (1963), concernant l'organisation du tronc chez les arbres et arbustes.

Quoique cet auteur ait élargi ses recherches au domaine des rayons et de l'écorce (BRAUN, 1970), son analyse du bois, seule, sera considérée dans ce qui suit. Par la mise en évidence de 14 types histologiques structuraux (*Bautypen*), puis leur combinaison avec des résultats hydrophysiologiques, BRAUN établit 5 échelons d'organisation (*Organisationsstufen*) résumés ci-dessous (fig. 31) et qui se rapportent à l'hydrosystème du tronc :

- I. — Echelon trachéidal. Absence de vaisseaux. Tissu de base constitué de trachéides, communiquant par des punctuations dans toutes les directions, y compris au-delà des anneaux de croissance.
- II. — Echelon vasculo-trachéidal. Tissu de base comme à l'échelon I, incluant des vaisseaux, communiquant à l'intérieur de chaque anneau et ponctués vers les trachéides qui communiquent au-delà des anneaux.
- III. — Echelon vasculo-trachéidal limité. Même appareil hydroconducteur qu'à l'échelon II, mais inclus dans un tissu de fibres mortes ou vivantes.
- IV. — Echelon fibro-vasculaire. Absence de trachéides. Conduction d'eau par des vaisseaux communiquant entre eux et également au-delà des anneaux de croissance. Présence fréquente de parenchyme, en gaines paratrachéales non fermées.
- V. — Echelon vasculaire. Vaisseaux isolés du tissu de base, fibreux et mort, par le parenchyme en gaines fermées. Parfois, des réseaux de parenchyme dans le tissu de base.

Ces échelons sont coupés par des colonnes verticales (*Organisationsreihen*) qui, de gauche à droite, traduisent une évolution vers la macroporie. BRAUN parle de l'articulation de l'hydrosystème en *Organisationsstufen* et *Organisationsreihen* (fig. 31). Parce que, d'un échelon à l'autre, des colonnes peuvent se diviser ou s'arrêter, le résultat est un véritable arbre généalogique des *Bautypen*, dont chacun a été nommé d'après un groupe taxonomique qui en est l'exemple<sup>(3)</sup>.

On note de l'échelon I à V la disparition des trachéides, éléments polyvalents assurant à la fois le soutien mécanique et le transport liquide, et l'apparition graduelle d'éléments toujours plus spécialisés : les vaisseaux — d'abord surtout micropores, puis en majorité vasculaire à mesure que l'on monte dans le sye dernier s'associe plus étroitement au réseau macropores —, les fibres et le parenchyme. Cstème.

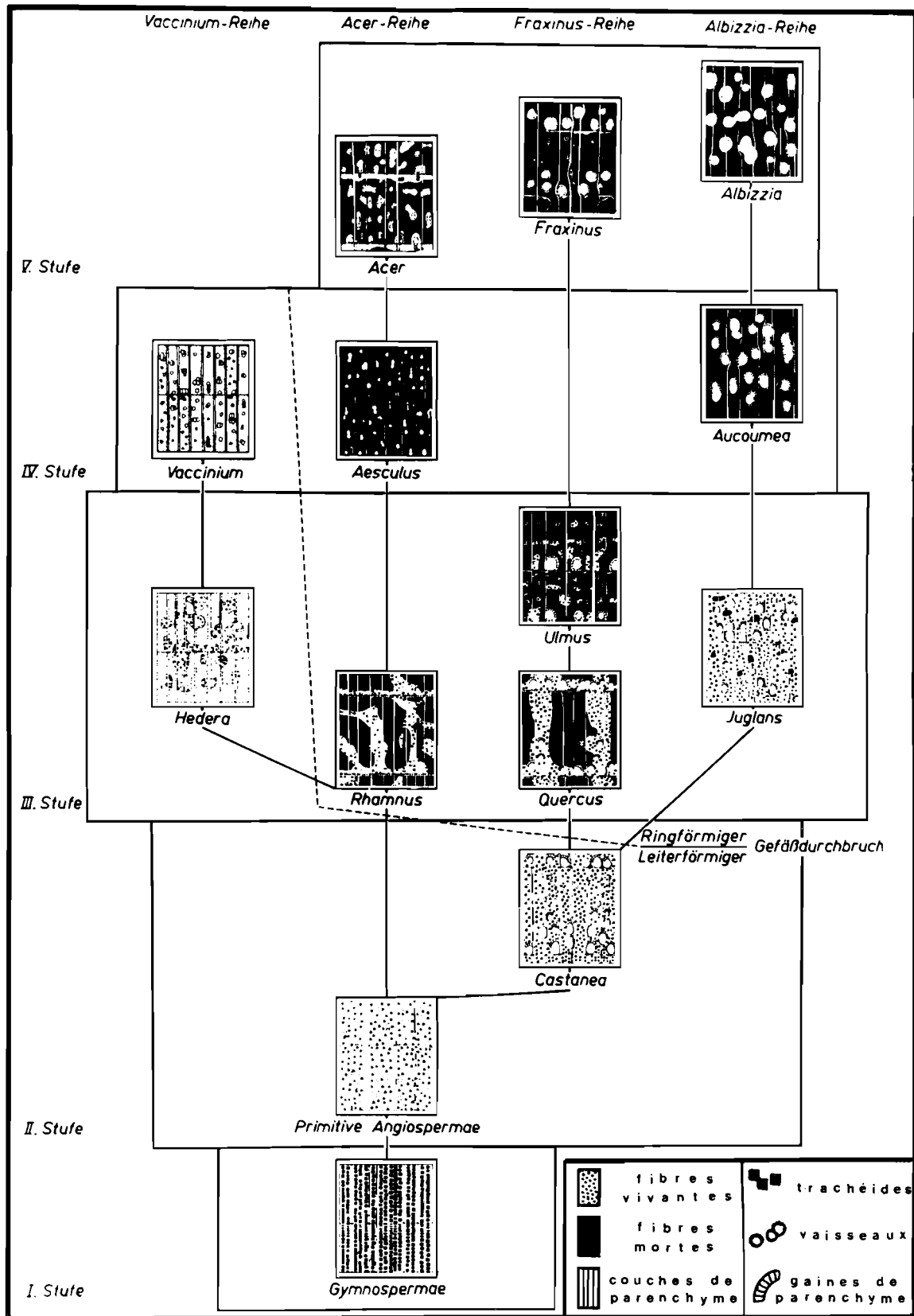


FIG. 31. — BRAUN (1963), à qui cette figure est empruntée, classe les types structuraux anatomiques de bois (Bautypen) dans un système « articulé » en échelons (Stufen) et en colonnes (Reihen). Explication dans le texte.

Les *Bautypen* que l'on trouve habituellement sous les Tropiques occupent une colonne verticale distincte, au niveau des échelons d'organisation les plus élevés (fig. 31). Il est à noter que BRAUN cite très peu d'exemples d'Amérique tropicale, les arbres tropicaux cités provenant pour la plupart de l'Afrique et de l'Asie (BRAUN, 1970). Une comparaison avec les photomicrographies de bois données par BENOIST (1933), et LINDEMAN et MENNEGA (1963), permet cependant d'affirmer que l'analyse de BRAUN vaut également pour les arbres guyanais, où l'on trouve une anatomie proche de l'échelon V chez les genres *Cecropia* (Moraceae), *Ceiba* (Bombacaceae), *Hura* (Euphorbiaceae), *Inga* (Mimosaceae) et *Terminalia* (Combretaceae), pour ne citer que quelques exemples.

L'évaluation de l'efficacité relative de ces types de bois en tant que tissu conducteur de sève est possible par le calcul du débit moyen d'un élément transporteur, trachéide ou vaisseau, rapporté au volume de bois qui est à chaque moment fonctionnel.

Selon la formule de POISEUILLE, le débit d'un capillaire, de longueur  $l$ , est :

$$\frac{\Delta V}{\Delta t} = \frac{\pi R^4}{8\eta} \cdot \frac{\Delta P}{\Delta l}$$

dans laquelle  $R$  est le rayon du tube,  $\frac{\Delta P}{\Delta l}$  le gradient de pression et  $\eta$  la viscosité du liquide.

ZIMMERMANN et BROWN (1971) ont calculé, dans un capillaire, la vitesse de pointe du courant, que nous appellerons  $A$  :

$$A = \frac{\Delta P}{\Delta l} \cdot \frac{\pi R^2}{4\eta} \quad \text{ou} \quad 4 \cdot \eta \cdot A = \frac{\Delta P}{\Delta l} \cdot R^2$$

Substituant ce terme dans la formule de POISEUILLE, on obtient :

$$\frac{\Delta V}{\Delta t} = A \cdot \frac{\pi R^2}{2}$$

Or, le dernier terme de cette équation représente la moitié de la surface de section d'un capillaire, mesurable sur une coupe anatomique dans le cas d'un élément de bois, et  $A$  figure la vitesse maximale du courant, donnée par BRAUN pour certains *Bautypen*, d'après les mesures de divers auteurs.

Un vaisseau macropore moyen montre un diamètre d'environ  $250 \mu$ ; cette moyenne est d'environ  $25 \mu$  pour les trachéides. La vitesse du courant dans des trachéides varie entre 1,2 et 1,4 m par heure et, dans des vaisseaux macropores, entre 4 et 44 m/h (BRAUN, 1963). Prenons les moyennes de ces valeurs pour notre comparaison; soit 1,3 m/h dans les trachéides et 24 m/h dans les larges vaisseaux. En introduisant ces valeurs moyennes dans la dernière formule, elle prend la valeur :

$$\frac{\Delta V}{\Delta t} = 1,3 \cdot \frac{\pi(12,5)^2}{2} \quad \text{pour les trachéides} \quad \text{et} \quad \frac{\Delta V}{\Delta t} = 24 \cdot \frac{\pi(125)^2}{2}$$

pour le « vaisseau macropore moyen ». Il est superflu d'exprimer les mètres en microns dans la comparaison suivante :

$$y \cdot \left( 1,3 \cdot \frac{\pi(12,5)^2}{2} \right) = 24 \cdot \frac{\pi(125)^2}{2}$$

dans laquelle  $y$  est le rapport entre le débit trachéidal et le débit vasculaire. On calcule facilement que  $y = 1846$ , de sorte qu'un vaisseau macropore moyen transporte environ 2000 fois plus de sève brute qu'une trachéide moyenne.

Insistons sur le caractère rudimentaire de cette comparaison, utilisant des moyennes très peu précises, admettant le caractère capillaire parfait des vaisseaux et des trachéides qui, en réalité, ont des structures beaucoup moins constantes, et sous-entendant que le fonctionnement de ces éléments peut être comparé sans tenir compte de l'organisme entier. Cependant, ce rapport de débits est utile en tant qu'indication d'une tendance, très prononcée, à l'augmentation de l'efficacité des éléments transportant la sève quand on monte d'un *Bautyp* primitif vers des produits cambiaux plus évolués.

La structure anatomique à vaisseaux macropores est moins stable et plus vulnérable que la structure trachéidale : BRAUN constate que le nombre d'anneaux de croissance fonctionnels diminue nettement à mesure que l'on monte d'un type d'élément conducteur vers le suivant. Chez les Gymnospermes, une dizaine d'anneaux de bois sont actifs — chez les arbres à bois mégapore, on trouve des vaisseaux bloqués même dans l'aubier le plus récent. Ce dernier hydrosystème, dans sa totalité, ne sera donc pas beaucoup plus efficace que le premier (ZIMMERMANN, 1972, comm. pers.).

Son avantage n'apparaît que dans le cas d'une montée rapide du niveau d'énergie écologique (cf. p. 55) quand le cambium, fonctionnant à son maximum d'expansion, peut très rapidement faire augmenter la capacité de transport de sève du bois macropore. La formation des très nombreuses trachéides ou des nombreux vaisseaux micropores, qui seraient nécessaires pour augmenter cette capacité dans les mêmes proportions, demanderait plus de temps. Le bois macropore est le plus apte aux fonctions des arbres en biotope riche en énergie, exigeant une expansion rapide de ces plantes. Aussi n'est-il pas étonnant que BRAUN trouve le bois le plus évolué surtout chez des arbres tropicaux (fig. 31).

Les fonctions du parenchyme dans le bois ne sont pas encore complètement comprises ; toutefois, dans le contexte de la théorie de la cohésion, aujourd'hui généralement acceptée comme explication du mouvement liquide dans le bois, on peut envisager l'activité biologique de ce tissu, notamment dans la régulation des tensions qui se manifestent dans la colonne liquide des vaisseaux, et dans la protection de ces vaisseaux contre des embolies interrompant définitivement le courant. Il paraît légitime de croire que des vaisseaux de grandes dimensions ne serviraient pas à grand'chose s'ils n'étaient associés étroitement à un tissu parenchymateux vivant.

*Ceiba pentandra* Gaertn. (Bombacaceae - modèle de MASSART), le Fromager, montre un développement très spectaculaire du parenchyme, qui peut occuper jusqu'à 40 % du tissu non conducteur de son bois — organisé selon l'échelon V — dont le reste est constitué de fibres. Sur le plan fonctionnel, on pourrait rapprocher ce type d'appareil conducteur de celui de certaines Monocotylédones étudiées par TOMLINSON et ZIMMERMANN (1967).

La notion de *Bautypen* de BRAUN constitue, sur le plan anatomique, l'équivalent des modèles architecturaux dans le domaine de la morphologie. Notons, en particulier, le fait qu'au sein d'un même *Bautyp* il existe de nombreuses variantes, liées, par exemple, au groupement des vaisseaux et à leur communication avec différents types de rayons. Considérée en tant qu'ensemble de repères anatomiques, la version du schéma de BRAUN datant de 1963 nous paraît plus claire que celle de 1970, où des *Bautypen* de transition ont été inclus. Aussi avons-nous employé la première.

Quant à la répartition géographique des *Bautypen*, il est à noter — d'après les exemples cités par BRAUN — qu'il existe une situation inverse de celle des modèles architecturaux. Chez ces derniers, c'est sous les Tropiques humides que les formes primitives ont survécu (MANGENOT, 1964), tandis que la majorité des *Bautypen* primitifs a été trouvée dans les régions tempérées. Aucun lien ne paraît exister entre modèle architectural et *Bautyp* anatomique. Ceci est très significatif pour la comparaison des bioclimats : nous venons de voir que les types de bois les plus évolués sont les plus efficaces en biotope riche en énergie ; mais, dans les mêmes biotopes, comme la forêt équatoriale, l'énergie résiduelle permet la croissance de formes moins efficaces (cf. chap. VI).

## PHOTOSYNTHESE

Le cambium importe toute l'énergie biochimique nécessaire à son fonctionnement (fig. 30). Les feuilles, par contre, produisent l'énergie pour la morphogénèse de la cime, et en produisent un surplus, exporté vers le cambium et les racines. La production totale d'énergie biochimique, par la transformation chlorophyllienne d'énergie rayonnante, provenant du biotope, est connue.

KOK (1960) donne la courbe classique de l'efficacité de la chlorophylle, associée à celle de sa production, les deux en fonction de l'intensité lumineuse (fig. 32). Ce graphique a été obtenu en mesurant la production d'oxygène dans un bain d'Algues vertes; son principe avait été énoncé dès 1905 par BLACKMAN (cité par GORSKI, 1963).

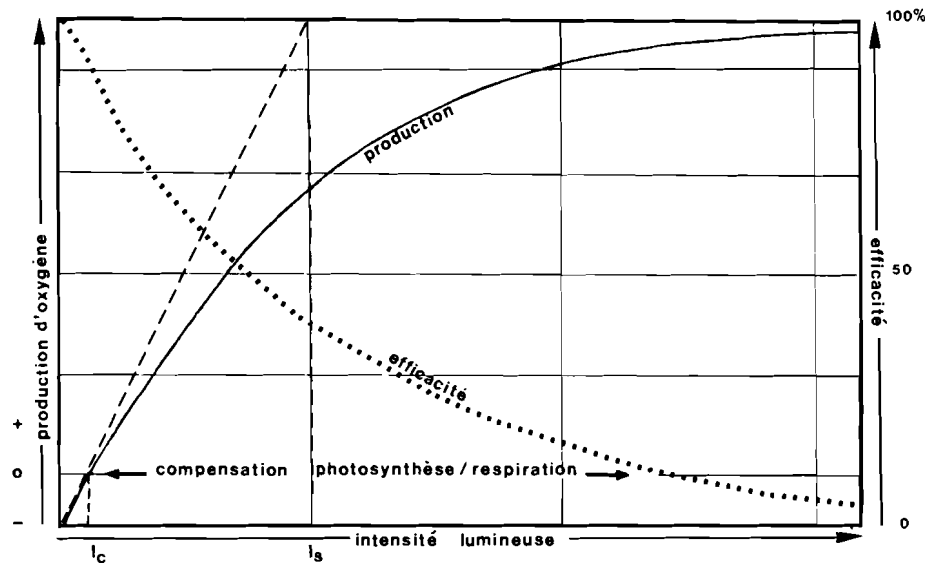


FIG. 32. — Relations entre l'intensité lumineuse ( $I$ ), la production photosynthétique d'oxygène et l'efficacité de la photosynthèse.  $I_c$  représente l'intensité où la photosynthèse compense la respiration. L'efficacité maximale est celle du début de la courbe de production; si cette efficacité se maintenait en relation linéaire avec l'intensité, la production maximale serait atteinte à l'intensité  $I_s$ . En réalité, cette production maximale, comme en bas du graphique l'efficacité minimale d'une unité d'intensité supplémentaire, sont asymptotiques. D'après Kok (1960).

On a retrouvé la forme générale de cette courbe chez d'autres plantes et pour d'autres critères de production, tels que le taux de fixation de  $\text{CO}_2$  ou l'augmentation du poids sec (BAINBRIDGE, CLIFFORD EVANS et RACKHAM, 1966; COWAN et MILTHORPE, 1968; GORSKI, 1963; McLEAN et IVIMEY-COOK, 1967; MONSI, 1968.)

Cette courbe représentait, encore récemment, la seule modalité connue du fonctionnement chlorophyllien. En 1963, HESKETH (cité par COWAN et MILTHORPE, 1968) publie un graphique reliant le flux lumineux à la production foliaire chez quatre espèces, dont deux Graminées et deux arbres (fig. 33). Cette figure montre une autre modalité de la photosynthèse, distincte de la précédente en ce que la production s'approche d'une valeur asymptotique fixe, classique, chez *Acer*, *Dactylis* et *Quercus*, tandis que l'asymptote n'est pas horizontale chez *Zea mais*.

La courbe classique de la production foliaire (fig. 32), avec son asymptote horizontale, représente une activité chlorophyllienne qui se déroule selon un cycle biochimique impliquant des substances phosphorylées à trois atomes de carbone, et connu comme le cycle  $\text{C}_3$



ou cycle de CALVIN, du nom de son inventeur. La forme particulière de la courbe de production chez le Maïs a été expliquée lors de la découverte par HATCH et SLACK (cités par BAKER, 1970), ou par HORTSCHAK et al. (cités par WELKIE et CALDWELL, 1970), d'un autre cycle photosynthétique caractérisé par l'intervention, dans un stade précoce du cycle, d'acides dicarboxyliques à quatre atomes de carbone, d'où son nom de cycle  $C_4$  (le  $C_4$  pathway des Anglais).

Outre le mécanisme biochimique distinct, les feuilles des plantes à cycle  $C_4$  montrent une disposition particulière du parenchyme contenant les chloroplastes, qui se trouve en gaines autour des vaisseaux (cf. LAETSCH, 1968).

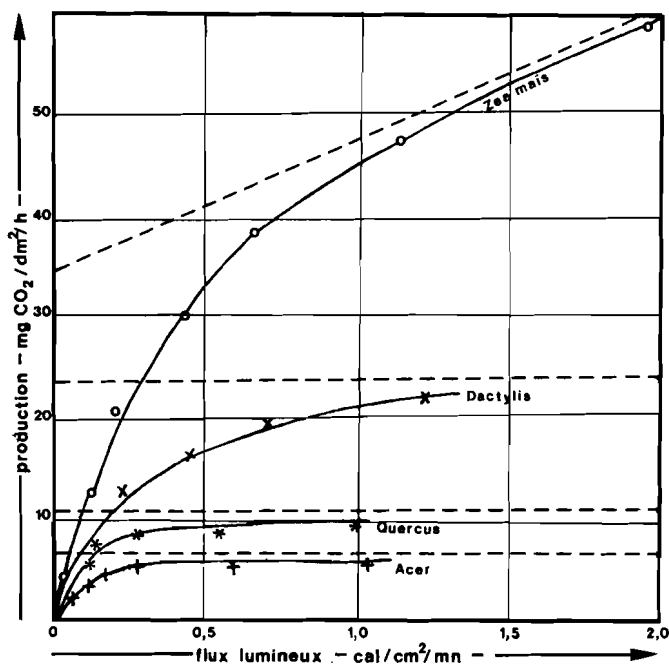


FIG. 33. — Variation spécifique de productions photosynthétiques sous des flux d'intensités croissantes chez quatre espèces végétales, mesurée sur feuilles isolées. *Zea mais* montre une asymptote de production maximale non horizontale, chez *Dactylis* sp., une telle asymptote paraît improbable, et chez *Quercus* et *Acer*, elle est horizontale. Courbes d'après HESKETH, 1963, empruntée à COWAN et MILTHORPE, 1968. Asymptotes ajoutées par nous.

La courbe concernant *Zea mais* (fig. 33) illustre déjà quelques-unes des caractéristiques du cycle  $C_4$  données *in extenso* sur la liste suivante, dressée d'après les renseignements fournis par BAKER (1970) et LAETSCH (1968) :

- Fixation de  $CO_2$  jusqu'à deux fois plus rapide qu'en cycle  $C_3$ , car *aucun gaspillage par respiration*, et par conséquent aussi un *seuil de compensation* (cf. fig. 32) *très bas*; *aucun blocage* du processus lors d'une *accumulation d'oxygène*, d'où *fort rehaussement du seuil de photosaturation*; enfin, *continuité du processus* même si le taux de  $CO_2$  cellulaire devient bas.

Le cycle  $C_4$  a d'abord paru séparer, chez plusieurs genres, les espèces tropicales des espèces tempérées, qui, elles, possèdent le cycle  $C_3$  (cf. BAKER, 1970). LAETSCH (1968) propose une conception plus nuancée en attirant l'attention sur l'efficacité spéciale du cycle  $C_4$  dans des milieux chauds et secs, parce qu'il permet :

- La constitution de réserves temporaires de carbone sous forme d'acides dicarboxyliques ;

- Une fixation photosynthétique de carbone lorsque les stomates sont fermés et pouvant donc s'effectuer, pendant un certain laps de temps, d'une façon indépendante des échanges gazeux avec l'atmosphère.

L'inventaire des espèces montrant l'anatomie foliaire caractéristique du cycle  $C_4$ , par WELKIE et CALDWELL (1970), contient si peu d'arbres et, parmi ceux-ci, un nombre tellement réduit d'espèces guyanaises, que toute conclusion est impossible, dans le contexte du présent travail, quant à la signification de ce cycle dans l'équilibre énergétique des arbres.

Mais, d'une façon générale, l'existence d'au moins deux cycles photosynthétiques, liés à des biotopes particuliers, suggère, en un sens, un parallèle avec les *Bautypen* de BRAUN. Comme ces derniers, les différents cycles de photosynthèse illustrent des modifications d'un seuil, le maximum d'assimilation, certainement très élevé et peut-être même aboli dans le cycle  $C_4$ , à la suite d'un changement qualitatif et héréditaire de l'appareil producteur. Rappelons ici le parallèle proposé entre les *Bautypen* de BRAUN et nos modèles architecturaux (p. 59).

## COURBES DE PRODUCTION

Au sein de l'organisme végétal entier, les maximums d'expansion et d'assimilation doivent s'égaliser, car le rendement d'une plante est sa propre biomasse (p. 51). Or, ce rendement se conforme, sur la durée de vie d'un arbre, à la courbe générale empirique qui caractérise « la croissance de tous organes, plantes, populations végétales et animales et même celle de civilisations humaines » (GALSTON, 1961). A cette courbe s'associe celle qui figure la biomasse produite totale (SALISBURY et PARKE, 1965); les deux sont représentés sur la figure 34.

Il faut insister sur le fait que la courbe de biomasse totale en fonction du temps (fig. 34) représente autre chose que celle de la production à la sortie d'un système vivant en fonction de l'énergie à l'entrée (fig. 30, à gauche), nonobstant la ressemblance superficielle de leurs formes. Ces deux courbes sont cependant liées par la production, dont la valeur donnée en fonction de l'énergie à l'entrée (fig. 30) se retrouve sur la figure 34 en fonction du temps. Vice-versa, le système producteur étant donné, la courbe de production (fig. 34) mesure l'énergie captée par l'organisme à chaque moment de sa vie.

La courbe sigmoïde (fig. 34) prend des formes spécifiques : la pente de sa « phase logarithmique » indique la rapidité de l'accroissement, et le niveau maximal la quantité totale de biomasse avec laquelle l'organisme termine sa vie. Chez un arbre, la courbe différentielle, représentant la production, marquerait un stade létal si elle atteignait zéro, car seuls sont fonctionnels les tissus de formation récente; un arbre ne survit que très peu de temps à l'arrêt total de sa croissance.

Parce que sa production s'approche de zéro d'une façon asymptotique, un arbre meurt graduellement, et non brusquement.

On peut noter que cette paire de courbes, appliquées à la croissance racinaire, rapproche les processus de la mort des Palmiers arborescents, décrits par HOLTUM (1961), de la façon de mourir des arbres à épaississement secondaire. Chez les Palmiers, c'est au niveau de l'appareil souterrain que se manifeste une néoformation insuffisante de racines, d'où un transport liquide vertical insuffisant; chez les Dicotylédones, c'est au niveau du tronc qu'une production décroissante de bois freine le transport de la sève. La croissance secondaire en épaisseur du tronc, donnant un avantage initial aux Gymnospermes et aux Dicotylédones par rapport à la majorité des Monocotylédones arborescentes, déplace, dans l'espace comme dans le temps, un même problème d'approvisionnement de la cime.

Cette explication repose sur la notion déjà mentionnée du rôle exclusif des tissus jeunes dans l'expansion et l'assimilation. Quand un tissu cesse d'être fonctionnel, sa structure, organique, contient toujours plus d'information que celle du milieu, inorganique, mais cette information n'intervient plus dans la morphogénèse ni dans l'assimilation.

L'énergie des liaisons chimiques dans une biomasse morte peut être libérée, en la brûlant, ou utilisée de maintes façons : dans un arbre, cette énergie est métaboliquement et morphogénétiquement inutile ou *entropique*. La masse totale des tissus morts est, à chaque instant, une mesure de cette entropie : nous l'appellerons *masse entropique*. Une partie de cette masse est éliminée sous forme d'écaillés du rhytidome, de feuilles mortes et de racines pourrissant dans le sol.

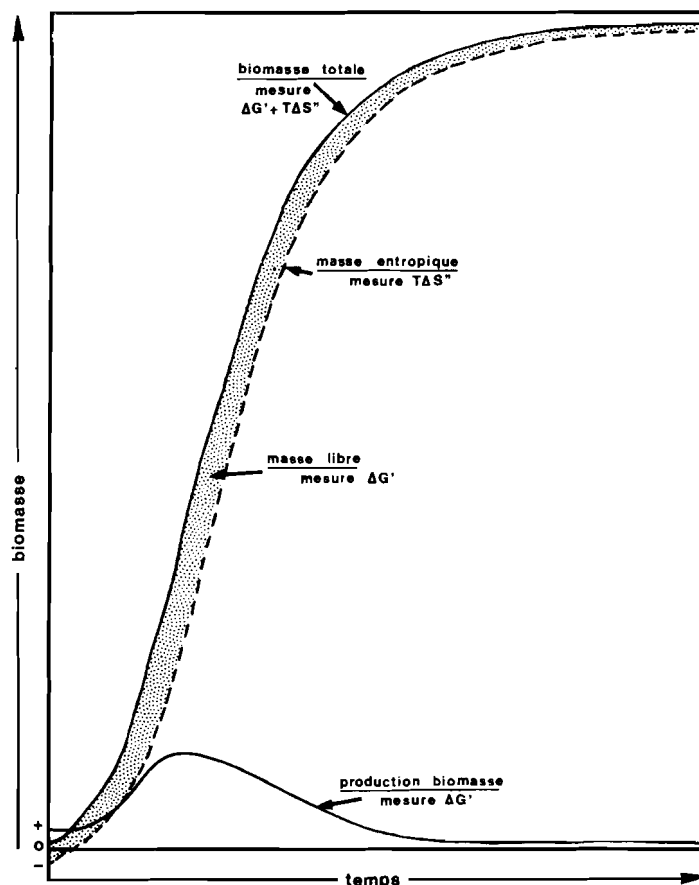


FIG. 34. — Evolution de la production de biomasse, et de la biomasse totale produite, en fonction du temps. Les points de la troisième courbe représentent, à chaque moment, la différence entre les valeurs des deux premières.  $\Delta G'$  est la variation de l'énergie libre d'expansion,  $T\Delta S''$  de l'entropie accumulée, et  $\Delta G' + T\Delta S''$  la somme de ces variations.

Mais, à l'intérieur des axes, la masse entropique est généralement conservée. Elle y forme la partie physiologiquement inactive du bois, au centre de laquelle se trouve le cœur. La conservation de cette masse entropique fait, du bois, le système végétal le plus apte à servir d'exemple dans des études concernant l'aspect énergétique de la croissance. Il l'est d'autant plus que le système cambial, qui le produit, est le plus isolé des systèmes producteurs et reflète ainsi assez précisément le niveau d'énergie de l'arbre entier (cf. fig. 30).

Les tissus jeunes contiennent la totalité de l'énergie utile pour le métabolisme et la morphogénèse. Toute énergie sous forme utilisable s'appelle en thermodynamique *énergie libre*. La masse des tissus jeunes de l'arbre en est une mesure ; nous l'appellerons la *masse libre*.

La subdivision de la biomasse totale en masse entropique et masse libre reste nécessairement artificielle, parce que le tissu ou l'organe tout jeune accumule graduellement de l'entropie jusqu'à ce que son fonctionnement s'arrête. Dans ce qui suit, la limite entre les deux masses a été arbitrairement tracée à l'âge d'un an, en considérant qu'elle marque là, approximativement, le point où l'entropie accumulée dans les masses plus jeunes égale l'énergie libre persistante dans les masses plus âgées.

On a tenté d'exprimer l'énergie libre en termes d'information, en calculant le nombre de « bits » contenu dans un organisme (cf. KALMUS, 1966). Le nombre astronomique auquel on arrive plaide de lui-même contre cette démarche, qui cherche à raisonner au niveau d'intégration de l'organisme, à partir de données du niveau d'intégration moléculaire, sans étapes intermédiaires (cf. p. 12 à 14).

Restant au niveau de l'organisme arborescent et de ses trois systèmes de production, nous concevons l'énergie libre comme la totalité de l'énergie métabolique à un moment donné, y compris, par exemple celle qui agit dans les corrélations physiologiques et celle qui joue pendant la synthèse de protéines, sucres, lipides, ou d'autres substances (voir ASIMOV, 1962).

Toute l'énergie libre contenue dans un arbre provient de l'échange d'énergie avec le biotope, processus appelé *enthalpie* dans un système thermodynamique ouvert tel que le vivant. La production d'énergie libre à partir de l'enthalpie obéit à la formule :

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S$$

(citée dans LEHNINGER, 1966), dans laquelle  $\Delta G$  est l'augmentation d'énergie libre,  $\Delta H$  celle de l'enthalpie et  $T\Delta S$  celle de l'entropie, liée à la température absolue  $T$ . La transformation d'énergie enthalpique, écologique, en énergie libre, physiologique, est l'*assimilation*, dont la performance dépend en dernière analyse de la différence entre niveaux d'énergie, intérieure et extérieure, et de la température absolue, selon le principe de CARNOT (voir ASIMOV, 1962). L'énergie entropique développée est en majeure partie renvoyée dans le biotope sous forme de gaz (fig. 29).

Dans la plante, l'énergie libre produite par l'assimilation est de nouveau transformée lors de l'*expansion*. L'enthalpie, dans ce processus, est l'énergie d'assimilation utilisée dans la morphogénèse ; lors de sa transformation il se produit de nouveau de l'entropie et de l'énergie libre. L'expansion signifie donc une perte d'énergie libre acquise par l'assimilation ; la performance d'expansion est par conséquent plus basse que celle de l'assimilation si on les exprime en unités comparables.

Une fois mis en place, le jeune tissu participe aux processus de l'assimilation en développant de l'énergie libre et entropique. Toute l'énergie entropique n'est pas rejetée dans le milieu : une partie reste dans le tissu et le rend de moins en moins utile, jusqu'à l'épuisement de son énergie libre métabolique, entraînant sa mort. L'organisation du tissu, différente de fonction en fonction et d'espèce en espèce, détermine sa durée de vie.

On peut exprimer ces processus en formule :

$$\text{— assimilation} \quad : \quad \Delta G = \Delta H - T\Delta S \quad (1)$$

$$\text{— expansion} \quad : \quad \Delta G' = \Delta H' - T\Delta S' = \Delta G - T\Delta S' \quad (2)$$

dans lesquelles  $T$  est constant, puisqu'il s'agit de processus isothermes, et  $\Delta H' = \Delta G$ , pour les raisons exposées ci-dessus.

La quantité d'énergie libre fixée dans le jeune tissu,  $\Delta G'$ , s'active dans une phase suivante d'assimilation. Sur la période de vie de ce tissu

$$\Delta G' = T\Delta S'' \quad (3)$$

dans laquelle  $T\Delta S''$ , à chaque instant, est la partie non exportée de l'entropie produite. Pendant la vie d'un tissu ou d'un organisme, toute l'énergie impliquée est finalement transformée en entropie, selon l'équation :

$$\Delta H = T\Delta S + T\Delta S' + T\Delta S'' \quad (4)$$

qui exprime le Deuxième Principe de la Thermodynamique.

La durée de vie d'un système vivant est déterminée par la chronologie de la production des trois types d'entropie, de sorte que, *temporairement*, une marge d'énergie libre disponible existe, tant que la production de  $T\Delta S$  et  $T\Delta S'$  est rapide et évacuée et celle de  $T\Delta S''$  lente.  $T\Delta S$  représente la perte trophique — en utilisant ce mot dans un sens très large —,  $T\Delta S'$  la perte d'établissement, et  $T\Delta S''$  la perte d'usure de l'énergie libre chez un système vivant, dont le résultat est la formation de masse entropique.

Le retard de l'usure sur les pertes trophiques et d'établissement est maintenu pendant un certain temps, parce que l'énergie libre d'expansion,  $\Delta G'$ , est conservée d'une façon presque parfaitement homéostatique. L'*homéostasie* est un état fixe, stable dans le temps, soit par un manque de dynamique, productrice fatale d'entropie, soit par un remplacement, par l'enthalpie, de l'énergie libre perdue. WADDINGTON (1939, in THOM, 1968, appendice) préfère pour cette deuxième modalité le terme d'*homéorhésie*, le verbe grec  $\xi\epsilon\epsilon\iota\nu$  — s'écouler — traduisant son caractère dynamique reposant sur des flux énergétiques.

La durée de l'existence d'un système homéostatique ouvert se définit par la production d'entropie, fonction de sa masse, et par la possibilité d'absorber l'énergie corrigeant cette entropie, fonction de sa surface. La relation entre masse et surface conditionnant la forme d'un système vivant, on voit que l'énergétique, la morphogénèse et la durée de vie ne sont pas indépendantes les unes des autres.

Le *vieillessement* d'un organisme est l'évolution inévitable vers l'état entropique. La programmation de ce processus, soutenue par CARR et PATE (1967), est liée à la forme qui doit permettre une homéostasie maximale du système : il s'agit, comme nous venons de voir, non d'une programmation du vieillissement, mais d'une programmation de rajeunissement, puisqu'elle dépend de l'expansion des parties jeunes. La *sénescence* est la faillite de ce programme, inéluctable à cause du Deuxième Principe de la Thermodynamique.

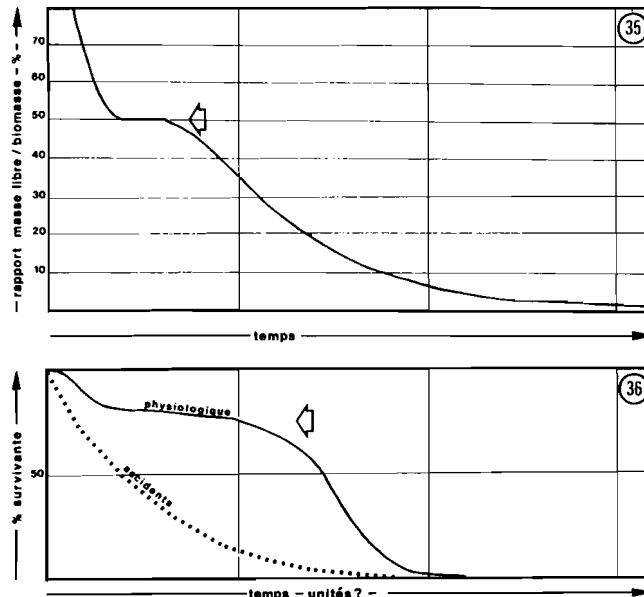


FIG. 35. — Efficacité d'un tissu, organe ou organisme au cours de sa vie, d'après le critère de la proportion de masse libre dans la masse totale, exprimée en pourcents, et calculée d'après fig. 34. La flèche indique une période d'efficacité constante (homéostasie), pendant laquelle la production de masse jeune compense la progression de la masse entropique.

FIG. 36. — Pourcentage de survivants dans une population végétale non sujette à des accidents, et reposant uniquement sur des facteurs « physiologiques ». En admettant que ce sont les plus efficaces qui survivent, la forme de cette courbe confirme la figure 35. La flèche indique une période d'effectif constant. Emprunté à WOOLHOUSE (1967).

Or, la production de biomasse d'instant en instant est une mesure de la production d'énergie libre,  $\Delta G'$ , chez un arbre. Remplaçant, plus grossièrement, l'observation d'instant en instant par celle d'année en année, on obtient la courbe de production de biomasse (fig. 34). La courbe de la biomasse totale mesure d'une façon analogue la somme des accroissements en énergie libre et en entropie. La différence de ces deux courbes, exprimée dans une troisième, obtenue par la soustraction des points des deux premières, représente la masse morte ou entropique proportionnelle à l'avance de l'entropie,  $T\Delta S''$ .

On voit (fig. 34) que la masse entropique rattrape la masse totale d'une façon conforme à l'équation (4), et que la masse libre décroît par rapport à la biomasse, à mesure que l'organisme vieillit. Ce rapport, exprimé comme un pourcentage, donne l'efficacité relative d'un arbre en fonction de son âge (fig. 35). La courbe du nombre de survivants en fonction du temps, chez une population de plantes non sujette à des accidents, donnée par WOOLHOUSE (1967), est une confirmation du principe exposé ici (fig. 36).

En réalité, la production de biomasse n'est pas conforme à la courbe régulière en cloche (fig. 34), parce qu'elle dépend des modifications de l'enthalpie, selon l'équation (1). Quand on suit la production végétale pendant quelque temps, la forme du nuage de points obtenu indique cette variation, tandis que sa courbe de régression figure la tendance générale (fig. 34).

On trouve dans SCHULZ (1960) des nuages de points, avec leur courbe de régression, concernant l'accroissement diamétrique du tronc de plusieurs grands arbres surinamiens. L'augmentation du diamètre est liée à celle de la biomasse du tronc, par la relation entre hauteur et diamètre (p. 46). Considérons un cas moyen parmi les exemples de SCHULZ, celui des Angéliques (cf. tableau p. 79), *Dicorynia guianensis* (Aubl.) Amsh. (Papilionaceae, modèle de TROLL), poussant sur les sables limoneux du Coesewijne. En joignant ces points, on peut dessiner une ligne qui oscille autour de la courbe de régression (fig. 37 A), indiquant des productions de bois accélérées chaque fois que les arbres pénètrent dans une nouvelle couche forestière (cf. chap. 6).

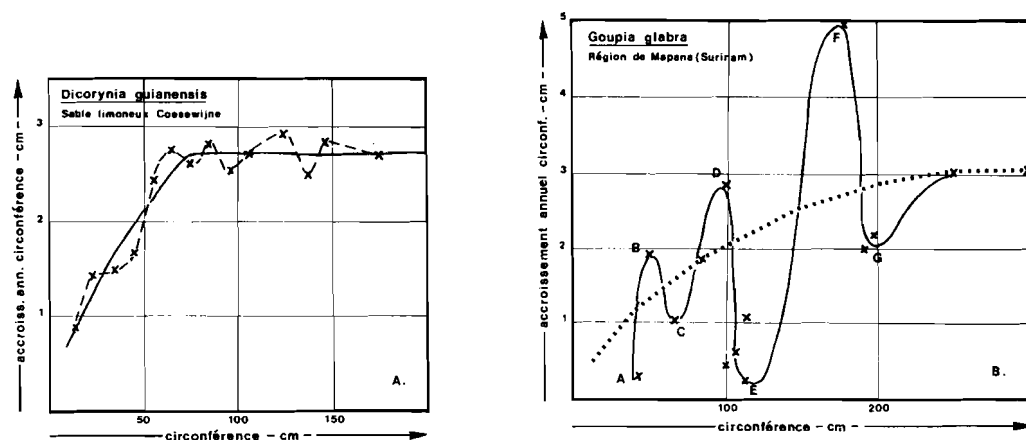


FIG. 37. — Production de bois chez deux arbres surinamiens. L'accroissement de la circonférence, donc du diamètre, est un paramètre de l'accroissement de la masse (voir p. 46). Points statistiques de 37 A et B, et courbe de régression de 37 A d'après SCHULZ (1960); autres courbes ajoutées par nous, indiquant une production oscillante autour de la tendance moyenne correspondant à la courbe de production de fig. 34.

Par contre, chez l'espèce héliophile *Goupia glabra* Aubl., le Goupi (Celastraceae, modèle de ROUX), les points sont si dispersés que SCHULZ (1960) n'a pas donné de courbe de régression. Nous avons pu cependant, comme dans le cas précédent, les relier par une courbe oscillante, puis faire dériver, de cette courbe oscillante, une courbe de tendance moyenne (fig. 37 B). On voit que cette dernière montre une forme de moitié de cloche, tandis que, au plus fort de l'oscillation, la production réelle approche parfois de zéro, valeur

létale (p. 62). SCHULZ a confirmé cette dépendance vis-à-vis de la lumière par des expériences de succession forestière artificielle, dans lesquelles *Goupia glabra* se montrait extrêmement vulnérable à toute ombre.

Le cas général d'une production modulée sur la courbe de régression, et de l'influence de cette modulation sur la relation entre biomasse totale et masse entropique, a été représenté sur la figure 38. Exprimé en pourcentage, le rapport entre masse libre et masse totale montre une succession de plusieurs maximums relatifs, correspondant aux élargissements périodiques de la surface comprise entre les courbes de biomasse totale et de biomasse entropique. Ladite surface symbolise la production d'énergie libre, intégrée au cours de la vie de l'arbre.

Cette production s'effectue donc chez les arbres forestiers par « bouffées » successives. Pendant de telles bouffées, tous les méristèmes actifs de la cime peuvent atteindre leur maximum d'expansion, suivie de l'activation de méristèmes de réitération (p. 55). Outre la réitération, la formation surabondante de graines est souvent caractéristique d'une telle phase chez les arbres âgés ou malingres : l'expansion d'un individu et celle d'une population exigent toutes deux de l'énergie libre.

Habituellement, une réitération complète traduit de telles bouffées d'énergie libre chez de jeunes arbres, tandis qu'elles sont accompagnées d'une floraison abondante chez des individus âgés, ce que nous avons observé chez l'Avocatier, *Persea americana* L. (Lauraceae, modèle de RAUH) et SCARRONE (1969) chez le Manguier (*Mangifera indica* L.). Cette floraison peut s'interpréter comme une réitération authentique, mais partielle par « télescopage » de l'expression visible des phases végétatives de la séquence de différenciations (ROUX, 1972, comm. pers.)<sup>(4)</sup>.

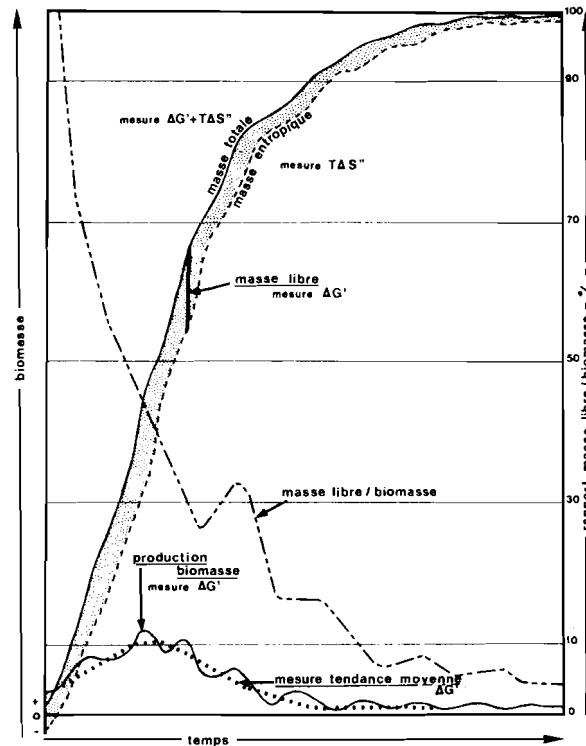


FIG. 38. — Modulation de la courbe moyenne de production, par des variations du niveau d'énergie écologique. La courbe qui mesure la variation d'énergie libre rend compte, de même que la surface comprise entre les courbes de masse totale et de masse entropique, des « bouffées » d'énergie libre au sein du système vivant. Symboles comme fig. 34.

## TENTATIVE DE DEFINITION DE LA VIGUEUR

Dans la section précédente, nous avons lié la production de biomasse à la production d'énergie libre, puis le niveau relatif de cette énergie à la morphogénèse. La plante engendrant une bouffée d'énergie libre se comporte morphogénétiquement en plante vigoureuse, activant des méristèmes de réitération (cf. p. 36-37). Ce cas général peut être figuré par un graphique en « chapelet » (fig. 39).

Un méristème de réitération ou une graine sont des organes producteurs de biomasse, ayant des dimensions réduites, constitués de tissus jeunes, et reprenant l'édification du modèle à son début, ou, au moins, à un stade plus jeune que l'axe qui les porte. Considérés isolément, ils effectuent un « retour dans le temps », ou rajeunissement, indiqué par les flèches sur la figure 39.

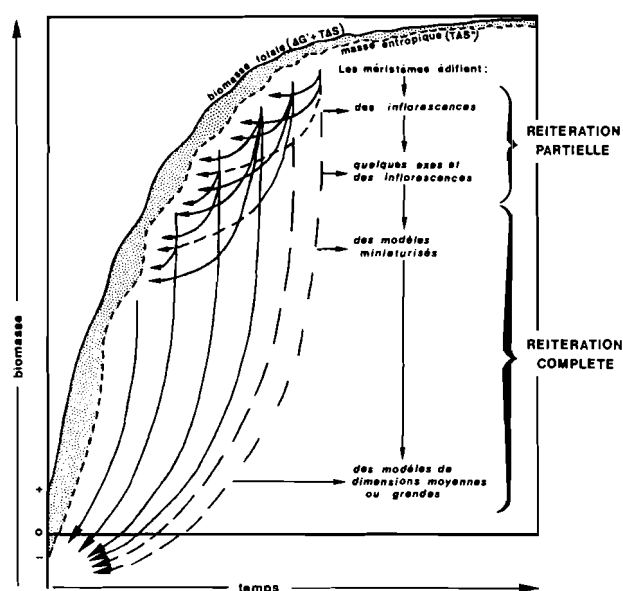


FIG. 39. — Graphique en chapelet dont chaque boule indique une bouffée d'énergie libre, selon le principe de la figure 38. Des méristèmes de réitération s'activent en fonction des bouffées successives : les réitérations très partielles se limitent aux parties inflorescentielles, mais ces dernières produisent des graines susceptibles de reprendre la séquence de différenciations à son origine.

Dans leur étude morphogénétique du Palétuvier rouge, *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae, modèle d'ATTIMS), GILL et TOMLINSON (1971) mesurent la vigueur en utilisant comme critère le plastochrone moyen sur la période d'investigation : « Plastochron length is measured simply by the total number of leaves produced during the period of observation; the more leaves produced, the shorter the average plastochron. With a progressively increasing vigor, measured by shorter plastochrons, there is an average tendency among a group of shoots to change the type of lateral structure developed at the node. With short plastochrons the tendency is to develop a vegetative branch, with somewhat longer plastochrons the tendency is to develop a reproductive branch; whereas with the longest plastochron the tendency is to develop a suppressed axillary bud alone. »

CHAMPAGNAT (1954) constate sur le rameau d'un an, chez les végétaux ligneux des régions tempérées, que : « Pour des vigueurs de plus en plus grandes on observe : 1° La permanence de la fixation de propriétés inhérentes aux bourgeons eux-mêmes et résultant



surtout du niveau d'insertion sur le rameau-mère. 2° Une prolongation de la période de croissance. 3° Des levées d'inhibition caractérisées (quand l'effet de la vigueur domine l'effet de fixation).»

Sans utiliser explicitement la notion de vigueur, NOZERAN, BANCILHON et NEVILLE (1971) affirment : « We have often indicated the determining action that the environment may have in the development of the « normal » plant. One of its most spectacular roles is in the direction of some plants towards the production of flowers. Such a determining influence of environmental factors fits in with the great plasticity usually present in plant tissues. This appears to be closely correlated with the fact that in plants as contrasted with animals the phenomena of differentiation are more extended in space and time... »

Toutes ces conceptions concordent avec des aspects du graphique en chapelet (fig. 39), dont nous faisons dériver une définition très globale de la vigueur végétale :

- La vigueur est la quantité d'énergie libre engagée dans l'expansion à chaque instant, par rapport à la quantité d'entropie engendrée au même moment ; ce rapport représente le taux de rajeunissement d'un organe ou d'un organisme végétal.

Un arbre commence sa vie individuelle à l'aide d'un petit paquet d'énergie standardisé, la graine (p. 37). Cette énergie est latente ; elle se manifeste, dans la morphogénèse, après le fonctionnement d'un mécanisme de déclenchement qui n'est actionné que dans certaines conditions écologiques, différentes d'une espèce à l'autre ; cependant, on peut classer les plantes à fleurs en catégories demandant à peu près les mêmes conditions pour leur germination (cf. WAREING, 1966 ; MAYER et POLJAKOFF-MAYBER, 1963).

En forêt guyanaise, les plantules se trouvent dans un milieu remarquablement uniforme (cf. p. 37). Leur production de biomasse entraîne l'agrandissement de leurs surfaces absorbantes, foliaires et racinaires. Le microclimat étant homogène, l'enthalpie s'accroît proportionnellement à ces surfaces, et la production d'énergie morphogénétique augmente parallèlement, en activant successivement les méristèmes qui édifient le modèle initial.

Il est à noter que la formation d'organes à grande surface et à petite biomasse, les feuilles, harmonise les fonctions cubiques et quadratiques — de masse et de surface — (p. 65), très divergentes lors d'une expansion homogène dans tous les sens. Il est encore impossible de bien comprendre les modalités de cette harmonisation chez l'appareil souterrain ; WARDLAW (1968) consacre quelques pages à l'étude de ces problèmes géométriques lors de l'embryogénèse végétale.

La production de biomasse, conforme aux phases de mise en place du modèle initial, subit une modification fondamentale lorsque la valeur de la masse entropique (fig. 39) devient positive : à partir de cet instant, il y a à la fois production de biomasse jeune et de masse morte entropique. Si aucun changement n'intervient dans le biotope, la quantité relative de l'énergie libre — la vigueur — diminue rapidement puis reste un certain temps au même niveau, enfin, décroît jusqu'à une valeur létale (fig. 35). Il n'est pas impossible que ceci se produise normalement chez les espèces sans réitération, poussant dans un biotope homogène, dont quelques exemples ont été cités ci-dessus (p. 50).

Par contre, lorsqu'un arbre pénètre dans une couche écologique d'un niveau d'énergie supérieur à celui de la couche précédente, l'absorption d'énergie par unité de surface augmente et, par conséquent, la production d'énergie libre d'expansion. Le fonctionnement des méristèmes devient d'abord plus rapide (cf. GILL et TOMLINSON, cités ci-dessus), puis, quand ils fonctionnent à leur maximum d'expansion, l'énergie d'assimilation excédentaire est déviée vers des méristèmes latents qui, activés, participeront à la production de biomasse. L'architecture de l'arbre est ainsi modifiée jusqu'à ce que l'harmonisation entre les fonctions de masse et de surface soit rétablie : à partir de cet instant, la masse entropique commence à rattraper la biomasse totale. Ce processus est représenté par la deuxième « boule » du graphique en chapelet (fig. 39) : il se répète d'une façon affaiblie lors de chaque amélioration du niveau d'énergie écologique. La conception de la fonction organisatrice de l'apex comme une distribution d'énergie d'expansion vers certains autres méristèmes

(p. 38) s'insère sans peine dans cette esquisse. La levée d'inhibition serait un déblocage de l'accès d'énergie aux méristèmes, plus prononcé à mesure que l'organisateur s'approche de son maximum d'expansion. Ceci correspond aux levées d'inhibition latérales lorsque la vigueur apicale s'accroît (CHAMPAGNAT, 1954).

Les conditions énergétiques du milieu peuvent aussi se dégrader, par exemple quand un arbre de végétation secondaire est surcimé par un autre, ou lors d'un changement de saison qui entraîne une diminution de l'insolation ou qui occasionne des inondations freinant l'enthalpie racinaire. L'entrée en repos de méristèmes et l'abscission foliaire sont alors deux réactions habituelles, harmonisant de nouveau les fonctions de masse et de surface de l'arbre. La mort et l'élimination de parties plus grandes des appareils aériens ou souterrains sont des symptômes de baisse brutale, profonde et de longue durée du niveau d'énergie écologique.

Enfin, ces considérations énergétiques suggèrent une explication du comportement des arbres conformes au modèle initial, avec une hauteur excédant cependant cent fois leur diamètre, et poussant dans des cheminées écologiques (p. 48-49). Une telle croissance est possible si l'augmentation d'énergie est lente et graduelle, de sorte que l'expansion se poursuit, mais à un niveau en dessous du maximum des méristèmes séquentiels. Aucune déviation d'énergie d'expansion vers d'autres points de croissance ne se produit, et l'arbre reste conforme à son modèle.

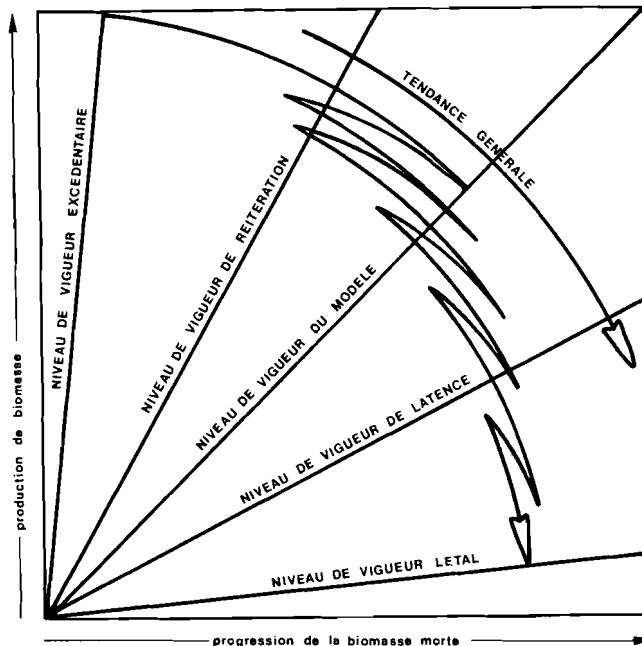


FIG. 40. — Les niveaux de vigueur selon la proportion entre la production de tissu jeune et la mort de tissu âgé au sein d'un système. Explication dans le texte. La vigueur, au cours de la vie d'une plante, oscille d'un niveau à un autre, la tendance générale étant indiquée par la flèche simple.

La cime ne comportant aucun tronc surnuméraire pourvu d'un appareil chlorophyllien supplémentaire, les entrées énergétiques des racines et du cambium restent assez basses, d'où la diminution relative de la production cambiale vérifiée par la relation  $H > 100.d$ , et, probablement, l'expansion modérée du système souterrain, non contrôlée.

Nous pouvons maintenant distinguer des niveaux de vigueur dont la définition est valable pour des tissus, des organes et des organismes végétaux (fig. 40) :

1. Niveau de vigueur létal : production d'énergie libre très inférieure à l'accroissement d'entropie. Élimination successive d'organes, suivie par la mort.

2. Niveau de vigueur de latence : production d'énergie libre très inférieure à l'accroissement d'entropie. Elimination d'organes éphémères, repos d'organes pérennants. Les modalités de la latence ont été particulièrement étudiées chez les bourgeons et les graines.
3. Niveau de vigueur du modèle : production d'énergie libre égale à l'accroissement d'entropie. Edification de l'architecture végétale par un nombre déterminé de méristèmes de valeurs diverses occupant des positions définies.
4. Niveau de vigueur de réitération : production d'énergie libre supérieure à l'accroissement d'entropie. Mise en activité de méristèmes de réitération. Souvent floraison inhabituellement abondante.
5. Niveau de vigueur excédentaire : production d'énergie libre très supérieure à l'accroissement d'entropie. Ce niveau se manifeste lors de la germination, peut-être transitoirement lors de la dégénérescence (p. 38) et une seule et unique fois pendant la floraison des plantes hapaxanthiques. Une mobilisation d'énergie biochimique tenue en réserve joue certainement un rôle dans ces phénomènes (ZIMMERMANN et TOMLINSON, 1972, comm. pers.).

Cette image provisoire et rudimentaire de la vigueur permet de concevoir l'architecture végétale comme l'expression et la modalité de production de biomasse, en fonction des flux énergétiques parcourant l'organisme et provenant de l'assimilation d'énergie du biotope. La deuxième partie du présent travail est consacrée à ce biotope, observé dans le cas particulier de la forêt guyanaise.



## DEUXIÈME PARTIE : DESCRIPTION DE FORÊTS

RÉSUMÉ. — La forêt est caractérisée par ses arbres. Dans la première partie, nous avons examiné les règles auxquelles obéit la croissance arborescente, s'exprimant dans une architecture particulière à chaque espèce, mais dont le principe peut être repéré par rapport à une vingtaine de modèles arborescents.

Ces critères permettent de distinguer trois ensembles d'arbres forestiers. L'ensemble d'avenir comprend les jeunes, qui, conformes au modèle initial, souvent régénéré, conféreront sa structure à la forêt future. L'ensemble du présent réunit les arbres ayant atteint, par une répétition et une croissance en épaisseur abondantes, leur biomasse maximale et qui déterminent l'architecture actuelle de la forêt ; l'ensemble du présent est subdivisé en ensembles structuraux à des hauteurs différentes. L'architecture forestière est stratifiée ; la densité relative des arbres dans chaque ensemble détermine la bonne ou mauvaise visibilité de « strates ». L'ensemble du passé comprend enfin les arbres en voie d'élimination, traces de structures antérieures brouillant plus ou moins l'architecture du présent.

Les projections approximatives des cimes, planimétrées, indiquent, même en admettant une grande marge d'erreur, le rôle des ensembles structuraux en tant qu'écrans interceptant la lumière. Ces écrans sont échelonnés dans l'ensemble d'avenir dont la densité décroît de bas en haut. Leur position, même en terrain accidenté, est toujours horizontale, car elle dépend de la lumière incidente dont la direction moyenne est verticale.

La localisation et la fréquence des modèles réitérés, ainsi que la relation entre hauteurs et diamètres, graphiquement exprimées pour la population arborescente d'une parcelle, permettent de confirmer la stratification des ensembles du présent et d'avenir. Le brouillage architectural par les ensembles du passé s'exprime également dans ces graphiques.

Parmi les autres plantes forestières, les lianes participent à l'architecture forestière par un mode particulier de répétition, les épiphytes s'associent dans l'espace aux modèles réitérés de dimensions analogues et les épiphytes sur les troncs, migrant de bas en haut, méritent le nom de plantes mobiles.

Un quatrième ensemble forestier se manifeste nettement dans les chablis. Il réunit les graines et méristèmes actifs, en contraste avec des couches forestières où ces organes sont en majorité latents. Il n'est pas inutile de rappeler que les graines et méristèmes actifs sont les producteurs exclusifs de la biomasse forestière ; ils forment l'ensemble infrastructural de la forêt.

L'architecture de la forêt sur pente est fonction de la position horizontale des ensembles forestiers et de la hauteur maximale de la voûte, nécessitant l'imbrication de structures horizontales situées de plus en plus bas et séparées par des zones de transition.

La floristique des parcelles n'est qu'esquissée, les surfaces étudiées étant trop réduites pour pouvoir juger de la rareté ou de l'abondance des espèces.



## Chapitre 3

# La forêt au plateau de la Douane

Le Plateau de la Douane se situe dans une région surnommée « le château d'eau de la Guyane », à environ 3 kilomètres à l'Est du village de Saül (fig. 41), à une altitude de 285 mètres, et sur une roche-mère de laves basiques de la série des Paramaca. La forêt qui couvre le pourtour de ce plateau, là où aucune pente forte ne se manifeste encore, donne l'impression d'être « belle ». Restée intacte — selon les habitants âgés du village — pendant plus de cinquante ans, haute, riche en espèces ligneuses mélangées, comportant quelques pieds d'espèces à répartition géographique couvrant des biotopes plus secs (*Terminalia amazonia*, *Carapa guianensis*), possédant des strates peu visibles et hébergeant des plantules sciaphiles à diversité floristique un peu plus grande que celle des arbres dominants, cette forêt possède des caractéristiques qui la placent, selon BUDOWSKI (1963, 1965), entre la phase secondaire âgée et le climax de la forêt sempervirente.

L'analyse pédologique (BLANCANEUX, 1972, comm. pers.) indique que le sol de cette forêt est excellent, bien texturé, bien structuré, profond, bien pourvu en matière organique jusqu'à 50 centimètres de profondeur, assez peu acide pour les régions équatoriales avec un pH évoluant de 4,5 à 5,4 entre la surface et 200 centimètres, et rajeuni sous l'influence de l'érosion, comme l'indiquent les taux de limon fin et grossier excédant largement, dès une profondeur moyenne de 60 cm, les taux en argile de l'horizon supérieur. Il est à noter que la structure se maintient en profondeur et avec elle la perméabilité, très grande — de 200 à 300 cm/h dans les couches supérieures et toujours de 10 cm/h à un mètre et plus bas. La très forte teneur en fer du matériau de ce sol — entre 34,9 et 39,3 % — explique sa stabilité structurale. La fertilité est celle de la majorité des sols du bouclier guyanais, chez lesquels la capacité d'échange descend en dessous de 2 méq/100 g à partir d'une profondeur moyenne de 50 centimètres, avec un taux de bases totales entre 0,5 et 3 méq/100 g.

Le macroclimat fait partie du climat amazonien, sous-climat guyanais, défini (AUBREVILLE, 1961) par une température annuelle moyenne de 26°C et une pluviosité moyenne d'entre 1,8 et 3 mètres par an, avec une courte saison sèche comportant un mois éco-sec (novembre) et deux maximums de pluies, relatif en décembre-janvier et absolu en mai-juin.

## TECHNIQUES ET METHODES

Le relevé d'un profil et d'un plan d'une parcelle de forêt dans le biotope décrit a été effectué en faisant abstraction du sous-bois, dans une couche inférieure à dix mètres, parce que nous étudions la charpente de l'architecture forestière. C'est pourquoi la par-

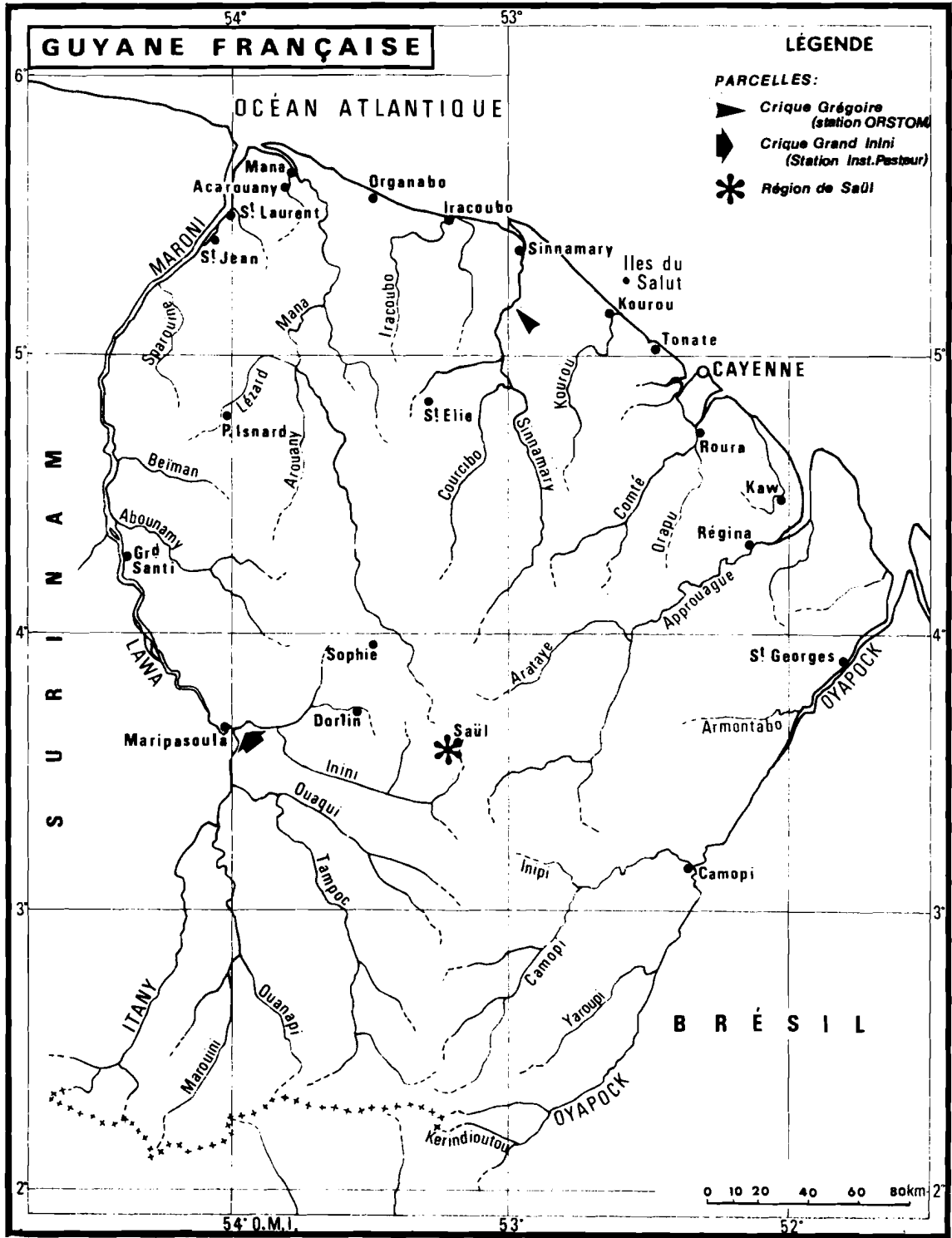


FIG. 41. — Localisation des stations étudiées en Guyane.



celle a été choisie dans un endroit où le sous-bois avait été enlevé récemment pour la mission entomologique BALACHOVSKY.

La surface de la parcelle était d'environ  $30 \times 40$  mètres, plus que suffisante (*cf.* p. 91) pour une étude architecturale de la forêt, dont la continuité structurale en dehors de la parcelle était facile à vérifier par l'observation directe. Il va de soi que cette méthode ne saurait être appliquée lors d'un inventaire visant un autre aspect de la forêt, comme la phytosociologie, la floristique ou le cubage forestier.

Le plan de la parcelle a été établi en repérant la position topographique des troncs de tous les arbres et en estimant l'étendue de la projection de leurs cimes sur le sol (fig. 43). Les diamètres des troncs et les dimensions d'éventuels contreforts ont été mesurés en même temps et portés sur l'ébauche. Les hauteurs — hauteur totale, tronc libre — ont ensuite été déterminées à l'aide d'un dendromètre BLUME-LEISS. Enfin, des croquis de l'architecture de chaque arbre ont été faits sur le terrain ; leurs déformations perspectives ont été corrigées, à l'aide des mesures de hauteur, sur le profil définitif (fig. 42).

La projection au sol de la cime de chaque arbre a été estimée par un observateur placé à la verticale sous plusieurs points marginaux. La méthode est grossière, mais il est difficile d'en imaginer une autre. Même un relevé par avion serait imprécis, les cimes se couvrant réciproquement ; en montant sur l'arbre pour faire descendre un plomb de sonde afin de déterminer des points de projection sur le sol, on ne pourrait atteindre les extrémités des branches, trop faibles.

L'abattage des arbres entraînerait la fermeture de leur cime, rendant également impossible la mesure de la surface couverte. Enfin, l'emploi de prismes à angle droit, tels que les emploient les géomètres, se heurte à la difficulté de voir dans le viseur l'extrémité d'une branche déjà difficile à localiser avec des jumelles.

Toutefois, on peut penser qu'un observateur entraîné ne dépasse pas une erreur relative de 10 à 15 % en employant notre méthode. Ainsi, elle permet au moins de donner des ordres de grandeur et ne mérite pas, à notre avis, d'être rejetée, comme l'a fait SCHULZ (1960).

Les erreurs de mesure de la hauteur totale sont surtout dues au problème de la localisation du « sommet » — le point le plus élevé de la cime, dans le prolongement du tronc —, mais aussi à la difficulté de voir les cimes des grands arbres, même en l'absence de sous-bois. L'imprécision a été réduite à environ trois mètres en effectuant plusieurs mesures de directions différentes et par la répétition des observations par un autre observateur. Pour les hauteurs d'insertion des « branches-maîtresses », points bien plus visibles, la précision est celle du dendromètre. Mesurés, les grands arbres ont servi d'échelle verticale pour estimer les hauteurs des arbres plus bas, l'œil exercé atteignant une précision comparable à celle des mesures dendrométriques des grands arbres. Le facteur d'incertitude des hauteurs est ainsi homogène pour toutes les couches forestières : il ne sert à rien d'établir un gradient de précision décroissant vers le haut, par des mesures très précises dans les zones basses.

Les coordonnées topographiques des arbres montrent une erreur qui ne dépasse pas 50 centimètres, les diamètres sont justes à 2 centimètres près, et les dimensions des contreforts se conforment aux degrés de précision horizontaux et verticaux mentionnés.

Afin de rendre plus lisible le profil (fig. 42), nous avons légèrement déplacé quelques arbres dont les troncs se recouvraient sur le dessin. Leur position exacte est retrouvable sur le plan (fig. 43). Nous avons introduit cette erreur volontaire après avoir vérifié, par comparaison avec le profil exact, que la retouche n'interfère pas avec l'analyse postérieure.

Pour chaque arbre, nous avons noté s'il avait atteint ou non sa taille maximale, en nous appuyant sur trois sources de renseignements : les données des Flores, nos croquis de terrain et l'avis des Guyanais de notre équipe — un Créole, un Saramacca et un Indien — représentant l'extraordinaire savoir botanique de générations ayant vécu en forêt. Outre les arbres vivants, nous avons relevé la position des arbres morts et tombés, leurs dimensions et leur identité, si possible.

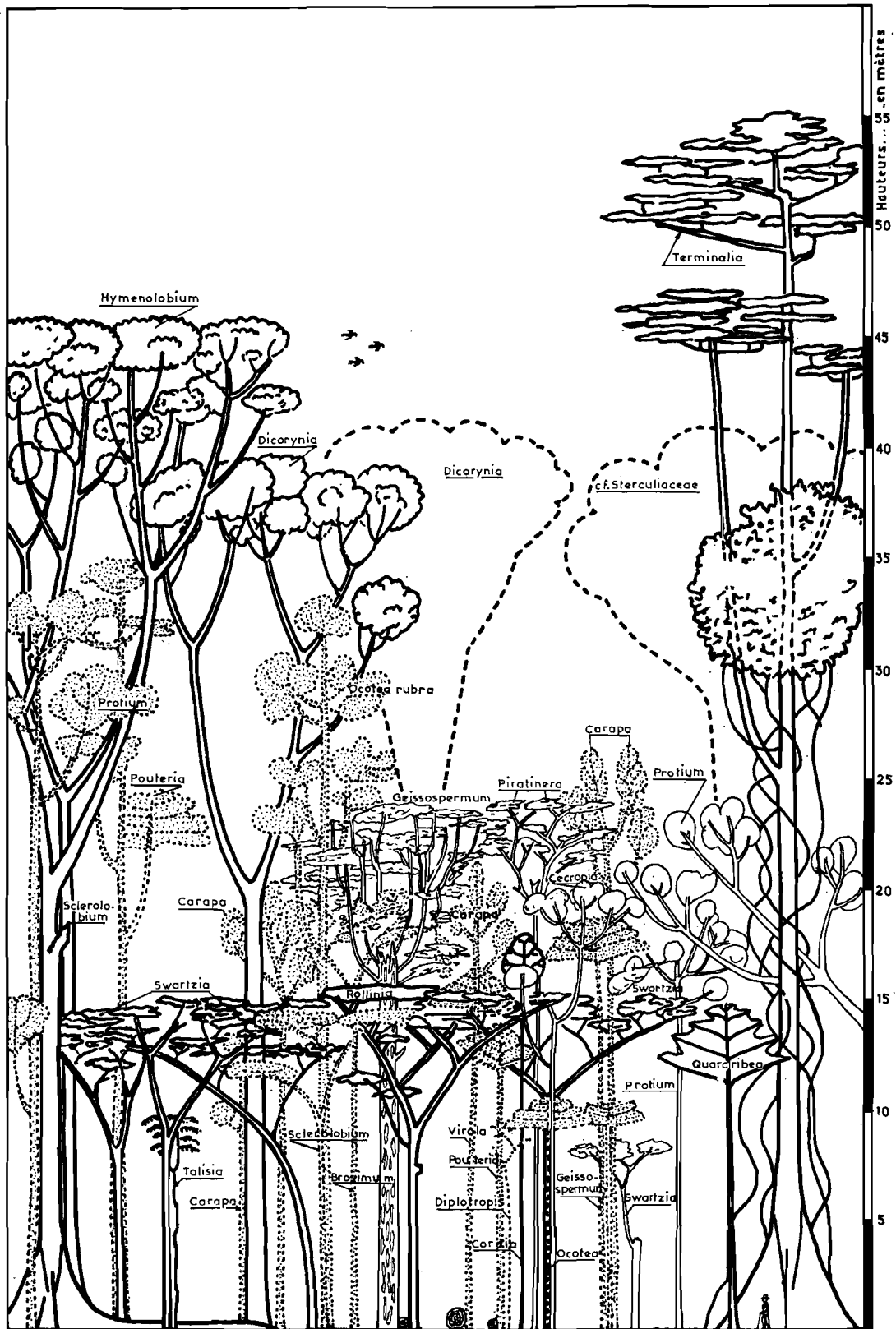


FIG. 42. — Profil d'une parcelle de forêt d'environ  $30 \times 40$  m dans la région de Saül, à une altitude de 285 m. Trait épais : arbres de l'ensemble du présent ; pointillé et ombré : arbres de l'ensemble d'avenir ; trait fin : arbres debout ou tombés de l'ensemble du passé ; pointillé épais : arbres hors de la parcelle. Ensembles structuraux à 15 m, 40 m et 55 m environ.

## QUELQUES NOTES FLORISTIQUES

Le tableau ci-dessous donne les noms(\*) des arbres inventoriés.

<i>Nom taxonomique</i>	<i>Nom créole</i>	<i>Herbier : OLDEMAN N°</i>	<i>Modèle de :</i>
ANNONACEAE <i>Rollinia</i> sp.	Abriba sauvage	—	TROLL
APOCYNACEAE <i>Aspidosperma marcgravianum</i> <i>Geissospermum sericeum</i>	Citronelle jaune Maria-Congo	3197 —	MASSART NOZERAN
BOMBACACEAE <i>Quararibea turbinata</i>	Bois-lélé	—	FAGERLIND
BORAGINACEAE <i>Cordia nodosa</i>	Bois-fourmis	—	PRÉVOST
BURSERACEAE <i>Protium neglectum</i> var. <i>robustum</i> (?) <i>Protium</i>	Encens Encens	3211 3206	RAUH RAUH
COMBRETACEAE <i>Terminalia amazonia</i>	(Bois-Didier)	3190	AUBRÉVILLE
LAURACEAE <i>Ocotea</i> cf. <i>oblonga</i> <i>Ocotea rubra</i>	Cèdre Franc-grignon	3207 —	MASSART AUBRÉVILLE RAUH
LEGUMINOSAE <i>Dicorynia guianensis</i> <i>Diploptropis purpurea</i> <i>Hymenolobium</i> cf. <i>flavum</i> <i>Inga leiocalycina</i> <i>Pithecellobium</i> sp. <i>Sclerolobium</i> cf. <i>paraëense</i> <i>Swartzia</i> sp.	Angélique Cœur-dehors — Pois-sucré — — —	— — 3188 3208 3205 3210 3201	TROLL TROLL cf. TROLL (?) TROLL TROLL CHAMPAGNAT TROLL
MELIACEAE <i>Carapa guianensis</i>	Carapa	—	CORNER SCARRONE
MORACEAE <i>Brosimum</i> cf. <i>paraëense</i> <i>Cecropia</i> sp. <i>Piratinera</i> cf. <i>guianensis</i>	Bois de lettre Bois-canon Bois de lettre moucheté	3203 — 3204	TROLL RAUH TROLL
MYRISTICACEAE <i>Virola melinonii</i>	Yayamadou	—	MASSART
SAPOTACEAE (?) <i>Pouteria</i> sp.	Zolive	3209	AUBRÉVILLE
DIVERS sp. indet. 1 sp. indet. 2	— —	3212 —	? ?

(\*) Dans les parties plutôt écologiques du présent travail, nous suivrons l'habitude des écologistes (cf. AUBRÉVILLE, 1961 ; SCHULZ, 1960 ; etc.) d'omettre les noms d'auteurs, qui peuvent être retrouvés dans l'index.

L'étude floristique approfondie ne comptant pas parmi les objectifs de cette étude, et la plupart des arbres étant stériles, leur identification est imparfaite. Cependant, elle permet de situer la plupart des espèces avec suffisamment de précision pour placer la forêt dans le contexte floristique des Guyanes.

Nous avons noté le modèle architectural de tous les arbres ; leur fréquence locale et leur position en forêt sont retrouvables sur le plan (fig. 43) et le profil de la parcelle (fig. 42). Sur 25 espèces, 8 étaient facilement reconnaissables, 14 ont été mises en herbier et déterminées au laboratoire et les autres ne justifiaient pas ce travail dans le cadre de la présente étude.

Les arbres dont l'architecture a été caractérisée par la lettre I sont intermédiaires entre deux modèles (cf. p. 22 et 26). L'architecture de *Hymenolobium flavum*, proche de celle du modèle de TROLL, était mal visible à cause de l'impossibilité d'atteindre la cime autrement que par des coups de fusil, afin d'obtenir des échantillons d'herbier.

La liane perchée sur le *Terminalia amazonia* à une hauteur d'environ 35 mètres appartient probablement à la famille des Polygonacées. Dans le même massif lianescent se trouve une deuxième espèce dont des échantillons manquent.

## LES ENSEMBLES FORESTIERS

Nous avons réparti les arbres forestiers en trois ensembles, définis ci-dessous :

### L'ensemble du passé

Indiqués en trait fin sur le profil (fig. 42) et le plan (fig. 43), les arbres appartenant à cet ensemble sont les bois morts et tombés, les individus dégénérés (p. 38) et les survivants des espèces nomades (Van STEENIS, 1956 A), équivalents arborescents des mauvaises herbes.

La chute des arbres morts, nombreux sur la parcelle comme partout en forêt guyanaise, a occasionné la formation de chablis. Les traces de ces chablis sont justement les pieds traumatisés, qui se trouvaient dans la trajectoire de la chute, les survivants des nomades qui ont autrefois provisoirement fermé le trou, et des concentrations d'arbres d'avenir.

La réversibilité de la dégénérescence des arbres vivants de cet ensemble paraît surtout dépendre de leur âge au moment du traumatisme : chez *Geissospermum sericeum*, elle est irréversible, et chez (?) *Protium*, penché sous la contrainte du tronc d'un autre pied de la même espèce, la réitération est peut-être régénérative. Ces arbres sont des exemples des processus décrits plus haut (p. 39).

### L'ensemble du présent

Marqués en traits épais sur le profil et le plan, ces arbres constituent l'élément le plus stable de la forêt. Ils ont réalisé un nombre élevé de vagues de réitération (p. 43), leur production de biomasse a atteint un taux moyen bas et leur vigueur oscille faiblement autour d'un niveau inférieur (cf. fig. 38 et 40). Toute édification de nouveaux appareils structuraux est désormais impossible pour des raisons énergétiques, et l'activité morphogénétique se limite au remplacement d'organes élagués, surtout des feuilles et des inflorescences, avec un minimum de formation axiale. Ce stade peut se maintenir fort longtemps, parce que la vigueur moyenne diminue très lentement avant d'atteindre un niveau létal.

Ces arbres ne se trouvent pas seulement parmi les plus grands. On en trouve à différentes hauteurs bien définies — quoique ces couches soient mal visibles sur le terrain. Au

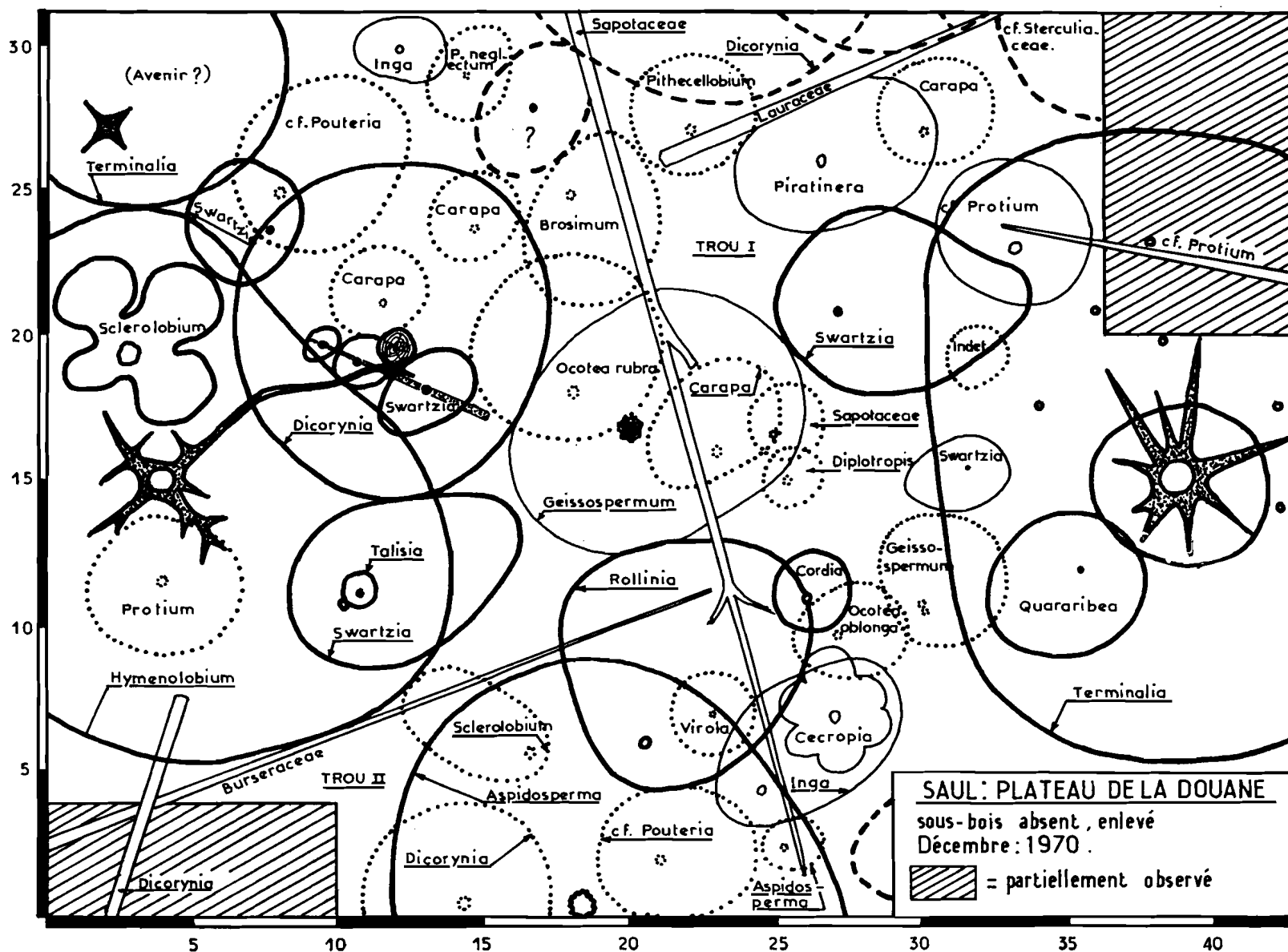


FIG. 43. — Plan de la parcelle de fig. 42. Convention identique, mais arbres d'avenir non ombrés. Projections de cimes feuillées estimées à partir du sol. Troncs debout des trois ensembles, troncs couchés de l'ensemble du passé.

Plateau de la Douane, le profil (fig. 42) montre de tels niveaux à 15 mètres, 40 mètres et 55 mètres environ.

La physionomie des cimes est celle d'un parasol, beaucoup plus large que haut, ce qui tient essentiellement à l'amoncellement périphérique de modèles partiellement réitérés. Leur nombre, par rapport au nombre total des arbres à leur niveau, est plus important à mesure que ce niveau est plus élevé. Dans les couches basses d'une forêt intacte, avec son sous-bois, les arbres d'avenir tendent à masquer ceux du présent. Aussi, RICHARDS (1952) constate-t-il que, statistiquement, la physionomie des premiers, plutôt longue et effilée, prédomine dans cette partie de la végétation. L'impression visuelle tend à se conformer à la statistique, parce qu'il est impossible d'isoler, en contemplant l'apparent chaos vert, les arbres de l'ensemble du présent.

Les niveaux où se localisent les cimes des arbres du présent correspondent aux strates habituellement décrites en forêt sempervirente. BUDOWSKI (1965), emploie utilement le degré de visibilité de telles strates comme critère de distinction entre les communautés d'une succession forestière. Une notion très généralement acceptée dans ce domaine (cf. AUBRÉVILLE, RICHARDS, Van STEENIS) est celle du brouillage de l'apparence visuelle des strates par la régénération forestière.

Cependant, les arbres impliqués dans cette régénération forestière sont le plus souvent inclus dans la population dans laquelle on veut distinguer des strates (ROLLET, 1969). Nous les en excluons, par contre, dans un ensemble particulier, celui de l'avenir, tandis que nous séparerons dans l'ensemble du présent les groupes d'arbres d'un même niveau de hauteur sous le nom d'ensembles structuraux, numérotés de bas en haut.

### L'ensemble d'avenir

C'est parmi les arbres de cet ensemble que sera recruté l'élément stable de la forêt future. Ils ont été indiqués en trait pointillé sur le profil (fig. 42) et le plan (fig. 43); sur le profil, leur surface a été ombrée. Le caractère essentiel de cet ensemble est qu'il groupe les arbres qui n'ont pas encore atteint leur taille maximale et dont la croissance est généralement stagnante.

La stagnation de la croissance des jeunes arbres en forêt dense a été souvent décrite. RICHARDS (1952) parle d'une « suppression period », pendant laquelle la physionomie des arbres est comparable à la forme d'un pinceau (Van STEENIS, 1956), « long and tapering », (LINDEMAN et MOOLENAAR, 1959).

De tels arbres sont conformes à leur modèle initial, très souvent régénéré plusieurs fois, et ne montrent tout au plus que quelques rares modèles réitérés. La stagnation de la croissance va de pair avec une diminution de la vigueur (fig. 38) : les arbres stagnants se situent, sur le plan énergétique, entre deux boules du graphique en chapelet, d'autant plus à gauche qu'ils sont plus jeunes.

Les arbres stagnants de l'ensemble d'avenir et les arbres du présent ont en commun un niveau de vigueur bas. Cependant, ce niveau peut encore monter d'une façon importante chez les premiers, ce qui ne peut se produire chez les arbres du présent qui stagnent ainsi définitivement. Si cette stagnation de croissance dure trop longtemps chez les arbres d'avenir, elle pourra également devenir irréversible et mener à une mort précoce, lorsque la vigueur atteint son niveau léthal.

Dans l'ensemble d'avenir, on ne trouve aucune concentration nette de cimes, mais une décroissance assez régulière de la densité de ses constituants à mesure qu'on s'élève vers la voûte. Ceci est dû à l'accumulation de pertes, occasionnées par exemple par des parasites, des maladies, des herbivores, des facteurs mécaniques — chutes de détritiques —, de la sécheresse, des modifications du pH du sol, de l'ombre excessive. Ces accidents font plus de victimes parmi les jeunes plants, fragiles et sensibles, que parmi les arbres plus grands et plus robustes (fig. 36, d'après WOOLHOUSE, 1967). Une théorie de l'influence des parasites

et prédateurs de graines et plantules sur la distribution spatiale au sein d'une population végétale en forêt tropicale a été esquissée par JANZEN (1970).

Il faut cependant s'attendre à trouver aussi des modifications plus ou moins brusques de la densité de l'ensemble d'avenir aux niveaux des ensembles structuraux, agissant en écrans échelonnés interceptant la lumière.

## PLANIMETRIE DES PROJECTIONS DE CIMES

En relevant sur le plan (fig. 43), les surfaces de projection estimées, nous avons trouvé les chiffres réunis sur le tableau ci-dessous, qui ne donne que des ordres de grandeur à cause de la méthode d'observation (p. 77).

	SURFACES ABSOLUES	SURFACES RELATIVES	
		% surface totale	% surface couverte
— Couverte par les cimes des			
++ ARBRES DU PRESENT			
ensemble structural I :	200 m <sup>2</sup>	17 %	21 %
ensemble structural II :	540 m <sup>2</sup>	47 %	55 %
ensemble structural III :	201 m <sup>2</sup>	17 %	21 %
	+		
total	941 m <sup>2</sup>	82 %	96 %
++ ARBRES D'AVENIR	253 m <sup>2</sup>	22 %	26 %
++ ARBRES DU PASSE	171 m <sup>2</sup>	15 %	17 %
	+		
	1 365 m <sup>2</sup>	118 %	139 %
— Surface de la parcelle	1 146 m <sup>2</sup>	<b>100 %</b>	116 %
— Trous	161 m <sup>2</sup>	14 %	16 %
	—		
— Surface couverte	985 m <sup>2</sup>	86 %	<b>100 %</b>
	—		
— Cimes superposées sur	380 m <sup>2</sup>	32 %	39 %

Il est impossible de déterminer l'altitude exacte de chaque surface mesurée. Mais le profil donne des indications précises sur l'épaisseur des couches contenant les cimes faisant écran. Les chiffres obtenus en divisant les surfaces par l'épaisseur de leurs couches respectives permettent la construction de rectangles ayant comme largeurs les épaisseurs citées. Ces rectangles ont été portés sur un graphique (fig. 44) donnant une image visuelle approximative des chiffres du tableau ci-dessus.

Ces chiffres, et le graphique, montrent que les arbres du présent s'étendent sur la presque totalité de la surface couverte (96 %), tandis que les arbres d'avenir couvrent seulement 26 % de cette surface, et les arbres du passé 17 %. Ces données confirment l'existence d'écrans verts horizontaux filtrant la lumière incidente, souvent postulée dans la littérature (AUBREVILLE, 1965, par exemple).

Enfin, le tableau montre que 14 % de la surface totale n'est pas couverte. Effectivement, il est fréquent, lors d'un survol à basse altitude, de voir le sol au travers de la forêt guyanaise, même en dehors des chablis. Nous pensons que le chiffre de 14 % est exagéré du fait de la suppression du sous-bois sur la parcelle, en particulier celle des Palmiers bas. Dans la forêt environnante, ceux-ci constituent par endroits la couche forestière supérieure, là où la voûte est trouée.

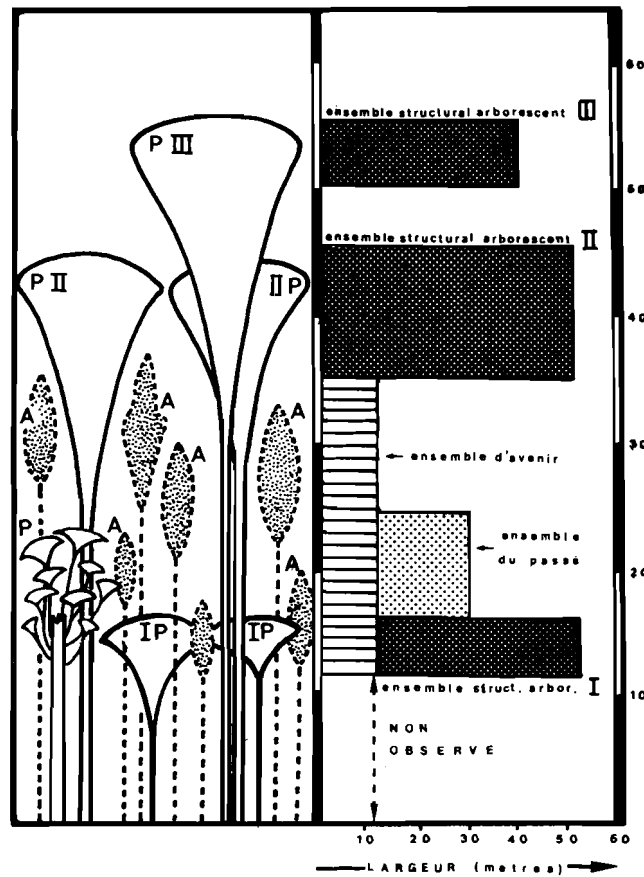


FIG. 44. — Les écrans d'interception de la lumière constitués par l'ensemble du présent (P I, P II, P III), divisé en ensembles structuraux (I, II, III), l'ensemble d'avenir (A) et l'ensemble du passé (P). Les surfaces des écrans respectifs, à droite, ont été obtenues en divisant les surfaces mesurées (tableau p. 83) par l'épaisseur de l'ensemble correspondant, et en utilisant le quotient comme largeur d'un rectangle ayant la même surface que l'écran.

Ces trous, qui ne sont pas des chablis, et sous lesquels le sol forestier ne porte le plus souvent aucune végétation herbacée particulière, restent mal explicables. Nous pensons, dans le cas d'une haute forêt, à la durée réduite de l'insolation journalière directe : la luminosité serait trop forte pour une reconstitution forestière, mais trop faible pour les espèces nomades. Les cheminées écologiques (*cf.* p. 50 et 70), dans lesquelles les gradients climatologiques sont inhabituels, seraient un cas particulier de ces trous. Toute explication reste cependant plus ou moins incertaine : les théories impliquant une trop grande sécheresse ou acidité du sol le sont autant que l'hypothèse d'une sécrétion antibiotique de « substances qui constituent de véritables poisons pour d'autres plantes » dans la zone racinaire des arbres établis (*cf.* AUBREVILLE, 1938).

## LOCALISATION ET FREQUENCE DE LA REITERATION

En faisant abstraction des arbres du passé, brouillant l'architecture forestière, on observe sur le profil (fig. 42) que les autres ensembles forment des troncs surnuméraires à des niveaux assez bien définis. Pour l'ensemble structural I, le plus bas, ce niveau se trouve entre 7 et 12 mètres, si l'on ne considère que les modèles réitérés de dimensions



grandes par rapport aux arbres porteurs. Des niveaux de modèles réitérés beaucoup plus petits se trouvent respectivement entre 12 et 14 mètres et entre 34 et 38 mètres de haut, puis des couches de modèles minuscules ou partiels se confondent avec les parties feuillues des cimes. Ces chiffres ne représentent que des ordres de grandeur, car ces niveaux ne sont pas horizontaux mais ondulants.

La localisation de ces niveaux est dictée par l'écologie forestière, car les espèces de la forêt se comportent différemment quand on les cultive en terrain libre (fig. 45). Chez tous ces arbres, réalisant des modèles très divers, la réitération débute alors près du sol, comme nous l'avions déjà constaté (p. 49) en examinant la relation (H/d).

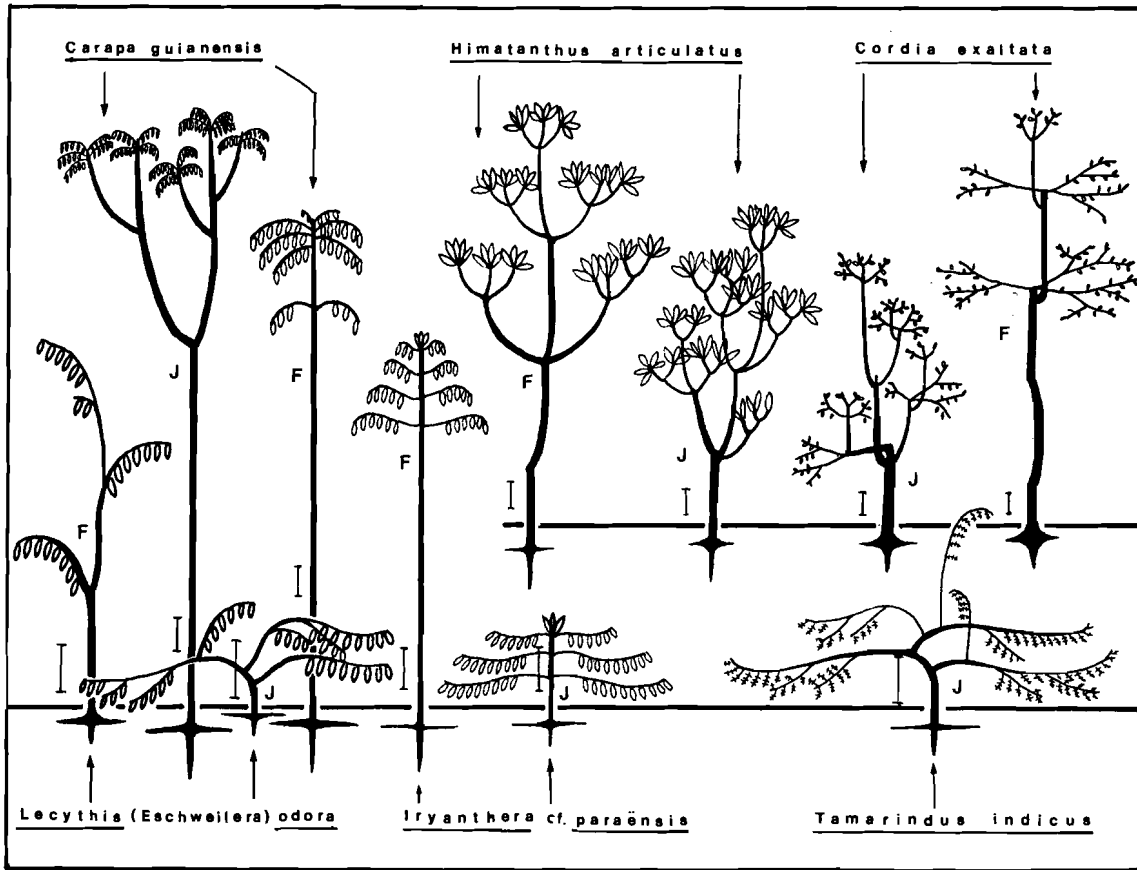


FIG. 45. — Comportement de quelques espèces, en forêt (F) et en terrain découvert (J : Jardin Botanique, O.R.S.T.O.M., Cayenne). *Carapa guianensis* est intermédiaire entre les modèles de CORNER et de SCARRONE. *Himatanthus articulatus* appartient au modèle de KWAN-KORIBA, *Cordia exaltata* à celui de PRÉVOST. *Iryanthera cf. paraënsis*, du modèle de MASSART, ne montre pas de réitération, mais, en jardin, une cime correspondant à celle d'un exemplaire forestier beaucoup plus haut. *Lecythis odora* est du modèle de TROLL, ainsi que *Tamarindus indicus*, introduit d'Asie et dont nous ne connaissons pas le comportement forestier. Le trait représente une longueur de 50 cm.

Le nombre accru et les dimensions de plus en plus réduites des modèles réitérés des vagues successives constituent une donnée importante de l'architecture forestière. Le nombre de troncs — initiaux et réitérés — augmentant aux différents niveaux de réitération, on peut exprimer la population végétale à chacun de ces niveaux par le nombre de troncs qui s'y trouvent, au lieu de suivre la méthode classique fondée sur le nombre d'individus de chaque classe de hauteur.

Le comptage des troncs dans la parcelle du Plateau de la Douane permet de dresser une courbe du nombre observé en fonction de la hauteur (fig. 46). On y constate une accumulation peu prononcée d'arbres stagnants de l'ensemble d'avenir sous un ensemble structural (flèche large) et un nombre trop élevé pour être compté de troncs initiaux et réitérés, au niveau des ensembles structuraux (flèches étroites).

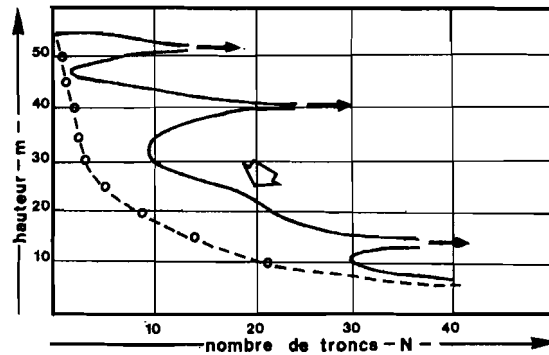


FIG. 46. — Graphique du nombre de troncs initiaux et réitérés en fonction de la hauteur, pour la parcelle du Plateau de la Douane. Trait interrompu : courbe classique du nombre de troncs primaires — ou individus — à chaque intervalle de 5 mètres. Trait plein : nombre de troncs initiaux et réitérés, devenant trop élevé pour être compté aux niveaux des ensembles structuraux (flèches étroites). Flèche large : légère accumulation de cimes d'arbres d'avenir.

Un modèle initial de dimensions modestes donne un arbuste. Par analogie physiologique, nous appellerons *réitération arbustive* l'édification d'un modèle réitéré de dimensions modestes. Quand le modèle est encore plus petit, nous parlons d'arbrisseaux et, parallèlement, d'une *réitération en arbrisseau* ou *réitération frutescente*. Enfin, lorsque le modèle est réitéré partiellement ou en miniature, ou les deux, nous décrivons ce processus comme une *réitération herbacée*. Cette analogie est profonde, parce qu'il s'agit d'une correspondance entre un individu végétal et un complexe d'organes ayant la même architecture, la même biomasse et le même type biologique<sup>(5)</sup>, la différence résidant probablement surtout dans leurs relations vis-à-vis des racines (p. 46).

Les vagues de réitération ont successivement un caractère arborescent, arbustif, frutescent et herbacé ; la rapidité de la succession de telles vagues dépend du biotope. En forêt, tous ces stades se suivent selon les niveaux mentionnés, le nombre de modèles réitérés par vague, modéré ou début, augmentant de niveau en niveau (cf. p. 43). Chez les arbres en position libre, un tel ordre ne peut être observé : généralement, leur réitération est précoce et immédiatement prolifique, tandis que les vagues successives sont très difficiles à localiser. La végétation ripicole forestière, que nous avons décrite ailleurs (1972), peut également être interprétée en termes de réitération, les niveaux des vagues successives se courbant à cause de la position écologique des arbres, entre le biotope forestier fermé et le milieu ouvert surplombant l'eau. Ce même comportement ripicole peut être constaté, à une échelle réduite, chez les modèles réitérés à la périphérie des cimes de grands arbres forestiers.

La dernière vague montre toujours une réitération herbacée. Chez les arbres bas, la réitération n'est jamais arborescente, mais d'emblée arbustive.

Dans la cime d'un arbuste, la première réitération est frutescente, et chez l'arbrisseau, il n'existe qu'une réitération herbacée. C'est par le nombre de vagues de réitération et par le nombre et le type biologique des modèles réitérés dans chaque vague, que se différencient les arbres des ensembles structuraux successifs.

Les arbres de l'ensemble structural I montrent, à partir de leur modèle initial, une vague de réitération en arbrisseau ; dans les suivantes, la réitération est herbacée. A de tel-

les espèces (*Swartzia* sp., fig. 42) s'associent, dans le même ensemble structural, d'autres espèces sans réitération ou à réitération déficiente (*Quararibea turbinata*, *Cordia nodosa*) et également un modèle réitéré arbustif (Burseraceae - (?) *Protium*).

Chez les grands arbres de l'ensemble structural II, on trouve, à partir du modèle initial, dont subsiste le tronc primaire, une vague de réitération arborescente, une vague d'arbustes, une vague d'arbrisseaux et une ou plusieurs vagues d'herbes.

Enfin, chez l'émergeant de l'ensemble structural III, le nombre de vagues arborescentes est plus élevé que chez les arbres de l'ensemble structural II, mais les modèles réitérés qui subsistent sont peu nombreux. Chez le *Terminalia amazonia* qui, sur notre parcelle, représente l'ensemble structural III, chacune de ces vagues arborescentes est représentée par un seul tronc surnuméraire.

En forêt, une grande Dicotylédone arborescente réalise à elle seule, au cours de sa vie, en vagues successives de réitération, tous les types biologiques que RICHARDS (1952) cite chez les plantes individuelles des « synusiae autrophiques et mécaniquement indépendantes ». Nous notons en outre la correspondance fonctionnelle entre les parasites chlorophylliens à suçoirs et les modèles réitérés, les deux étant approvisionnés par les courants de sève d'un arbre-père ou arbre-hôte.

## LES LIANES

Le complexe de lianes qui s'appuie sur *Terminalia amazonia* (fig. 42) nous a incité à considérer le rôle des lianes dans l'architecture forestière. Jusqu'ici, nul exposé général de l'architecture de ces plantes n'a été publié : elles sont actuellement (\*) à l'étude au Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive (République Malagasy), par CREMERS (en préparation). Nous pallierons le manque de données publiées par le développement de quelques notions provisoires.

On peut faire dériver des modèles arborescents les formes des plantes ligneuses non autoportantes, d'abord par des modifications de la séquence de différenciations au niveau de la formation du tronc. *Mabea taquari* Aubl. (Euphorbiaceae - modèle de NOZERAN, fig. 47) procure un exemple de transition entre formes arborescentes et lianescentes. On constate un allongement accru des articles du tronc, une réduction de leur croissance en épaisseur et une diminution relative de l'importance de la ramification séquentielle, les étages de branches plagiotropes étant très espacés.

Cette modification des proportions globales est compensée par une réitération prononcée sur les articles de tronc supérieurs, sarmenteux et non rectilignes : ces réitérations sont frutescentes. A mesure que le caractère lianescent d'un individu est plus prononcé, le tronc en vient à jouer exclusivement un rôle de soutien logistique vis-à-vis de modèles réitérés réduits. Chez *Mabea taquari*, mais également chez d'autres espèces sarmenteuses qui, selon leur biotope, se présentent tantôt en arbre, tantôt en arbuste grimpant, tantôt en liane (*Tecoma* sp. pl. - Bignoniaceae - modèle de LEEUWENBERG ; *Allamanda* sp. pl. - Apocynaceae - modèle de CHAMPAGNAT), cette dérive fonctionnelle est particulièrement nette.

Chez les véritables lianes forestières, qui ne peuvent pas vivre sous une forme autoportante, la séquence initiale de différenciations a été plus profondément modifiée ; il en va de même, très souvent, des séquences dans une première phase de réitération : seuls sont réalisés les axes de soutien, les organes éphémères procurant l'énergie d'assimilation et d'éventuels organes d'accrochage. Sur ses parties supérieures, la structure de soutien porte ensuite des réitérations en arbrisseau ou herbacées.

On peut penser que ces dernières sont réalisées dès que l'extrémité de la structure de soutien atteint une niche particulièrement favorable à l'expansion de la plante, quelque part dans les houppiers des arbres. Les tiges grimpantes des lianes pourraient être comparées à un système de tuyaux souples reliant le système racinaire à la cime de la liane. Il est

(\*) En 1972.

possible que de nouveaux repères architecturaux, des modèles lianescents, soient nécessaires pour s'orienter parmi les formes de ces plantes.

Les principes évoqués ici se manifestent, par exemple, chez *Lonchocarpus* cf. *chrysophyllus* Kleinh. (Papilionaceae - modèle de TROLL) et *Bauhinia* sp. pl. (Caesalpiaceae - modèle de TROLL), ainsi que chez la Polygonacée (?) du Plateau de la Douane.

Il faut souligner encore une fois le caractère provisoire de notre schéma qui s'appuie sur de nombreuses observations de terrain, mais auquel manque pour l'instant une assise analytique adéquate. Néanmoins, l'image globale de l'architecture lianescente évoquée ici (fig. 48) s'insère sans effort dans les descriptions existantes de la forêt dense, par exemple l'étude statistique des lianes en Guyane vénézuélienne de ROLLET (1969).

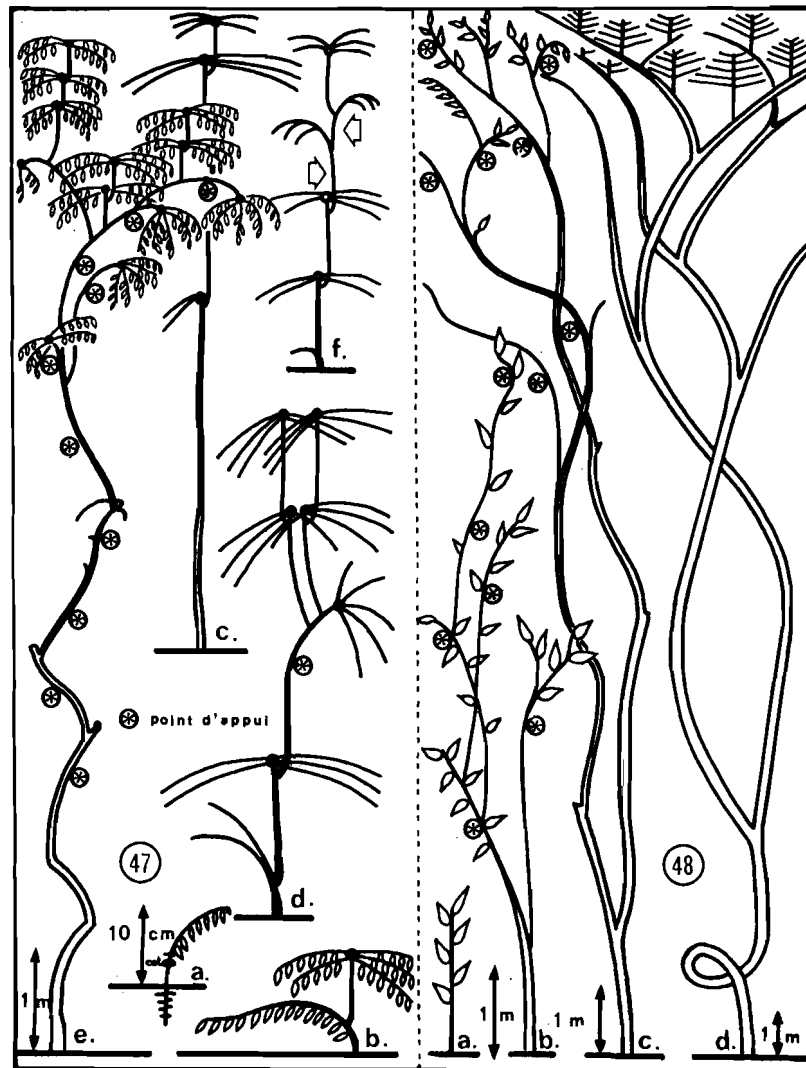


FIG. 47. — *Mabea taquari* Aubl. (Euphorbiaceae). Herbar : OLDEMAN 3040, 2842, 2858 et 2858 A (CAY, P). a) Plantule à feuilles distiques. b) Premier axe orthotrope à l'aiselle d'une feuille en dessus des cotylédons. c) Comportement arborescent sans réitération. d) Comportement sarmenteux. e) Comportement lianescent. f) Comportement transitoire comme le modèle de TROLL (flèches ouvertes) chez *M. taquari* var. *angustifolia* Muell. Arg..

FIG. 48. — Schéma provisoire de la croissance lianescente. a) Plantule autoportante. b) Edification d'une structure de soutien selon une séquence simplifiée ; stade non autoportant. c) Développement de la structure de soutien. d) Expansion, le sommet ayant atteint une niche écologique favorable.

## LES MOUVEMENTS FORESTIERS DE HAUT EN BAS

Nous avons considéré jusqu'ici principalement l'élan morphogénétique des arbres de la forêt, où d'abord les modèles initiaux, puis des vagues de réitération, se lancent en direction du ciel. Parallèlement à la morphogénèse, on trouve une dégénérescence accompagnée de phénomènes d'élimination allant de la perte d'organes éphémères, comme les feuilles, jusqu'à la chute d'arbres géants (cf. p. 70). Les processus morphogénétiques positivement géotropiques, actifs, sont à séparer de telles éliminations plus ou moins passives. Pourtant, en faisant abstraction de la zone souterraine insuffisamment connue, les mouvements organisateurs ou biologiques sont généralement ascendants et les mouvements entropiques descendants. Nous énumérerons ci-dessous les principaux mouvements de haut en bas, morphogénétiques et entropiques.

### La morphogénèse descendante

Plusieurs espèces des genres *Clusia* (Guttiferae), *Ficus* (Moraceae) et *Rhizophora* (Rhizophoraceae) illustrent ce mode de croissance. Ces végétaux peuvent former, presque partout sur leurs axes aériens, des racines-échasses ou racines adventives. PITOT (1958), en étudiant l'anatomie de ces organes chez *Rhizophora*, conclut qu'ils diffèrent des tiges autant que des racines, et les trouve « archaïques ». Le Figuier banyan, *Ficus* sp. pl., souvent figuré (HYAMS et McQUITTY, 1969 ; DE WIT, 1963 ; MENNINGER, 1967), donne l'impression que chaque individu, avec des troncs supplémentaires descendus des branches, constitue une petite forêt. En Guyane, les rideaux de racines adventives reliant à la terre les grandes épiphytes de la voûte (Araceae, Cyclanthaceae) sont un exemple spectaculaire de ce phénomène chez les plantes non arborescentes.

Débutant en hauteur, et n'établissant que plus tard ses liens avec la terre, une telle morphogénèse peut être un atout dans la compétition biologique. Un arbre qui la possède peut à chaque moment harmoniser l'activité de ses trois systèmes producteurs de biomasse (p. 52), en établissant des communications avec le sol, indépendantes de la performance cambiale du tronc.

La morphogénèse aérienne positivement géotropique peut aussi se réaliser le long d'un substrat vertical qui n'est pas nécessairement organique. En Guyane, *Ficus anguina* « étrangle » des rochers émergents sous forêt, et, aux Iles du Salut, *Clusia* sp. ruine les murs des prisons abandonnées, d'une façon analogue aux *Ficus* souvent photographiés sur les monuments antiques de l'Asie du Sud-Est. Le plus souvent, ces plantes poussent sur d'autres arbres parce que les substrats verticaux inorganiques sont rares en forêt.

### Les chutes d'organes préparés pendant la morphogénèse

Le plus commun de ces mouvements est la chute de feuilles, préparée par la formation d'une couche d'abscission. On trouve l'abscission d'organes partout où leur persistance nuirait au développement ultérieur de l'arbre : parmi les branches, les fleurs, les fruits, et même chez les folioles ou des parties du rachis de certaines feuilles composées. Van der PIJL (1953) donne des exemples indonésiens de ce dernier cas ; en Guyane, il s'observe entre autres dans les genres *Guarea* (Meliaceae), *Protium* (Burseraceae) et *Sclerolobium* (Caesalpiniaceae).

L'abscission de branches est normale chez les arbres du modèle de COOK (p. 31). L'abscission naturelle ou pathologique de fleurs et de fruits a une grande importance économique, souvent mentionnée dans des publications concernant l'arboriculture fruitière (cf. C.F.P.I., 1971).

### **Les chutes d'organes après redistribution de l'énergie d'expansion**

De telles ablations sont encore partiellement endogènes, car déterminées par l'interaction entre différentes parties de l'organisme. D'autre part, elles dépendent de la situation actuelle de la plante dans son biotope comme source d'énergie écologique (cf. p. 70). Ce mode d'ablation dépend plus de l'individu que de l'espèce. Il peut favoriser la croissance par l'élimination d'organes ou complexes qui la gênent. Van der PIJL (1953) en cite également quelques exemples indonésiens, sans les interpréter très différemment de l'abscission. Nous avons provoqué expérimentalement ce type d'ablation chez *Virola melinonii* (fig. 22 A).

Chez des arbres à architecture très dégénérée, la redistribution d'énergie d'expansion peut défavoriser la croissance parce que, ne suivant plus de voies bien déterminées, elle peut mener à l'élimination d'organes utiles avec persistance de trop nombreux axes structurellement inutiles. Ceci se passe souvent chez les arbres traumatisés de l'ensemble du passé (cf. fig. 42). On pourrait parler, dans ce cas, d'une croissance déséquilibrée de l'arbre, mal adapté à la zone écologique où il a été déporté par les traumatismes qui l'ont arraché à sa niche habituelle. Il faut, dans ce cas, définir très largement le terme d'adaptation (cf. WALLACE et SRB, 1964).

### **Les mouvements descendants à cause de la mort naturelle**

La mort naturelle survient quand le niveau de vigueur moyen d'un arbre est devenu létal (p. 70). Ce stade inévitable est déterminé par des processus endogènes. Mort sur pied, un arbre finit par tomber sur le sol forestier : sa décomposition ultérieure appartient au domaine de la Pédologie autant qu'à celui de la Botanique.

## **RECAPITULATION DES FAITS ACQUIS**

Les arbres de la parcelle au Plateau de la Douane se classent en trois ensembles forestiers : l'ensemble du présent et ses subdivisions, l'ensemble d'avenir et l'ensemble du passé. Les vagues successives de réitération réalisent, chez les grands arbres, des complexes réitérés correspondant à différents types biologiques : arbres, arbustes, arbrisseaux, puis herbes. L'étude du couvert permet d'affirmer que chaque ensemble structural constitue un écran intercepteur de lumière et que l'ensemble d'avenir ne joue qu'un rôle accessoire dans cette interception. La croissance des lianes a été brièvement commentée et une description des mouvements descendants en forêt, importants pour l'interprétation de l'ensemble du passé, a été donnée.

## Chapitre 4

# La forêt à Crique Grégoire

Le bassin versant O.R.S.T.O.M. à Crique Grégoire, situé à 40 kilomètres à vol d'oiseau au sud de la commune de Sinnamary, sur la rivière du même nom (fig. 41), se trouve entièrement sur des formations gneisso-migmatitiques faisant partie du complexe granito-gneiss caraïbe constituant la partie la plus étendue du sous-sol guyanais.

Sur les sommets, arêtes et éperons des collines séparant les petites criques du bassin versant, on avait constaté, dès les premières reconnaissances du terrain, la présence de trous dans le sol, plus ou moins circulaires, d'un diamètre d'entre un et deux mètres, et d'une quarantaine de centimètres de profondeur. Les Guyanais les appellent *djougoung-pété* et expliquent leur existence en disant qu'ils constituent un phénomène « naturel » ou que « c'est la terre qui les fait ».

BLANCANEUX (1971) a établi que ces trous sont dus à la chute d'arbres ayant un enracinement très superficiel, dans un horizon bien structuré, mais limité à 40 centimètres de profondeur par un matériau nettement plus compact et imperméable. Cette limite a pour conséquence une instabilité relative des arbres ; des vents modérés suffisent à les déraciner ; ils laissent alors des trous qui sont vidés des fractions fines du sol sous l'influence du ruissellement, ou bien montrent une stagnation temporaire d'eau et de débris végétaux. Ce biotope est défavorable à la reconstitution de la forêt et une pauvre flore herbacée s'y établit. Les arbres tombés disparaissent souvent en cinq à quinze ans et les trous restent visibles.

En un sens, ajoute BLANCANEUX, c'est effectivement la terre qui fait les djougoung-pété. Sur cette terre particulière, l'architecture forestière devait, *a priori*, constituer un cas particulier, d'autant plus que les arbres sont impliqués dans la formation des trous. C'est pourquoi la parcelle à Crique Grégoire a été mise en place sur un éperon de colline où se trouvent neuf djougoung-pété, sans qu'il reste trace des arbres qui les avaient provoqués.

### AMELIORATION DE LA METHODE

Après les premiers relevés au Plateau de la Douane, il a paru préférable de normaliser la surface des parcelles, choisie désormais de 20 × 30 m. Leur largeur permet d'obtenir une image assez fidèle des arbres dans les couches supérieures, mais donne parfois déjà un relevé trop dense pour dessiner sur le profil toutes les plantes des couches intermédiaires. C'est également pour cette raison qu'une surface beaucoup moins large sera nécessaire à qui voudra analyser les couches forestières basses.

La longueur de 30 mètres, comme la largeur, est un compromis. Il aurait été sans doute préférable de disposer d'une parcelle ayant comme longueur au moins la hauteur de l'arbre le plus élevé, par analogie avec le raisonnement des bioclimatologistes. Ceux-ci n'acceptent comme « terrain ouvert » en forêt que les clairières dont le diamètre correspond au moins à la hauteur maximale de la végétation environnante, pour qu'il ne s'y manifeste aucune « ombre » des végétaux dans la répartition spatiale des facteurs mesurés, particulièrement les précipitations (BOURGES, comm. pers.). Inversement, on peut dire que l'architecture forestière d'une parcelle de 20 × 30 mètres, située dans une forêt de 45 mètres de haut, est certainement influencée par des végétaux hors parcelle.

Mais d'autre part, des parcelles plus grandes que celle que nous avons choisie montreront presque toujours en plusieurs endroits des changements architecturaux dus à une grande hétérogénéité (cf. p. 13). Il est possible, par exemple, d'installer une parcelle de 20 × 30 mètres sur des arêtes étroites ou des éperons, où des surfaces plus grandes déborderaient sur les pentes, rendant les gradients topographiques inexprimables sur profil. Une surface restreinte permet en outre de réduire à une seule par parcelle les variations architecturales du type chablis, ce qui rend les relevés plus accessibles à l'analyse par le contraste de deux aspects seulement : le « normal » et le « catastrophique ».

Une telle situation simple est préférable — au moins pour l'instant — à une analyse où l'on aurait à confronter simultanément, par exemple :

- L'architecture « normale » sur sol n° 1 ;
- L'architecture « normale » sur sol n° 2 ;
- Une chute de grand arbre sur sol n° 1 ;
- Un début de forte pente sur sol n° 2 ;
- Un rocher émergeant dans la zone de transition entre les sols.

Des situations aussi compliquées ne pourront être analysées qu'après examen approfondi de cas plus élémentaires. Nous croyons d'ailleurs que c'est par l'étude de parcelles encore plus simples et à architecture forestière « parfaite » que notre modèle forestier (chap. VI) pourra être considérablement perfectionné dans l'avenir.

Les techniques de mesure, de dessin et de photographie sont les mêmes que celles employées pendant l'étude du Plateau de la Douane : elles permettent de venir à bout d'une parcelle de 20 × 30 mètres en cinq jours sur le terrain environ. L'aspect floristique des forêts examinées sera traité désormais principalement au niveau des familles et exposé en moindre détail que pour la première parcelle.

## QUELQUES NOTES FLORISTIQUES

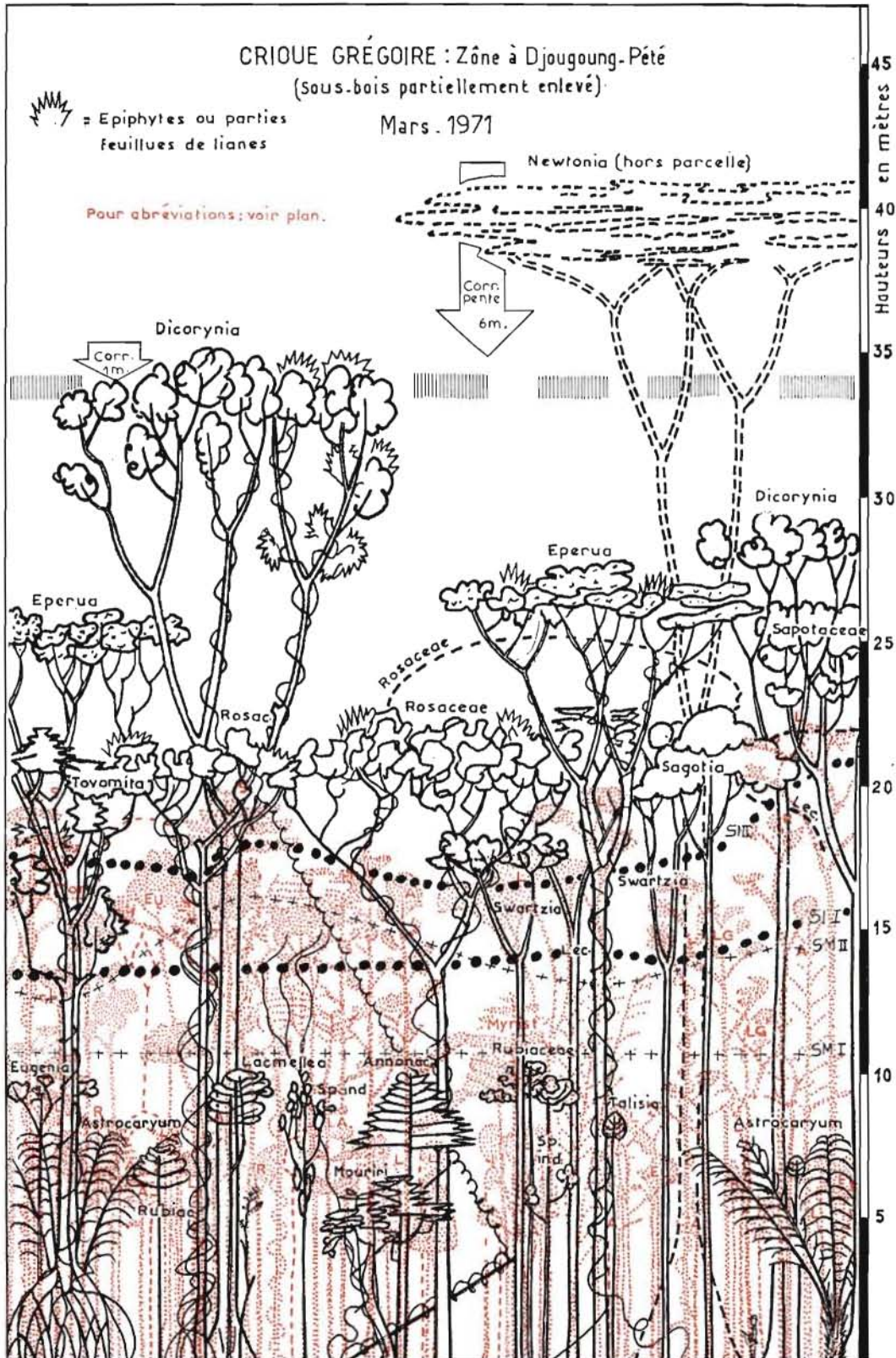
Les noms des principaux taxa arborescents et leurs places au sein de la forêt sont mentionnés sur le plan (fig. 50) et le profil (fig. 49) de la parcelle à Crique Grégoire. Ne disposant pas d'un grimpeur et voulant garder la forêt intacte, nous n'avons récolté aucun échantillon de liane.

Les principales différences floristiques entre les forêts à Crique Grégoire et au Plateau de la Douane se dégagent d'une comparaison entre les figures citées et le tableau de la page 79 :

— Certaines familles manquent au Plateau de la Douane, mais sont bien représentées à Crique Grégoire (Euphorbiaceae, Guttiferae, Lecythidaceae, Rosaceae) ; pour d'autres familles, la situation est inverse (Apocynaceae, Burseraceae, Meliaceae). Ces différences s'expriment surtout dans l'ensemble structural I, situé à environ 20 mètres du sol à Grégoire, contre une hauteur moyenne de 15 mètres à la Douane. Parmi les Rosacées de la première localité, on remarque principalement des *Licania* sp. pl. ; les Lécythidacées sont représentées par le genre *Lecythis* — surtout du groupe *Eschweilera*. Le seul genre que les

FIG. 49. — Profil d'une parcelle de forêt de 20 × 30 m sur la rivière Sinnamary. La limite inférieure représente le niveau moyen du plateau au centre (cf. fig. 50). Les flèches (corr. pente) indiquent le nombre de mètres duquel la base des arbres marqués devrait se trouver sous la limite inférieure du dessin. Sans correction, ce profil représente l'équivalent sur dessin d'un graphique de classes de hauteur ne tenant pas compte du relief. Conventions comme fig. 42. Surfaces d'inversion et de mi-hauteur : voir p. 137. Les ensembles structuraux sont horizontaux, l'ensemble d'avenir (rouge) est très dense. Djougoung-pété, voir fig. 50.





deux parcelles aient en commun au niveau de l'ensemble structural I, *Swartzia* (Caesalpiaceae), montre dans chacune une espèce différente : *S. cf. prouacensis*, le Boco, à Crique Grégoire et *Swartzia* sp. au Plateau de la Douane.

— L'ensemble structural arborescent II à Crique Grégoire ne comporte que quatre Légumineuses : *Dicorynia guianensis*, *Eperua* sp., *Newtonia* cf. *suaveolens* et *Vouacapoua americana*. Seule, l'Angélique (voir p. 79), *Dicorynia guianensis*, est également présent dans le même ensemble structural au Plateau de la Douane, par ailleurs plus riche en familles (3 contre 1) et en espèces (7 contre 4).

— En bref, l'ensemble structural arborescent I est floristiquement plus riche à Crique Grégoire, où l'ensemble structural II est au contraire plus pauvre que dans l'autre parcelle.

— Les Lauracées et les Sapotacées se trouvent, sur les deux parcelles, généralement parmi les arbres d'avenir. Si les représentants de ces deux familles paraissent plus nombreux à Crique Grégoire, c'est que l'ensemble d'avenir y est beaucoup plus dense et qu'il a été inventorié à partir d'une hauteur de 8 au lieu de 10 mètres.

— Même sans connaître les noms, signalons la richesse de la flore lianescente. Il est rare de trouver plus de deux lianes d'une même espèce dans la parcelle à Crique Grégoire.

## LES ENSEMBLES FORESTIERS

Le profil, tel qu'il avait été d'abord dessiné (fig. 49), ne tenait pas compte des dénivelllements du terrain, peu prononcés sur la parcelle elle-même, mais assez abrupts immédiatement sur ses flancs. Tel quel, ce profil aurait représenté l'équivalent dessiné d'une classique courbe statistique de classes de hauteurs des arbres.

Les principales corrections sont marquées par des flèches (fig. 49) indiquant le nombre de mètres duquel certains arbres devraient être déplacés vers le bas. Une longueur correspondante, à la base de leur tronc, aurait dû se trouver représentée « derrière » le sol du profil, parce que ce sol marque le niveau du plateau au centre de la parcelle (cf. fig. 50). Nous n'avons pas effectué ce déplacement d'arbres sur le dessin parce que la notation adoptée, avec les flèches, montre comment des courbes de classes de hauteurs, qui n'incorporent pas l'influence du relief, tendent à masquer la position, horizontale, des ensembles structuraux (cf. RICHARDS, 1952, fig. 3). Cette position est déterminée, pour l'ensemble structural supérieur à Crique Grégoire, par un plan situé à environ 35 mètres au-dessus du plateau au centre de la parcelle.

### Les ensembles structuraux

A cause de la densité de la forêt à Crique Grégoire, due principalement à l'ensemble d'avenir, les ensembles structuraux ont été dessinés de façon à pouvoir être examinés séparément (fig. 49). En tenant compte des corrections topographiques, indiquées par des flèches, on note un ensemble structural d'arbustes, situé entre 8 et 10 mètres, un ensemble structural arborescent I, situé entre 18 et 22 mètres et un ensemble structural II, disjoint, situé entre 28 et 35 mètres de hauteur, par rapport au plateau de l'éperon, mais entre 35 et 42 mètres par rapport au sol de la pente où se trouve, hors parcelle, un *Newtonia* cf. *suaveolens* (Mimosaceae).

L'ensemble d'arbustes est interrompu par des *Astrocaryum* (Palmae), qui forment en fait un autre ensemble structural, se limitant à 8 mètres de hauteur. Par ailleurs, le plan (fig 50) montre que ces deux ensembles s'excluent l'un l'autre, et que les arbustes dicotylédones et les Palmiers ne se recouvrent pas. Ces ensembles bas ne nous intéressant qu'accessoirement, ils seront laissés de côté dans ce qui suit, sauf quand ils ont des liens directs avec les arbres.



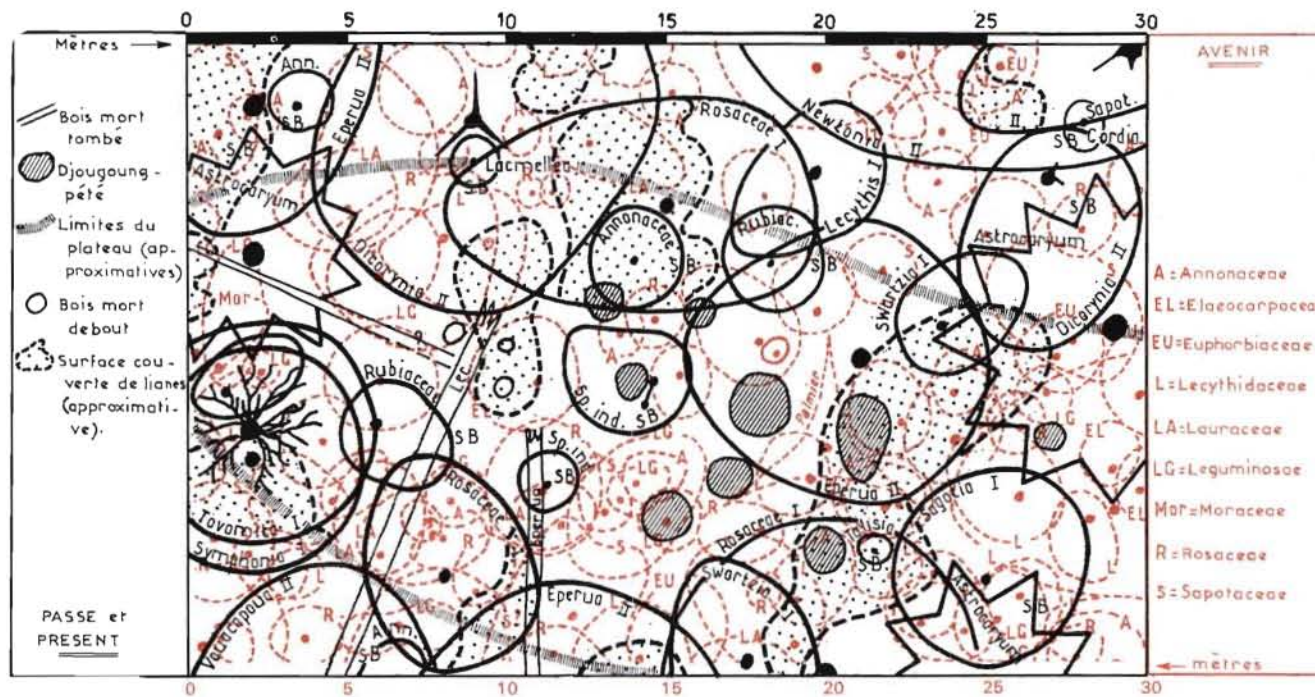


FIG. 50. — Plan de la parcelle de fig. 49. Convention identique, mais arbres d'avenir non ombrés. Projections de cimes feuillées estimées à partir du sol. Troncs debout des trois ensembles ; troncs couchés de l'ensemble du passé. Les djougoung-pété sont des trous dans les sol causés par la chute d'arbres (voir p. 91).

L'ensemble structural arborescent I est plus développé que celui du Plateau de la Douane. Il est troué dans les zones à djougoung-pété (fig. 50). La Rosacée hors parcelle, indiquée en pointillé, devant subir, à cause de la pente, une correction topographique d'environ deux mètres de hauteur, tous les arbres de l'ensemble en question forment une couche bien horizontale. Ils sont en outre en grande majorité conformes au modèle de TROLL, exceptés *Tovomita* sp. (Guttiferae, modèle de RAUH), *Symphonia globulifera* (Guttiferae, modèle de ROUX), *Sagotia racemosa* (Euphorbiaceae) et Sapotaceae sp., ces derniers étant d'un modèle indéterminé à axes orthotropes.

L'ensemble structural arborescent II montre une architecture moins nette que celui de la forêt au Plateau de la Douane. Nous y avons inclus certains arbres dont les cimes se trouvent entre 25 et 30 mètres : deux *Eperua* et un *Dicorynia* (fig. 49). On sait cependant que *Dicorynia guianensis* peut faire partie d'un ensemble structural atteignant 40 mètres (fig. 42, cf. SCHULZ, 1960), et nous avons observé, ailleurs en Guyane, des *Eperua* dans ce même ensemble. Il faut donc se demander si ces arbres entre 25 et 30 mètres de haut, à Crique Grégoire, sont réellement des arbres du présent, ou s'il ne s'agit pas plutôt d'arbres d'avenir, en train d'élever leurs cimes vers les espaces libres aux alentours de 35 mètres.

La seule raison de les inclure dans un ensemble du présent est de les considérer comme incapables d'expansion ultérieure. Nous pensons que tel est effectivement le cas, étant donné le manque de profondeur du sol sur le plateau de l'éperon. Dans ce biotope souterrain réduit, périodiquement inondé par l'eau stagnante sur la couche imperméable pendant la saison des pluies, la production racinaire limite probablement la performance de l'arbre entier (p. 55). En outre, la présence de djougoung-pété dénote un manque de stabilité mécanique des arbres occupant ce site (p. 91).

Dans la forêt observée à Crique Grégoire, seul l'ensemble structural I est net, tandis que l'ensemble structural II est incomplètement réalisé. Nous reviendrons ultérieurement (chap. VI) sur les surfaces d'inversion associées à ces ensembles et dessinées sur le profil (fig. 49).

### L'ensemble d'avenir

Représentés en surimpression rouge, (fig. 49 et 50), les arbres constituant cet ensemble, entre 6 et 22 mètres de haut, forment une population très dense. Aussi n'avons-nous porté sur le profil, parmi les arbres plus bas que 10 mètres, que ceux de la moitié de la parcelle seulement, afin que le dessin reste lisible.

Compte tenu de cette réduction de la densité réelle, qui n'a d'ailleurs pas été effectuée sur le plan (fig. 50), on voit que l'ensemble d'arbustes compris entre 8 et 10 mètres marque un palier dans la densité de la forêt. En outre, la proportion d'arbres conformes à un modèle architectural diminue en dessus de 10 mètres, et quelques grands arbres d'avenir montrent un début de réitération.

Les djougoung-pété sont vides de végétation arborescente, à l'exception d'un seul arbre d'avenir (*Diploptropis* cf. *purpurea* - Leguminosae - Cœur dehors - modèle de TROLL). Par ailleurs, il ne s'y trouve qu'une population clairsemée de l'herbe *Spathanthus unilateralis* (Rapateaceae).

### L'ensemble du passé

Les arbres du passé ne jouent pas de rôle important dans la forêt à Crique Grégoire. Les positions des quelques troncs morts, cassés et tombés, dont les souches sont encore retrouvables, ne coïncident pas avec des concentrations d'arbres d'avenir (fig. 50). Selon les Guyanais de notre équipe, leur chute daterait d'il y a six ans environ.

Il est inexplicable, avec les données disponibles, que la chute de ces arbres n'ait pas provoqué la formation de djougoung-pété. Étaient-ils déjà morts sur pied ? N'avaient-ils pas

encore atteint les dimensions critiques ? Ou bien des configurations différentes du système racinaire déterminent-elles soit une cassure du tronc, soit un déracinement ? Peut-être aussi le comportement est-il différent selon l'espèce ?

Dans un sens, il est légitime d'incorporer les djougoung-pété dans l'ensemble du passé, quoiqu'il ne s'agisse pas de matière végétale.

Leur origine doit se situer au moins à vingt ans en arrière, car aucune trace des arbres tombés ne subsistait en 1971, et la disparition d'un arbre mort dure plus longtemps que la décomposition de son bois, car sa matière doit encore être redistribuée dans l'horizon humifère du sol.

Il n'existe pas, à notre connaissance, de données exactes sur le temps de disparition d'un arbre mort. Toutefois, il est certain que cette durée est très différente d'espèce en espèce : *Diospyros sericea*, par exemple, se décompose en amas charbonneux — d'où son nom guyanais de Bois-charbon — persistant longtemps ; des pont abandonnés en cœur de Wapa (*Eperua* sp. pl.) sont encore praticables après vingt ans, tandis qu'un tronc mort de Soumaripa (*Simarouba amara*) disparaît complètement en moins de dix ans.

## LA RELATION ENTRE HAUTEURS ET DIAMETRES DES ARBRES

Les données du Plateau de la Douane ne permettaient pas de dresser un graphique de la relation (H/d). Quoiqu'il se trouve toujours parmi les arbres à Crique Grégoire un nombre considérable de cas architecturalement équivoques, il est possible d'obtenir un nuage de points suffisamment différenciés pour vérifier que les relations (H/d) décrites ci-dessus au sein d'une population monospécifique (p. 46-50), restent valables dans une population forestière multispécifique.

En règle générale, on trouve dans cette forêt, comme parmi les individus d'une espèce, les arbres conformes au modèle initial sur la ligne de base  $H = 100 \cdot d$ , les arbres régénérés d'un côté de cette ligne, et les arbres à réitération prolifique de l'autre. Ces derniers étant par définition les arbres du présent, on doit retrouver les ensembles structuraux dans la répartition des points qui représentent ces arbres. Ceci est en effet le cas (fig. 51). Vers 8 mètres de haut se trouve un « maximum diamétrique » indiquant l'ensemble structural arbustif supérieur ; à une hauteur d'environ 18 mètres, l'ensemble structural arborescent I se manifeste de la même façon, et ensuite, assez mal différencié, l'ensemble structural arborescent II, dont nous avons déjà constaté la réalisation incomplète. Les arbres conformes au modèle et ceux qui sont régénérés font partie de l'ensemble d'avenir ; leurs points se trouvent sur la ligne de base et plus à gauche. La forme du nuage montre ici, exagérée par l'échelle logarithmique, une légère accumulation d'arbres d'avenir sous les ensembles structuraux (cf. p. 86).

Le graphique montre quelques points qui ne sont pas placés selon ces règles générales. D'abord, il existe un point d'arbre « réitéré » très à gauche de la ligne de base. Ce point représente une Sapindacée du modèle de CHAMBERLAIN (p. 22), monocaloïde à tronc sym-podial. Le graphique suggère qu'une telle architecture s'accompagne de proportions analogues à celles d'un arbre régénéré, ce qui n'est pas inacceptable si l'on compare les relais linéaires du modèle de CHAMBERLAIN avec les relais « en baïonnette » des troncs d'arbres régénérés.

Ensuite, on constate, comme sur les figures 24 et 25, la présence d'un arbre conforme au modèle initial, mais ayant poussé dans une cheminée (cf. p. 70). Enfin, la position des points indiquant des arbres conformes au modèle initial n'est pas limitée à la seule ligne de base, certains de ces points se trouvant du côté de l'ensemble d'avenir. Nous pensons que ce léger déplacement — accentué par l'échelle logarithmique — est la conséquence de la densité de cette forêt, entraînant la formation de nombreuses mais courtes cheminées écologiques. Il est probable que le caractère incomplet de l'ensemble structural arborescent supérieur favorise la formation de cheminées, en augmentant la probabilité de superposition de trous dans les deux ensembles structuraux arborescents.

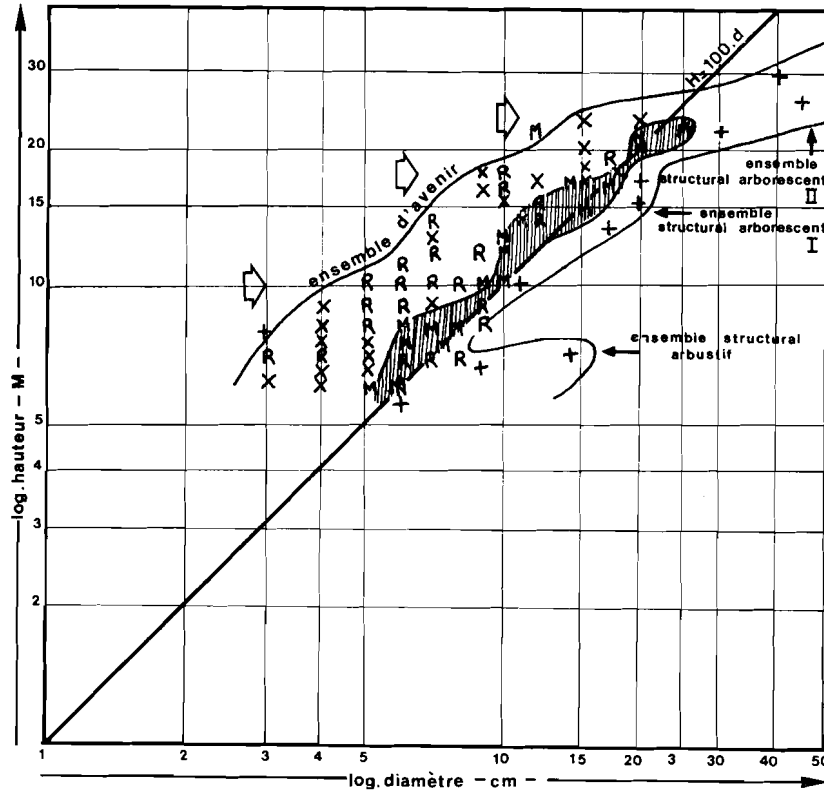


FIG. 51. — La relation entre hauteurs et diamètres des arbres à Crique Grégoire. Il manque un point pour le plus grand arbre ( $H = 35$ ;  $d = 70$ ). Les arbres sont conformes au modèle initial (M), régénérés (R), abondamment réitérés (+) ou à architecture difficile à analyser (x). L'ensemble structural arborescent II n'est pas bien isolé de l'ensemble structural arborescent I (flèches étroites), et il existe de légères accumulations de cimes dans l'ensemble d'avenir (flèches larges). L'échelle logarithmique exagère l'ensemble d'avenir et fait sous-estimer l'ensemble du présent. Le point M au-dessus du nuage représente un arbre poussant dans une cheminée écologique; le point +, à gauche, désigne un arbre monocauloïde du modèle de CHAMBERLAIN. La zone ombrée contient les points M correspondant aux jeunes arbres ayant poussé dans de courtes cheminées, fréquentant dans l'ensemble d'avenir dense et sous l'ensemble structural supérieur incomplet.

## PLANIMETRIE DES PROJECTIONS DE CIMES

Comme pour la parcelle précédente, les surfaces estimées des cimes comprises dans les différents ensembles forestiers (fig. 50) ont été planimétrées. Les résultats, résumés sur le tableau ci-après (p. 99), indiquent la grande densité de la végétation en comparaison avec celle du Plateau de la Douane, même si l'on tient compte des plantes entre 6 et 10 mètres de haut, mesurées à Grégoire mais non à la Douane.

Dans la composition du tableau, l'ensemble structural arborescent II a été restreint au seul arbre atteignant 35 mètres de hauteur, et les arbres douteux (p. 96) ont été mis à part sous le numéro (II), retrouvable sur le plan (fig. 50).

Les plantes forestières en dessus de 6 mètres recouvrent 237 % de la surface de la parcelle, ce qui signifie qu'en moyenne chaque mètre carré se trouve à l'ombre de trois écrans superposés, dont deux égalent sa propre surface et le troisième mesure  $0,37 \text{ m}^2$ . Aussi n'est-il pas surprenant que la surface des trous perçant verticalement la végétation de part en part (p. 84) soit négligeable.

SURFACES ABSOLUES		SURFACES RELATIVES	
			% surface totale
— Couverte par les cimes des			
++ ARBRES DU PRESENT			
ensemble structural arborescent I :	278 m <sup>2</sup>		46 %
ensemble structural arborescent (II) :	234 m <sup>2</sup>		39 %
ensemble structural arborescent II :	41 m <sup>2</sup>		7 %
	+		
		553 m <sup>2</sup>	89 %
arbustes, Palmiers		132 m <sup>2</sup>	22 %
lianes (très approximatif)		150 m <sup>2</sup>	25 %
++ ARBRES D'AVENIR		586 m <sup>2</sup>	98 %
dont se recouvrent 159 m <sup>2</sup>			
	+		
TOTAL		1 421 m <sup>2</sup>	237 %
— Surface de la parcelle		600 m <sup>2</sup>	100 %
— Trous		négligeables	

Le rôle des lianes en tant qu'écran interceptant la lumière est loin d'être accessoire. Il va de soi que l'estimation des surfaces de leurs cimes est extrêmement grossière parce qu'elles se confondent avec les houppiers des arbres sur lesquels elles s'appuient. En outre, leur feuillage ne fait que densifier l'écran des cimes d'arbres du présent et ne constitue pas de surface d'interception autonome. Aussi, le caractère approximatif de la surface donnée sur le tableau doit-il être souligné.

## LOCALISATION ET FREQUENCE DE LA REITERATION

Les vagues de réitération des arbres à Crique Grégoire, telles qu'on peut les retracer dans leur architecture, ne diffèrent pas profondément de celles qui ont été décrites au Plateau de la Douane. Cependant, chez les arbres « douteux » dépassant l'ensemble structural I, aucune vague de réitération arborescente ne peut être décelée, les premiers modèles réitérés ayant un caractère arbustif. Les modèles miniaturisés ou partiels des dernières vagues sont toujours trop nombreux pour être comptés, mais nous estimons qu'il y en a moins que chez les arbres de 40 mètres de haut au Plateau de la Douane.

Un tel comportement indique un niveau de vigueur (p. 70) assez bas pour un arbre qui, ayant percé l'ensemble structural arborescent I, pénètre dans un climat lumineux qui n'est pas plus contraignant que celui du Plateau de la Douane. La réduction de la vigueur ne peut provenir que des racines (cf. p. 55), ce qui est confirmé par des considérations pédologiques (p. 96).

## LES LIANES, LES EPIPHYTES ET LES PLANTES MOBILES

La forêt à Crique Grégoire est riche en plantes non arborescentes, auxquelles seront consacrés les paragraphes suivants (voir fig. 52).

### Les lianes

Seules les plus épaisses des plantes grimpantes ont été dessinées sur le profil (fig. 49). Les couches basses de la forêt sont cependant également riches en lianes minces, parmi lesquelles se trouvent des individus d'avenir de grandes espèces. Si une jeune liane peut fréquemment changer d'arbre-support, par des extensions de sa structure de soutien



FIG. 52. — La parcelle à Crique Grégoire. Photo WIDE-LUX, avec objectif balayeur sur un angle vertical de  $135^{\circ}$ . L'arbre au milieu qui porte, à environ 14 mètres de hauteur, un *Philodendron linnaei* (Araceae), est l'une des Rosacées de l'ensemble structural I; celui qui, plus en arrière, est entouré de lianes, est l'*Eperua*, à droite sur le profil (fig. 49). Noter la diminution spectaculaire de la luminosité, de haut en bas, artificiellement réduite ici à 10 % du contraste sur négatif.



(p. 87), ce changement devient de plus en plus rare à mesure qu'elle grandit et s'élève au travers des ensembles forestiers.

Ceci est certainement lié à l'éclaircissement de la population arborescente et lianescente quand on monte vers la voûte. En bas, une petite liane peut se déplacer d'un arbre à l'autre : en haut, des structures de soutien réitérées passent, sur un même arbre, d'un modèle réitéré à l'autre. Aussi, les survivants arborescents et lianescents de grandes dimensions forment-ils souvent des paires constituées d'un arbre et d'une liane. Moins fréquemment, ils vivent en un groupe, où un arbre soutient de nombreuses lianes (fig. 42), ou dans lequel une liane relie plusieurs arbres (fig. 49).

Ces observations s'accordent aux chiffres globaux dans l'étude sur la Guyane vénézuélienne par ROLLET (1969), qui indiquent que, plus un arbre est épais — donc élevé, voir fig. 24 —, plus on a de chances de trouver des lianes, des *Clusia* (Guttiferae) et des *Ficus* (Moraceae) dans sa cime. Pourtant, dans cette catégorie d'« étrangleurs », distinguée par ROLLET, le rôle le plus important revient aux *Clusia* et aux *Ficus* qui ne sont pas des lianes mais des épiphytes arborescents ou arbustifs.

Quand ROLLET sépare les chiffres concernant les lianes d'une part, les épiphytes arborescents de l'autre, l'augmentation relative du nombre de plantes en surcharge sur les arbres, en fonction de leur hauteur, s'avère correspondre à l'installation de *Ficus* et de *Clusia* dans les cimes. Les lianes montrent un pourcentage moyen à peu près constant dans chaque classe diamétrique, à partir de celle de 20 à 29 centimètres, ce qui confirme la proportion identique de survivants parmi les arbres et les lianes en dessus du sous-bois.

## Les épiphytes

Perchés sur les grands arbres (fig. 49), les épiphytes représentent un groupe de plantes biologiquement hétérogène, comprenant des arbustes (*Clusia*, *Ficus*), des arbrisseaux (Loranthaceae, *Hillia* - Rubiaceae), des lianes (Gesneriaceae, Araceae) et des herbes (Araceae, Bromeliaceae, Fougères, Orchidaceae). Il existe également des arbres épiphytes que l'on trouve parfois dans des familles inattendues, comme les Burseracées, dans laquelle ALLEN (1956) mentionne l'arbre épiphyte *Dacryodes epiphytica* de Costa Rica.

Abstraction faite de leur caractère autotrophique ou parasitaire (voir chap. 6), ces plantes se développent selon une séquence de différenciations et, le cas échéant, par des vagues de réitération, ne différant pas profondément de celles qui caractérisent les plantes d'un même type, mais ancrées dans le sol — herbes, lianes ou arbres. On trouve en Guyane de nombreuses espèces de Broméliacées, de Gesnériacées, de Guttifères (*Clusia*), de Melastomacées (*Topobea parasitica*), d'Orchidées et de Fougères qui poussent indifféremment sur des branches-maîtresses ou sur des substrats terrestres pauvres, tels que les « savanes-roches » — falaises granitiques surgissant au-dessus de la forêt (cf. BONARDI, 1966) — et les îlots rocheux dans les rapides des cours d'eau.

Une telle distribution est très générale parmi les épiphytes : cependant, il existe un groupe réduit de ces plantes qui ne peuvent vivre que sur des substrats organiques vivants (cf. GESSNER, 1956 ; KILLIAN et LEMEE, 1956 ; WENT, 1930). Il s'agit d'organismes très spécialisés indicateurs de biotopes très particuliers.

Le profil relevé à Crique Grégoire (fig. 49) montre qu'en forêt la majorité des épiphytes vivent dans les cimes des arbres du présent, parmi les modèles réitérés.

## Les plantes mobiles

Nous proposons de classer dans cette catégorie les plantes que l'on trouve décrites sur les étiquettes d'herbier comme des « épiphytes sur les troncs », parce qu'elles montrent presque toutes la particularité de ne pas rester à la place où elles ont germé, mais de se déplacer le long de supports verticaux. Ce mouvement se produit quand ces végétaux, géné-



FIG. 53. — Les plantes mobiles. *a-f* : *Carludovica* sp. (Mère-liane-franche; Cyclanthaceae). *a* : germination. *b-c* : stades enracinés dans le sol. *d-e* : détachement du sol par la mort des parties inférieures. *f* : rétablissement des connections avec la terre par de longues racines adventives (Liane franche). *Carludovica* est du modèle de CHAMBERLAIN, poussant par des articles à inflorescence terminale. *g* : *Heteropsis* sp. (Araceae). *h* : *Peperomia* sp. (Piperaceae).

FIG. 54. — *Carludovica* sp. (Cyclanthaceae). Stade isolé du sol : on voit à la base un vieil article ayant déjà fleuri et un jeune article, en haut : feuilles d'environ 50 centimètres de long. Vallée Crique Queue Hocco, Saül, 1972.

ralement accrochés par des racines adventives, développent des parties jeunes vers le haut, tandis qu'en bas les parties âgées meurent.

La morphogénèse des plantes mobiles reste pour le moment inconnue, sauf dans de rares cas tels que celui du genre *Philodendron* (Araceae), étudié par RITTERBUSCH (1971). Il serait tentant de rapprocher les plantes mobiles des espèces terrestres à stolons (Bambusoïdaceae, Marantaceae, Zingiberaceae, certaines Araceae), ou encore des lianes épiphytes citées plus haut. En tout cas, elles ont en commun les phénomènes d'élimination des parties âgées, qui leur confèrent un mode de vieillissement bien particulier : ces plantes vieillissent-elles véritablement ?

On trouve des plantes mobiles chez les Aracées (*Philodendron guttiferum*, *Ph. surinamense*, *Heteropsis* sp., *Rhodospatha* sp.), les Cyclanthacées (*Carludovica* sp. pl., fig. 54), les Orchidacées (*Vanilla* sp. pl.). *Ficus repens* (Moraceae) et *Marcgravia* sp. pl. (Marcgraviaceae) sont des cas de transition entre les lianes épiphytes et les plantes mobiles.

Une population relativement dense de plantes mobiles se trouve sur les troncs des ensembles du présent et d'avenir à Crique Grégoire : *Philodendron linnaei* (Araceae) y est particulièrement fréquent (fig. 52). Dans le sous-bois, il existe de nombreuses plantes mobiles, par exemple *Philodendron guttiferum* (Araceae), *Carludovica* sp. pl. (Cyclanthaceae) et *Peperomia* sp. (Piperaceae).

## RECAPITULATION DES FAITS ACQUIS

L'étude de la parcelle à Crique Grégoire a permis d'améliorer la méthode du relevé par rapport à celle qui avait été employée à la Douane. Cette deuxième parcelle montre une architecture incomplètement réalisée au niveau de l'ensemble structural supérieur, liée à l'insuffisance de l'échange énergétique entre le système racinaire et le sol, très peu profond et périodiquement noyé par l'eau stagnant sur une couche imperméable. La relation entre les hauteurs et les diamètres des arbres, différenciés d'après leur architecture, reflète la structure forestière, par la forme du nuage de points et sa position par rapport à la ligne de base  $H = 100$  .d. Les épiphytes, nombreuses à Crique Grégoire, ont été examinées, et une catégorie de ces plantes a été isolée sous le nom de plantes mobiles, parce qu'elles avancent verticalement le long des troncs.



## Chapitre 5

# La forêt à Mont Belvédère

Situé à 2,5 km à vol d'oiseau au S.-E. de Saül (fig. 41), Mont Belvédère représente le point le plus rapproché de ce village d'une zone sur granito-gneiss caraïbe. La parcelle se trouve sur l'éperon Nord de cette colline, à une altitude d'environ 300 mètres et orientée selon la direction de la pente. Il y existe un chablis assez récent, où poussait, avant le nettoyage de la parcelle, une végétation basse, impénétrable, sous couvert d'un ensemble structural d'*Astrocaryum* (Palmae) à tronc court.

Le sol de Mont Belvédère correspond pour l'essentiel à celui de Crique Grégoire (BLANCANEUX, 1972, comm. pers.). C'est un sol ferrallitique fortement dessaturé en B, remanié par l'érosion, et comportant une couche imperméable à 40 centimètres de profondeur moyenne, où la perméabilité, de 103 cm/h dans l'horizon qui la surmonte, descend brusquement au taux négligeable de 4 cm/h. Dans l'horizon supérieur contenant des racines — bloquées par la couche imperméable — le pH est de 4,1 et la fertilité est moyenne pour la Guyane, avec un taux de bases échangeables de 2,73 mé/100 grammes et une capacité d'échange de 4,5 mé/100 grammes. Plus on monte sur la pente, moins le sol est profond : un peu en amont de la parcelle on trouve déjà, émergés, des rochers granitiques et, au sommet de la colline, 60 mètres plus haut, il ne subsiste qu'un sol squelettique fortement remanié par l'érosion — presque un lithosol.

Il existe, sur les 600 mètres carrés inventoriés, trois variables : la pente, variable topographique ; la profondeur du sol, variable pédologique, et le chablis, variable architectural et biologique. Tant de sources d'hétérogénéité à la fois rendent cette parcelle peu propice à une première étude visant à dégager les principes de la structure normale de la forêt guyanaise, mais après l'examen des deux forêts précédentes, elle pourra, au contraire, nous renseigner sur les modalités et les perturbations de cette architecture.

### QUELQUES NOTES FLORISTIQUES

Les noms des principaux taxa et leurs places respectives dans la parcelle étudiée ont été mentionnés sur le profil (fig. 55) et le plan (fig. 56).

Une brève comparaison avec les parcelles précédentes est utile :

— Les Rosacées, abondantes à Crique Grégoire et absentes de la Douane, les Sapotacées, présentes dans les autres stations, et le genre *Swartzia* (Caesalpinaceae), représenté dans les autres parcelles, manquent totalement à Mont Belvédère.

SAÛL : Eperon N. de M<sup>t</sup> BELVÉDÈRE

(Sous-bois absent, enlevé)

Août 1971



FIG. 55. — Profil d'une parcelle de forêt de 20 × 30 m, à une altitude de 300 m, dans la région de Saül. Convention comme fig. 42. Surface d'inversion (ligne ondulante) : voir p. 137. Abréviations des familles : voir fig. 56.

— L'ensemble structural arborescent II ne contient que deux arbres, *Pithecellobium* sp. (Mimosaceae) et *Dicorynia guianensis* (Angélique, Papilionaceae). Il est toutefois probable que cette pauvreté résulte de perturbations, notamment à cause du *Minquartia guianensis* (Méquoi, Olacaceae), récemment cassé et appartenant à l'ensemble du passé, et d'une Lauracée d'avenir, en train de pénétrer dans l'ensemble structural II.

— L'ensemble structural arborescent I contient principalement des Mahot, Lecythidacées des genres *Lecythis* (Eschweilera) et (?) *Couratari*. Sa diversité floristique est moindre qu'à Crique Grégoire, mais légèrement plus grande qu'au Plateau de la Douane.

— Dans l'ensemble d'avenir, on remarque deux grandes Lauracées dont l'une a été mentionnée plus haut. Parmi les arbres de cet ensemble se trouvent plusieurs Annonacées du genre *Duguetia*, également présentes à Crique Grégoire. Ce sont des arbres habituellement sans réitération.

— Les arbres qui, en tombant, ont engendré le chablis, étaient indéterminables, excepté un Mahot (? *Lecythis*) identifié d'après son bois par notre prospecteur.

— La flore lianescente est plus riche qu'au Plateau de la Douane, mais plus pauvre qu'à Crique Grégoire. Il y a peu d'épiphytes et de plantes mobiles à Mont Belvédère.

## LES ENSEMBLES FORESTIERS

L'horizontalité de la stratification architecturale de la forêt a été stipulée plus haut (p. 94). La courbe du nombre de troncs initiaux et réitérés en fonction de la hauteur montrant l'existence des ensembles structuraux, nous avons dressé de telles courbes, selon deux orientations des niveaux de comptage, à Mont Belvédère (fig. 57).

Les ensembles structuraux se dégagent très bien sur la figure 57 A, où les niveaux de comptage sont horizontaux (cf. fig. 55), mais cette image est brouillée sur la figure 57 B, où les troncs ont été comptés dans des plans parallèles à la pente. Ceci est important, car ce même brouillage se manifeste dans les graphiques habituels des classes de hauteurs des arbres sur une surface donnée (fig. 46), souvent cités comme preuve pour ou contre l'existence de « strates » en forêt.

Etant donné, d'une part, l'abondance des pentes et des chablis en forêt guyanaise, multipliant les modalités édaphiques et les perturbations biologiques de l'architecture, quand on considère une surface de forêt de l'ordre d'un hectare ou plus, et, d'autre part, le fait qu'aucun auteur n'ait jusqu'ici tenu compte de la réitération, il est compréhensible que toute indication de stratification structurale soit masquée sur les graphiques des classes de hauteur.

Il est à souligner que les ensembles forestiers sont le plus souvent peu visibles sans l'aide d'un dessin analytique et que la correspondance entre cette impression visuelle et la statistique a nécessairement persuadé de nombreux chercheurs de l'absence de stratification, incité d'autres à douter de sa généralité (cf. RICHARDS, 1952) et mené certains à « normaliser » la description de la stratification sur leurs relevés, afin de permettre son traitement statistique (GODRON, 1971). Nous reviendrons sur ce dernier point dans la Conclusion.

L'apparent chaos de la forêt à Mont Belvédère (fig. 55) s'avère déjà cacher une stratification architecturale (fig. 57). Considérons maintenant les ensembles forestiers plus en détail.

### L'ensemble du présent

En se référant à l'échelle des hauteurs à gauche du profil (fig. 55), on constate la présence d'un ensemble structural arborescent II entre 35 et 43 mètres, d'un ensemble structural arborescent I entre 24 et 30 mètres et d'un ensemble structural arbustif peu marqué.

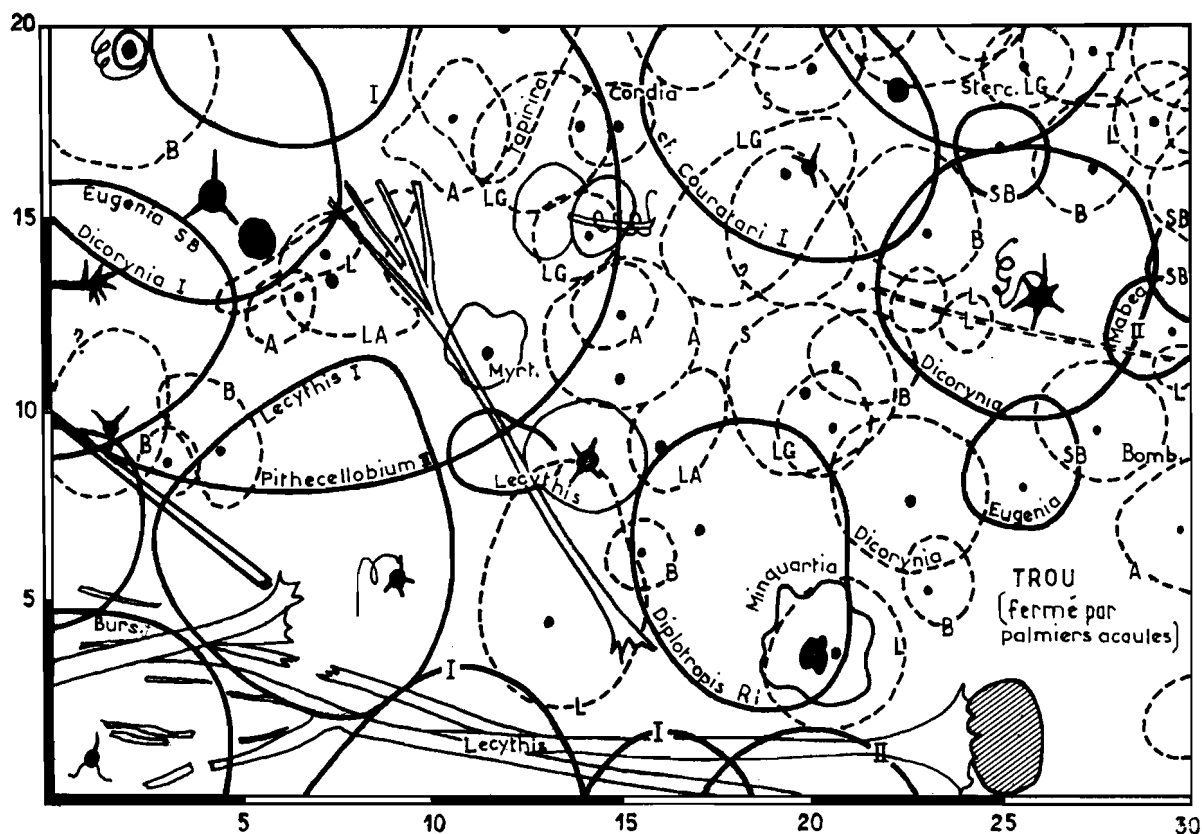


FIG. 56. — Plan de la parcelle de fig. 55. Convention identique, mais arbres d'avenir non ombrés. Projections des cimes feuillées estimées à partir du sol. Troncs debout des trois ensembles; troncs couchés de l'ensemble du passé.

Abréviations des familles. — A : Annonaceae; B : Burseraceae; Bomb. : Bombacaceae; L: Lecythidaceae; LA : Lauraceae; LG : Leguminosae; S: Sapotaceae; Sterc. : Sterculiaceae.

Ce dernier réunit, de haut en bas de la pente, des végétaux ligneux ayant respectivement des hauteurs de 9, de 10 et de 15 mètres. Dans le contexte de la forêt équatoriale, il est légitime d'appeler arbuste toute plante ligneuse autoportante et adulte inférieure à 10 mètres. L'ensemble structural en question serait donc arbustif en haut de la pente et arborescent en bas.

L'ensemble structural arborescent I montre une dérive analogue des dimensions de ses constituants, dont les plus élevés se trouvent à l'arrière-plan du profil, et les plus bas au premier plan (voir aussi fig. 56). Enfin, le niveau moyen de l'ensemble structural arborescent II, disjoint mais en train de recruter des arbres d'avenir, n'est pas tout à fait atteint par le grand arbre en haut de la pente, tandis qu'il est légèrement dépassé par celui d'en bas.

En fait, l'architecture du tiers gauche de la parcelle est comparable à celle du Plateau de la Douane, et celle du tiers droit, abstraction faite du chablis, rappelle la parcelle à Crique Grégoire.

Cette hétérogénéité architecturale, en dehors du chablis, est liée aux gradients pédologiques suivant la pente (p. 105), mais également à l'imbrication de structures forestières sur pente, à laquelle sera consacrée l'une des sections suivantes (p. 112).



## L'ensemble d'avenir

Comme les ensembles structuraux, l'ensemble d'avenir de la parcelle à Mont Belvédère n'est pas homogène. Le profil et le plan (fig. 55 et 56) montrent, à gauche, une zone où les arbres d'avenir sont clairsemés comme au Plateau de la Douane, une autre à droite, où leur densité rappelle la forêt à Crique Grégoire, et enfin, une zone médiane, autour du chablis, où se produisent des phénomènes de réitération même chez les arbres d'avenir.

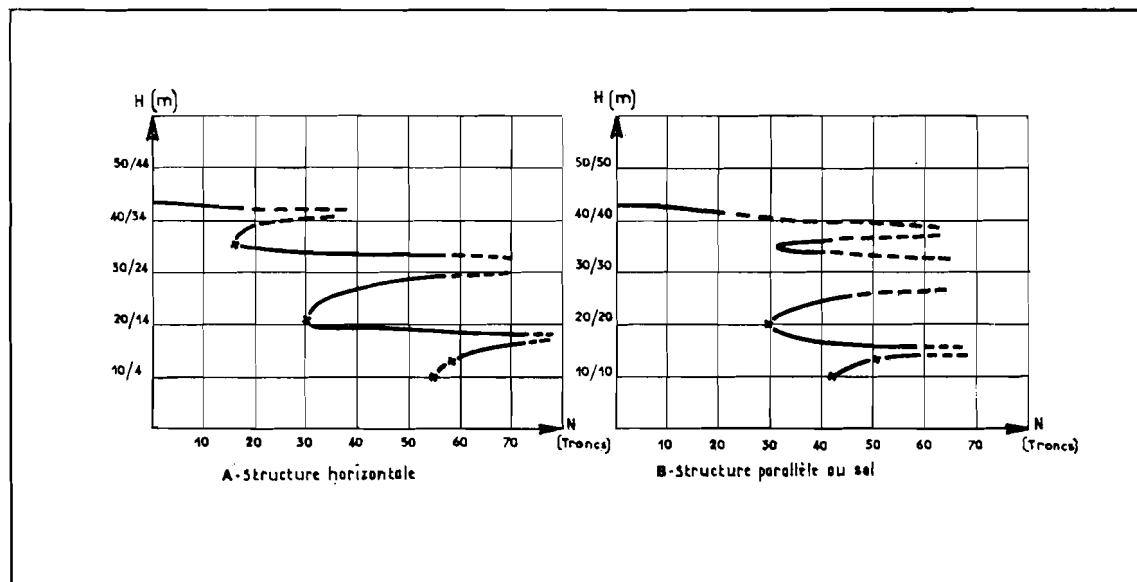


FIG. 57. — Graphique du nombre de troncs initiaux et réitérés en fonction de la hauteur. Trait continu : nombres comptés ; trait discontinu : nombres très élevés, impossibles à compter, aux niveaux des ensembles structuraux. Les paires de chiffres de hauteur se rapportent à la paire d'échelles des deux côtés du profil (fig. 55).

A : Comptage des troncs selon des niveaux horizontaux.

B : Comptage suivant des plans parallèles au sol. Les ensembles structuraux sont horizontaux : leur image est brouillée sur le graphique B.

La zone entourant le chablis apporte un phénomène nouveau. L'ensemble d'avenir n'est pas seul impliqué : des arbres traumatisés et des arbres du présent participent également à l'abondante réitération à la suite d'une mobilisation générale de méristèmes.

## L'ensemble infrastructural

Une couche d'éclosion intense se trouve sous la surface en entonnoir du chablis. La direction de la croissance axiale dans ce trou est liée à la forme de celui-ci (fig. 58) : le schéma, en éventail, des parties supérieures du chablis rappelle le dessin de la végétation ripicole (fig. 59) que nous avons donné ailleurs (1972).

Au fond du chablis, où la forêt n'a plus que 8 à 10 mètres de haut, la couche d'activation méristématique va jusqu'au sol. A ce niveau, des germinations s'associent à cette activité. En suivant les parois de l'entonnoir, cette couche s'amenuise, et quand elle atteint l'ensemble structural arborescent II, elle n'a plus que 5 à 6 mètres d'épaisseur et devient horizontale.

Les producteurs de biomasse, exception faite pour le cambium qui occupe une place spéciale, sont les méristèmes et les graines. En produisant la biomasse des végétaux, ils produisent en même temps celle de la végétation. Rappelons que l'architecture arborescente

dépend d'abord du fonctionnement de la graine, ensuite de celui de certains méristèmes dans un ordre déterminé et enfin de la latence d'une autre catégorie de méristèmes. La *cicatrisation* forestière — terme dû à MANGENOT, cité par SCHNELL, 1971 — sur les parois du chablis, montre une intensité spectaculaire qui contraste avec la production de biomasse soutenue mais plus faible dans les cimes des arbres du présent et celle, minimale, des arbres d'avenir, en phase stagnante. Ces modalités de croissance sont dues à une activité différentielle de l'ensemble des méristèmes et des graines dans chacune des zones mentionnées.

Sans activité de ces organes, il n'y a pas de production de biomasse végétale en forêt : ils forment la véritable infrastructure de cette production. C'est pourquoi nous utiliserons le terme d'*ensemble infrastructural* pour l'ensemble de tous les méristèmes et graines actifs ou immédiatement mobilisables dans une végétation.

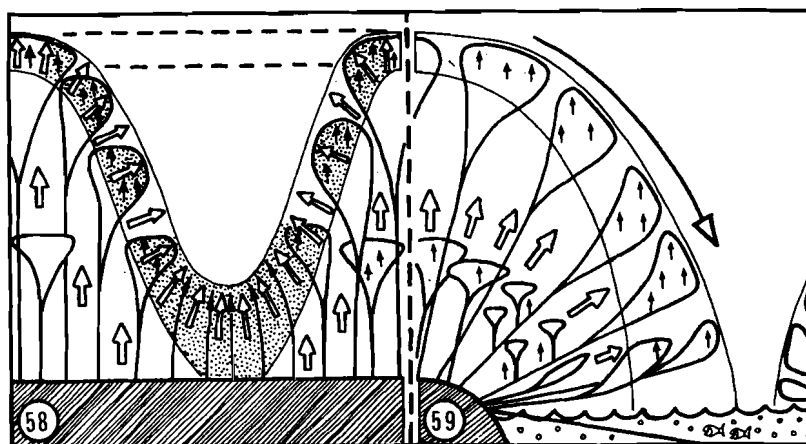


FIG. 58. — Schéma des directions de croissance et de l'ensemble infrastructural dans un chablis. Flèches ouvertes : direction de croissance générale. Flèches étroites : direction de croissance axiale. Pointillé : partie de l'ensemble infrastructural engagée dans la cicatrisation du chablis. Ligne interrompue : forme de cette partie de l'ensemble infrastructural après cicatrisation.

FIG. 59. — La dynamique du changement de la direction de croissance dans la végétation ripicole (OLDEMAN, 1972). Flèche courbe : mouvement perpétué par la chute régulière d'arbres, comparable à un éventail continuellement rabattu vers l'eau. Sur les bords du chablis, le mouvement est contraire, car orienté vers une cicatrisation de la structure horizontale.

L'ensemble infrastructural, à un instant donné, se limite à certaines couches de cette végétation, tandis que d'autres couches, où les organes actifs de production sont clairsemés, doivent en être exclues. Lors d'une perturbation de l'architecture forestière, les arbres, et éventuellement les graines, réagissent : un autre ensemble infrastructural s'établit, tel celui, en entonnoir, à Mont Belvédère.

Dans une forêt intacte à architecture stratifiée, l'ensemble infrastructural, peu spectaculaire, se confond avec les cimes des arbres du présent, où se trouve le plus grand nombre de méristèmes actifs, et avec le sol forestier, où ont lieu la plupart des germinations ainsi que le fonctionnement de méristèmes des plantes à rhizomes, à stolons ou à réitération basitone.

### L'ensemble du passé

Les constituants de cet ensemble, dans le chablis récent et autour de ce dernier, procurent de nombreux exemples de réitération, allant de pair avec la dégénérescence de l'architecture (*Minquartia*, *Lecythis*, cf. fig. 55), mais contribuant à une fermeture provisoire et rapide du chablis : elle est régénératrice pour la forêt.

Sur les bords du chablis, la réitération, dirigée en biais (fig. 58), traduit un comportement ripicole des arbres (*Diptotropis*). Sur des rives, cette situation écologique est permanente et se maintient par des chutes régulières d'arbres dans l'eau (fig. 59). En forêt, des arbres d'avenir en expansion annuleront l'asymétrie en rétablissant l'horizontalité des ensembles structuraux. Les arbres à comportement ripicole aux bords du chablis sont alors voués à l'ensemble du passé, à moins de pouvoir établir une physionomie plus ou moins symétrique par une réitération verticale.

## LA RELATION ENTRE HAUTEURS ET DIAMETRES DES ARBRES

La parcelle à Mont Belvédère contient des arbres dont l'architecture est difficile à analyser. Leur proportion par rapport à la population totale est cependant suffisamment faible pour qu'on puisse dresser le graphique de la relation (H/d).

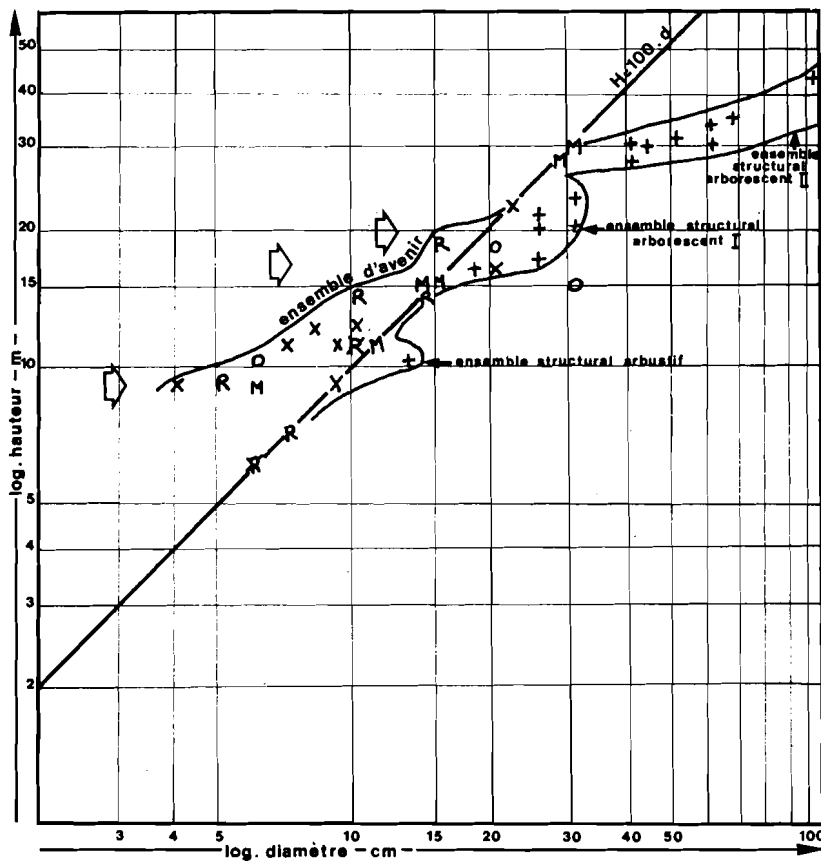


FIG. 60. — La relation entre hauteurs et diamètres des arbres à Mont Belvédère. Les arbres sont conformes au modèle initial (M), régénérés (R), abondamment réitérés (+), à architecture difficile à analyser (x) ou à comportement ripicole (o). Les ensembles structuraux, nettement visibles, ne correspondent pas, quant à leur hauteur, à ceux qu'indique le profil (fig. 55), ce qui tiendrait à la pente. Flèches larges : accumulations de cimes d'arbres d'avenir. L'échelle logarithmique exagère l'ensemble d'avenir et diminue l'ensemble du présent.

Ce graphique (fig. 60) reflète, comme à Crique Grégoire, l'architecture de la forêt. Les arbres conformes au modèle initial sont situés sur la ligne de base  $H = 100 \cdot d$ , à l'exception, de nouveau, d'un arbre poussant dans une cheminée écologique. Les arbres du présent

se trouvent tous à droite de la ligne de base et les arbres d'avenir, à gauche. La forme du nuage montre la position des ensembles structuraux et des accumulations de cimes dans l'ensemble d'avenir.

Le recrutement des arbres à comportement ripicole dans les ensembles du présent, aussi bien que dans ceux d'avenir, est confirmé par la position des points qui les désignent, à gauche comme à droite de la ligne de base. La forêt, peu dense et à ensembles structuraux perturbés, contient beaucoup de trous, mais peu de cheminées écologiques, brèves ou longues : les points indiquant des arbres conformes au modèle initial ne se trouvent presque jamais en dessus de la ligne  $H = 100$  d.

La comparaison du nuage de points avec celui qui concerne Crique Grégoire (fig. 51) ne paraît, par contre, indiquer aucune différence architecturale liée à la situation sur pente de la forêt à Mont Belvédère.

### L'IMBRICATION FORESTIERE

La situation d'une forêt horizontalement stratifiée sur une pente implique l'existence d'une limite à l'extension de l'ensemble structural supérieur, parce que l'écart entre cet ensemble et le sol ne peut excéder la hauteur maximale de la plus grande espèce arborescente. En aval de ce dernier grand arbre, l'ensemble structural en question s'arrête, faute d'arbres pour l'édifier (fig. 61).

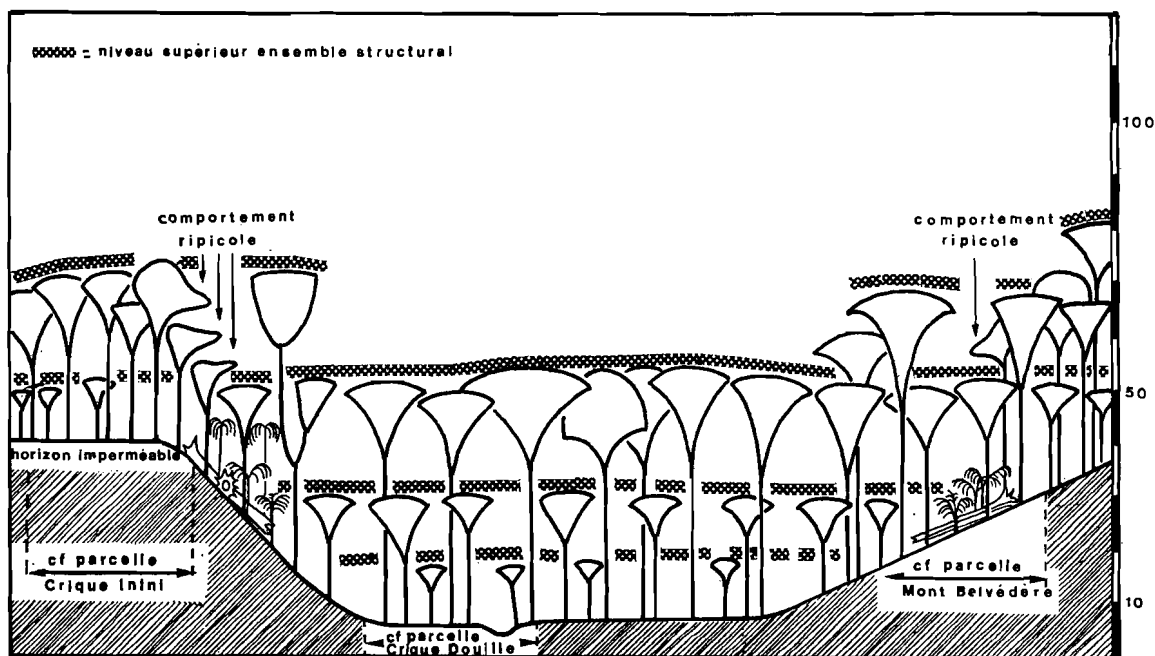


FIG. 61. — Schéma des ensembles structuraux d'une forêt en terrain accidenté. Echelle en mètres. Imbrication de forêts sur pentes ; chablis dans les zones d'imbrication. Les chablis se couvrent rapidement d'un ensemble structural provisoire de Palmiers ; des arbres à comportement ripicole les entourent. Des structures comparables aux parcelles citées dans cette étude ont été marquées (voir chap. 7).

Là où l'ensemble structural supérieur disparaît plus ou moins abruptement, on constate que l'ensemble structural sous-jacent s'enchaîne à l'ensemble supérieur de la forêt située en aval. Cette imbrication se répète à des intervalles dont l'espacement dépend de l'éventail d'espèces arborescentes disponibles et de la raideur de la pente. L'imbrication

forestière sur pentes très fortes est illustrée par SCHNELL (1971, fig. 213 et 214); ses figures, sans définir l'architecture arborescente, donnent une bonne impression physiologique de l'imbrication en situation topographique extrême.

Le nombre d'arbres guyanais pouvant atteindre ou dépasser 50 mètres de haut est réduit à *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), *Goupia glabra* (Celastraceae), et quelques espèces des genres *Couratari* et *Lecythis* (*stricto sensu* - Lecythidaceae), *Terminalia* (Combretaceae), et probablement quelques Légumineuses. Au Surinam, sur le Haut-Maroni, faisant frontière avec la Guyane (fig. 41), une Légumineuse, récemment découverte, peut atteindre 80 mètres de haut; sa position taxonomique reste encore incertaine (TEUNISSEN, 1971, comm. pers.). On trouve cependant une richesse beaucoup plus grande parmi les arbres atteignant 40 mètres de hauteur, que parmi les géants.

La rareté relative des très grands arbres et les risques d'instabilité mécanique, inhérents à leurs énormes dimensions, expliquent qu'ils ne poussent pas en bordures nettes le long de certaines courbes de niveau : la situation réelle, cartographiée, est celle d'une ou plusieurs étoiles irrégulières autour du sommet, sur les pointes desquelles se trouvent des arbres géants (fig. 62). Cette configuration rend l'imbrication forestière mal visible lors d'une observation aérienne, surtout quand le relief est tourmenté.

Les dénivellations assez abruptes du niveau supérieur de la forêt en zone d'imbrication font que les cimes qui s'y trouvent donnent prise aux coups de vent assez violents qui précèdent souvent les averses en Guyane. Aussi trouve-t-on dans les zones d'imbrication une fréquence accrue de chablis par rapport à la forêt sur terrain horizontal.

L'observation de la forêt à Mont Belvédère, en aval et en amont de la parcelle, indique que cette dernière se trouve en zone d'imbrication, située approximativement comme sur la figure 62. Cette position explique en partie ses particularités architecturales (*cf.* p. 114).

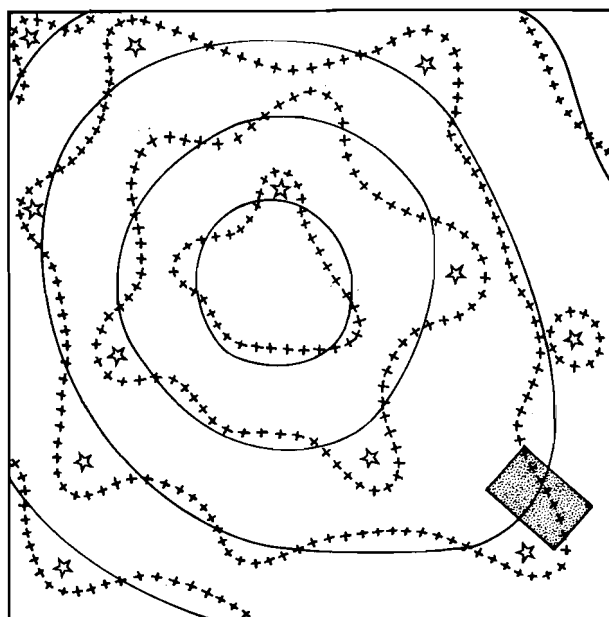


FIG. 62. — Carte schématique d'un sommet de colline avec la forêt qui le couvre. Lignes continues : courbes de niveau équidistantes de 10 m. + + + : limite approximative d'une zone d'imbrication. Etoiles : arbres géants. Rectangle ombré : position d'une parcelle comme celle de Mont Belvédère.

## PLANIMETRIE DES PROJECTIONS DE CIMES

La planimétrie des surfaces estimées des cimes appartenant aux différents ensembles forestiers à Mont Belvédère est résumée sur le tableau sur cette page.

Il est surprenant de constater que, malgré l'architecture assez perturbée et apparemment chaotique de la parcelle, les pourcentages moyens indiquant la proportion de l'écran végétal total, occupée par chaque ensemble forestier, sont du même ordre de grandeur qu'en forêt intacte (*cf.* p. 83 et 99). Les arbres du présent couvrent entre 80 et 100 % de la surface totale, tandis que la densité de la forêt se reflète dans le pourcentage du couvert occupé par les arbres d'avenir, faible (22 %) au Plateau de la Douane, élevé (98 %) à Crique Grégoire, et intermédiaire (48 %) à Mont Belvédère.

SURFACES ABSOLUES	SURFACES RELATIVES
	<i>% surface totale</i>
— <i>Couverte par les cimes des</i>	—
++ ARBRES DU PRESENT	
ensemble struct. arborescent I :	266 m <sup>2</sup> 44 %
dont ripicole : 36 m <sup>2</sup>	
ensemble struct. arborescent II :	213 m <sup>2</sup> 36 %
	+ —————
arbustes	479 m <sup>2</sup> 80 %
++ ARBRES d'AVENIR	50 m <sup>2</sup> 8 %
	288 m <sup>2</sup> 48 %
	+ —————
TOTAL	817 m <sup>2</sup> 136 %
— <i>Surface de la parcelle</i>	600 m <sup>2</sup> 100 %
— <i>Trous</i> non mesurés	

## RECAPITULATION DES FAITS ACQUIS

La parcelle à Mont Belvédère illustre particulièrement l'influence d'un chablis et d'un sol en pente sur l'architecture forestière.

Aux parois du chablis : rupture dans la stratification ; de nombreux méristèmes s'activent à la suite de modifications écologiques qui provoquent aussi la germination de graines sur le sol. Ces processus mènent à la définition d'un quatrième ensemble forestier, l'ensemble infrastructural, qui réunit les méristèmes et graines actifs ou immédiatement mobilisables.

Sur pente, l'ensemble structural supérieur, horizontal, ne peut s'étendre que jusqu'à ce que l'écart entre la voûte et le sol égale la hauteur de l'espèce la plus élevée. Plus bas sur la pente, une autre forêt lui succède : l'ensemble supérieur de celle-ci s'enchaîne à l'ensemble structural sous-jacent de la première. Les deux forêts s'imbriquent ; les zones d'imbriication montrent souvent une fréquence accrue des chablis.

## TROISIÈME PARTIE : LE MODÈLE FORESTIER

RÉSUMÉ. — Que les forêts puissent être décrites en termes d'architecture arborescente, c'est ce que montre la deuxième partie du présent travail. Ces descriptions, ponctuelles dans le temps, suggèrent cependant déjà par leur terminologie l'histoire, donc la dynamique, de l'édification des forêts. Une correspondance fondamentale existe entre cette approche de la forêt et la démarche concernant les arbres, objet de la première partie de la présente étude. L'architecture arborescente représente la forme, visible à chaque instant, et le modèle arborescent rend compte de la genèse de cette forme, en phases architecturales successives. D'une façon analogue, l'architecture forestière comprend la structure immédiatement visible et le modèle forestier, esquissé ci-dessous, décrit la sylvigénèse.

Chaque ensemble forestier (p. 80 - 83) groupe des arbres à un certain stade de croissance, impliquant une certaine activité morphogénétique qui résulte de l'assimilation d'énergie écologique locale. On peut donc également définir les ensembles forestiers, en fonction de cette énergie, par les principaux gradients écologiques influençant l'assimilation.

Ainsi, les arbres du présent fonctionnent sous un éclairage non limitant, mais sous un approvisionnement en eau restreint, tandis que les arbres d'avenir poussent sans restriction hydrique, mais sous un éclairage déficient et dans une humidité atmosphérique réduisant leur transpiration. La réduction de la croissance des arbres du passé ne provient pas seulement du milieu, mais surtout de la dégénérescence de ces arbres eux-mêmes. L'ensemble infrastructural est indirectement lié au biotope : ses méristèmes ont un degré d'activité déterminé par la quantité d'énergie assimilée par les arbres qui les portent. Chez les graines, le tégument traduit l'équilibre énergétique du biotope par une stimulation ou inhibition de la germination. Un cas particulier simple de ces processus est la forêt secondaire monogénérique à *Cecropia* (p. 129).

En forêt intacte, la stratification des ensembles forestiers n'est pas une superposition régulière de couches horizontales simples. Leur disposition réelle est fonction de leur dynamisme, déterminé par un cycle de disparition d'arbres âgés, de leur remplacement par des arbres plus jeunes, auxquels succèdent de nouveaux semenceaux. L'insuffisance des connaissances concernant la partie souterraine du biotope forestier constitue une lacune fâcheuse dont le comblement dépend des progrès de l'étude du système racinaire en milieu équatorial.

Les arbres du présent portent des repères importants marquant la dynamique forestière dans la partie aérienne du biotope. Pénétrant dans une zone riche en énergie écologique, ces arbres commencent une réitération dont une trace persistante est la première fourche, où le tronc initial

a été définitivement relayé par des troncs réitérés. Ces fourches sont des points d'une surface, sous laquelle on trouve, à partir du sol, des couches successives d'herbes, d'arbrisseaux, d'arbustes et de petits arbres. En dessus, il y a successivement des vagues de réitération arborescente, arbustive, en arbrisseau et herbacée. Nous utiliserons le terme de *surface d'inversion* pour de telles surfaces, que nous avons empiriquement trouvées à mi-hauteur à peu près de chaque ensemble structural. L'écart entre la hauteur de la surface d'inversion et la mi-hauteur de l'ensemble structural s'avère significatif pour définir le stade de développement de cet ensemble. Le relevé des surfaces d'inversion permet un diagnostic approximatif mais rapide de l'architecture forestière.

Chez un arbre s'établissant dans son ensemble structural après avoir appartenu à l'ensemble d'avenir, la réitération marque le passage graduel d'une couche de lumière déficiente et d'abondance d'eau, vers une couche à lumière non limitante mais manquant d'eau. Nous désignerons comme *effet de balance* l'expression morphogénétique de cette inversion. La pénétration d'arbres et de lianes dans un ensemble du présent déclenche également l'activation de méristèmes ainsi que le développement de surfaces d'axes massifs, propices à la germination d'épiphytes. Nous suggérons le terme d'*effet de libération* pour une telle mobilisation de méristèmes et de graines, appartenant désormais à l'ensemble infrastructural.

L'effet de balance et l'effet de libération sont dus aux changements du taux de rajeunissement des végétaux impliqués. L'élimination d'arbres âgés et leur remplacement par des jeunes signifient un rajeunissement au niveau de la forêt, très net après un déboisement complet. Ce rajeunissement, si différemment réalisé par l'arbre et par la forêt, obéit pourtant dans les deux cas aux mêmes règles énergétiques, résumées par la courbe de production de biomasse (chapitre 2).

La valeur générale de ce modèle forestier est mise à l'épreuve par sa confrontation avec des cas réels relevés par nous-même en Guyane et par différents auteurs dans d'autres pays et sur d'autres continents.



## Chapitre 6

# Un modèle de la forêt guyanaise

Le modèle forestier présenté sur les pages suivantes ne contient rien de fondamentalement neuf, à l'exception de nos données architecturales et des notions qui en découlent. L'étude de l'architecture forestière, si elle n'infirme rien de ce qui a été trouvé par nos prédécesseurs, permet cependant de considérer les observations existantes sous un jour nouveau, notamment en procurant la base factuelle d'un raisonnement consistant, en termes de stratification forestière. Même camouflée, cette stratification joue un rôle fondamental en forêt : les situations forestières les plus brouillées que nous ayons rencontrées s'avèraient toujours résulter d'antagonismes entre des facteurs écologiques et une production stratifiée de biomasse.

Aussi, le caractère provisoire de notre modèle, signalé plus haut (p. 16) ne réside pas dans son point de départ, l'architecture stratifiée, mais plutôt dans l'intégration de données issues de différents domaines de la Botanique, souvent formulées de telle manière qu'elles ne s'insèrent pas dans le modèle. Leur reformulation, ou, si nécessaire, leur extrapolation, comportent toujours un risque de malentendu ou d'erreur, que nous ne voulons pas dissimuler. C'est sous cette réserve expresse qu'est présenté le chapitre actuel.

### LES STRUCTURES AERIENNES

La figure 63 résume les traits généraux de l'architecture forestière en Guyane qui ont pu être dégagés des profils étudiés. Nous y avons inclus un ensemble structural arborescent III, quoiqu'il soit rarement réalisé.

#### L'ensemble du présent

Le principe d'une stratification forestière déterminée par l'architecture des arbres a déjà été prévu théoriquement par NEWMAN (1954), dans un bref commentaire sur les profils forestiers donnés par RICHARDS (1952). On a vu, dans les pages précédentes, que de telles strates existent effectivement. Nous les avons appelées ensembles structuraux, parce que, contrairement aux strates classiques, découpées intuitivement dans la population arborescente entière, nous les avons définies dans le seul ensemble du présent, en excluant les arbres d'avenir et ceux du passé.

Pendant, les ensembles structuraux ne contiennent pas que des arbres. La zone de réitération en arbrisseau, et en herbe, est aussi le biotope par excellence de nombreux

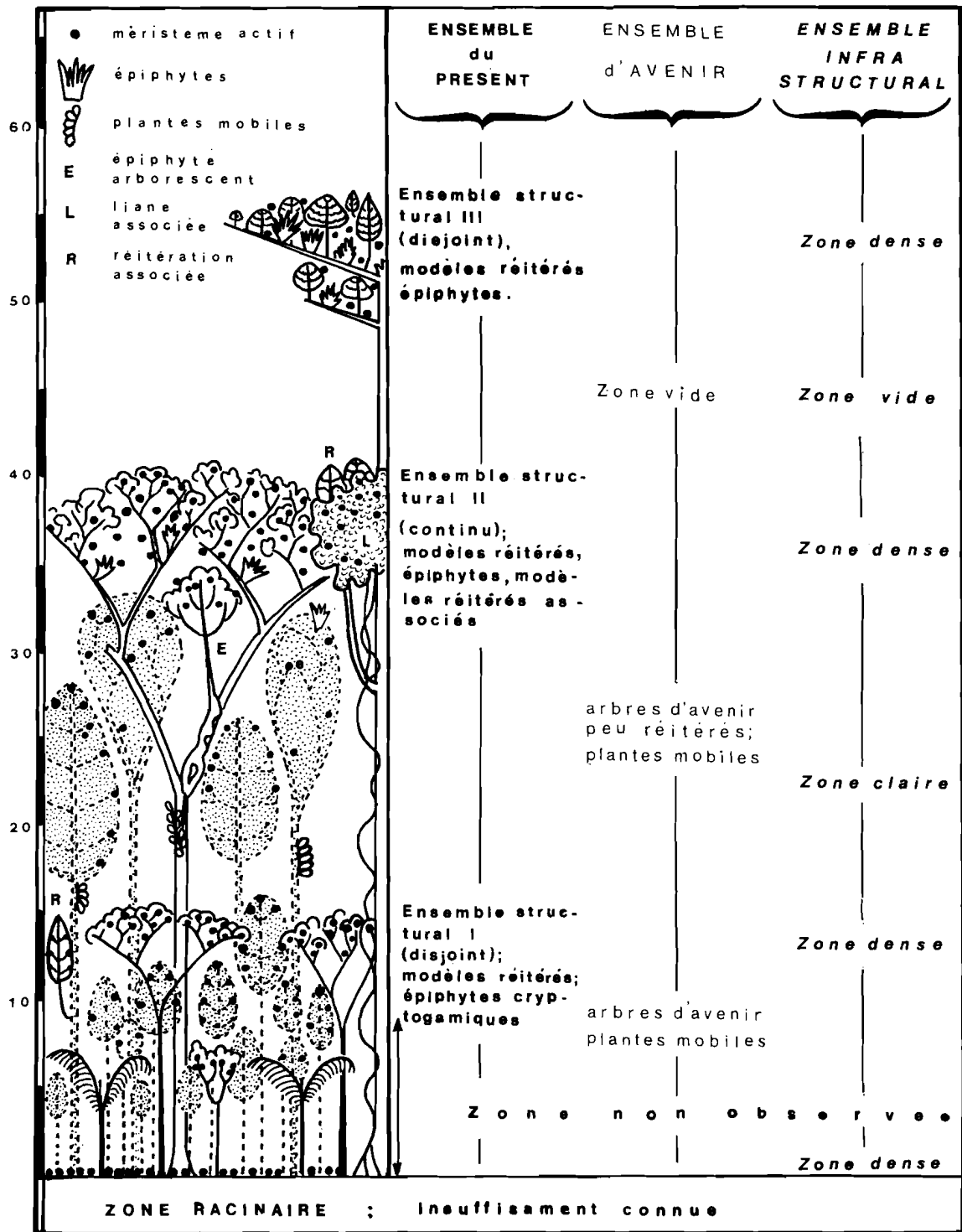


FIG. 63. — Schéma d'une forêt guyanaise avec ses ensembles forestiers. Architecture régulièrement stratifiée. La structure forestière en dessous de 10 mètres a été dessinée approximativement. Explication dans le texte.

épiphytes herbacés ou sous-frutescents. Il y existe aussi une réitération de dimensions réduites des grandes lianes et, le cas échéant, des modèles réitérés latéralement sur des arbres appartenant à un ensemble forestier supérieur.

Tout ce complexe de formes est porté par les axes longs et épais qui, seuls, subsistent des modèles initiaux des grands arbres. Les modèles miniaturisés ou partiels, réitérés par ces mêmes plantes, dépendent, pour leur maintien, de l'apport de sève par les vaisseaux des troncs âgés. Il en est de même pour les épiphytes hétérotrophiques puisant à cette source à l'aide de leurs suçoirs (*cf.* Loranthaceae). Pour les épiphytes autotrophiques, la surface du rhytidome représente l'équivalent d'un certain type de sol sec et riche en matière organique (*cf.* SCHNELL, 1971).

La sécheresse de ce biotope particulier s'exprime dans la xéromorphie des feuilles que tous les auteurs sont unanimes à constater chez les espèces des niveaux supérieurs de la forêt (*cf.* RICHARDS, 1952 ; GESSNER, 1956). Ceci explique pourquoi la plupart des épiphytes des ensembles structuraux supérieurs poussent également très bien dans des creux de rochers, où s'est accumulé un peu de détritus organique, comme c'est le cas sur les parois (savanes-roches) ou dômes (inselbergs) granitiques dominant la forêt (BONARDI, 1966).

La sécheresse des ensembles structuraux ne s'exprime pas encore fortement en bas de la forêt. Les arbres de l'ensemble structural I n'ont pas de xéromorphie foliaire particulière et ne portent que peu d'épiphytes et de lianes associés aux modèles réitérés de petite taille. Dans l'ensemble structural II, le phénomène est déjà très net, et dans l'ensemble structural III les arbres sont souvent caducifoliés. On connaît mal les épiphytes habitant les cimes de ce dernier ensemble — il est séduisant de croire qu'ils s'avéreront appartenir aux formes biologiques propres aux milieux très secs.

La sécheresse des ensembles structuraux peut être expliquée par deux complexes de facteurs énergétiques, d'origines différentes.

L'eau nécessaire à la vie des arbres d'un ensemble structural provient du sol. Malgré d'énormes pertes par évaporation et par écoulement superficiel et souterrain, les précipitations suffisent normalement, en Guyane, pour maintenir l'humidité du sol à la capacité au champ. D'après SCHULZ (1960) et LÉVÊQUE (1967), la réserve d'eau à la disposition des plantes se situe, pour les sols forestiers de l'intérieur des Guyanes, entre 10 et 25 % du volume.

Une forêt comme celle du Plateau de la Douane dispose ainsi par hectare, sur un sol bien structuré d'un mètre de profondeur, et à chaque moment, de 1 000 à 2 500 tonnes d'eau, tout en profitant d'une aération du sol suffisante pour garantir le fonctionnement racinaire optimal, dont nous avons discuté ailleurs (1971). Il en est autrement quand le sol montre une couche imperméable à peu de distance sous la surface : un tel sol est noyé ou assez sec selon les saisons. Quand il se situe au sommet d'une colline, comme à Crique Grégoire, il ressemble à un marécage périodique et suspendu (BRUGIÈRE, 1970, comm. pers.).

ASLYNG (1956) note qu'il existe une corrélation entre la valeur maximale de transpiration et le taux maximal de production de biomasse végétale. L'eau rejetée par les feuilles transpirantes provient du sol, à la fois comme solvant et comme constituant principal de la sève brute, très diluée (p. 53).

Or, quand la cime d'un arbre d'avenir atteint un ensemble structural, elle se trouve au-dessus d'un écran dont elle ne subit désormais plus l'ombrage (p. 83) ; l'éclairement s'intensifie, et les feuilles arrivent à leur maximum d'assimilation (p. 54). Convertie en forme biochimique, cette énergie est exportée et sert à l'expansion morphogénétique, réalisée par les trois systèmes producteurs décrits plus haut (p. 52-56), selon une relation d'amplification réciproque (fig. 30).

Cette amplification se manifeste par une phase de croissance rapide, prenant fin quand l'un des systèmes — foliaire, cambial ou racinaire — atteint son maximum d'expansion. Si c'est la cime qui arrive la première à ce stade, aucune limite absolue n'est atteinte, car, grâce au nombre immense de méristèmes aériens, le système foliaire peut s'étendre jusqu'à ce que son écran intercepteur soit adapté au niveau d'éclairement (*cf.* p. 55). C'est

donc toujours ce niveau, et non pas le système photosynthétique, qui provoque une stagnation de la croissance ; celle-ci peut être reprise lorsque l'éclairement s'améliore. Le seuil d'irradiation pour lequel ce frein est entièrement levé diffère d'une espèce à l'autre, ce qui explique en partie l'existence d'ensembles structuraux à plusieurs niveaux de hauteur.

Lorsque l'irradiation n'est pas limitante, mais que les restrictions sont hydropédologiques, comme celles qui sont inhérentes aux sols comportant un horizon imperméable, c'est le système racinaire qui atteint le premier son maximum d'expansion, donc aussi celui d'assimilation. L'expansion des arbres diminue, définitivement, car les racines n'ont pas de possibilités, en milieu naturel, de pénétrer dans une autre couche pédologique, plus riche en énergie. La fertilité des sols guyanais paraît généralement jouer un rôle subordonné dans ces phénomènes.

Enfin, quand ni la lumière, ni le sol, ni l'eau n'imposent de contraintes à la croissance arborescente, c'est le système cambial qui fonctionnera le premier à son maximum d'expansion, empêchant ainsi toute augmentation du débit de sève et toute entrée supplémentaire d'énergie dans le système foliaire.

Un arbre s'établissant dans son ensemble structural définitif, à éclairement non restrictif, finit donc toujours par voir son expansion diminuer, faute de sève brute, à cause d'un ralentissement de l'expansion ou de l'assimilation racinaires, ou de l'expansion cambiale. Cette diminution de l'apport de sève peut être considérée comme une *sécheresse endogène* de la cime, influençant la réitération, et, accessoirement, les parasites à suçoirs, dans cette zone.

Selon les définitions données ci-dessus (chap. 2), les arbres pénétrant dans un ensemble structural fonctionnent à un niveau de vigueur élevé, car ils montrent un taux de rajeunissement élevé. Une fois établis, leur niveau de vigueur baisse : les tissus contemporains, datant de la phase de croissance rapide, mourront presque simultanément ; cette forte mortalité rattrape le rajeunissement désormais plus lent. Peu à peu, un processus inexorable de freinage réciproque des trois systèmes producteurs s'instaure, qui finit avec la mort des arbres du présent.

Les Créoles, par leur expérience de la brousse, ont compris les liens qui unissent le manque de sève et la mort des arbres : ils désignent un arbre mort ou mourant sur pied par le terme de « bois sec », même s'il subsiste encore quelques modèles réitérés verts dans la cime. La figure 64 représente un arbre mort, sur lequel vivent encore les habitants épiphytes, herbacés et lianescents, de l'ensemble structural.

Si, chez les lianes, on peut admettre l'existence d'une sécheresse endogène comparable à celle des arbres, les épiphytes vivent dans le milieu extérieur de ces ensembles structuraux, le macroclimat, également très sec : il s'agit ici d'une *sécheresse exogène*.

Le biotope sec des ensembles structuraux n'est pas seulement climatique. Dans le complexe d'humidité, de sol et d'irradiation qui constitue l'essentiel de ce milieu, le sol est remplacé par l'écorce morte avec d'éventuels débris d'origines diverses qui s'y accumulent. Ce substrat principalement organique est très peu profond et possède une capacité de rétention d'eau relativement faible. Si nous possédons quelques données sur les « terreaux d'épiphytes », accumulations de débris (SCHNELL, 1971), le caractère du substrat constitué par le rhytidome ne paraît pas avoir été étudié sous les Tropiques, au moins à notre connaissance.

Lorsqu'un arbre meurt sur pied il y a, pendant quelque temps, une amélioration du substrat d'épiphytes par la décomposition graduelle de toute l'écorce et du bois. On observe alors une profusion éphémère d'épiphytes, avant la chute des parties mortes qui les soutiennent et dont elles accélèrent l'effondrement par leur poids. Les morceaux de bois mort couverts de plantes vivantes, que l'on trouve si fréquemment sur le sol forestier, témoignent de ce processus.

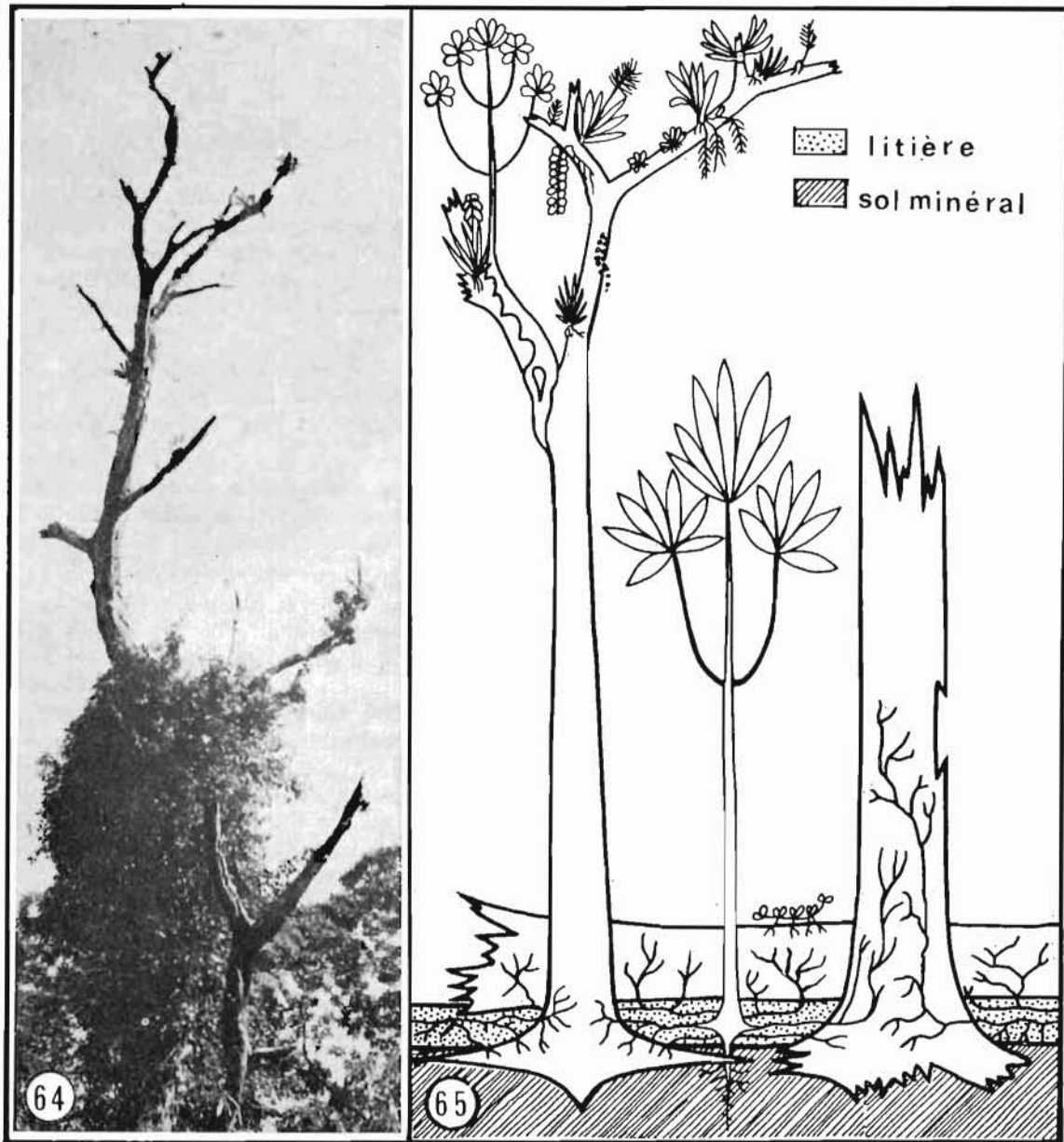


FIG. 64. — « Bois sec » sur lequel prolifèrent les lianes et les épiphytes pendant la décomposition sur pied. Chemin de la Chaumière, Ile de Cayenne, 1972.

FIG. 65. — La mort d'un grand arbre et sa conversion graduelle en litière, passant par un stade où le substrat aérien, très développé par la décomposition du rhytidome et du bois, porte une profusion éphémère d'épiphytes avant l'effondrement de l'arbre. Noter les racines pénétrant dans le tronc mort encore debout.

La décomposition d'un arbre mort rapproche de plus en plus le substrat aérien des épiphytes d'un sol classique, accessible aussi bien aux racines d'épiphytes qu'à celles des végétaux forestiers terrestres qui les entourent (fig. 65).

### L'ensemble d'avenir

Dans l'espace séparant les ensembles structuraux se trouve l'ensemble d'avenir, contenant les arbres conformes au modèle initial, celui-ci étant le plus souvent régénéré. Au contraire, les arbres à réitération abondante caractérisent l'ensemble du présent. La notion d'ensemble d'avenir nous paraît un substitut nécessaire à la notion classique de régénération forestière. Contrairement à celle-ci, l'ensemble d'avenir est défini par l'architecture de ses arbres; le terme n'implique pas une destruction forestière préalable, et il est linguistiquement plus pur, car il ne substitue pas le nom d'un processus — la régénération — aux agents de celui-ci — les jeunes arbres.

Les arbres ne sont pas plus les seuls constituants de l'ensemble d'avenir qu'ils ne le sont de l'ensemble du présent. Outre de jeunes lianes, composées principalement de leurs structures de soutien (p. 87), ce sont surtout les plantes mobiles (fig. 53) qui s'associent aux arbres d'avenir.

L'ensemble d'avenir occupe un biotope humide. L'hygromorphie des feuilles, signalée par divers auteurs comme une caractéristique des zones basses de la forêt sempervirente, en est le symptôme. Comme la sécheresse des ensembles structuraux, l'humidité de l'ensemble d'avenir peut être définie par une composante endogène et une composante exogène.

Les cimes des arbres d'avenir se trouvent à l'ombre d'un ou plusieurs écrans, constitués par les ensembles structuraux. La production du système foliaire de ces arbres sous-éclairés est plus basse que le maximum photosynthétique. Par contre, l'apport de sève à ce système est sans restriction, parce que le système racinaire et le cambium, fonctionnant également en dessous de leurs maximums, peuvent traduire toute entrée accrue d'énergie par une augmentation de leur production. Le maximum réalisable de la production de biomasse dans la cime est ici surtout lié à la transpiration (cf. ASLYNG, 1956). Les feuilles hygromorphes (cf. RICHARDS, 1952) favorisent cette transpiration et montrent même souvent des dispositifs d'élimination d'eau sous forme liquide, telles que les *Treufelspitzen*, pointes d'égouttement (SCHIMPER, 1903). Le mot anglais *sapling*, juteux, indiquant les jeunes arbres dans cette phase de croissance, implique l'*humidité endogène* de ces organismes.

Le biotope dans lequel vit l'ensemble d'avenir montre en outre une *humidité exogène*, conditionnant la croissance des autres plantes de cette zone.

L'eau circulant dans l'ensemble d'avenir arrive, pour la plus grande part indirectement, par l'égouttage des feuilles et le ruissellement le long des troncs. Les substrats organiques d'épiphytes jouent un rôle très subordonné à ces niveaux de la forêt, du fait de la position verticale de la plupart des axes et de leur faible diamètre, réduisant le rhytidome à une quantité négligeable. Seuls les troncs des grands arbres permettent un certain emmagasinement d'eau, relativement peu important.

L'eau qui subsiste sur les troncs devrait s'évaporer rapidement. Or, plusieurs facteurs s'opposent à ce que cette évaporation rapide ait effectivement lieu. L'état de l'atmosphère dans l'ensemble d'avenir les exprime presque tous. D'abord, la position ombragée de cet ensemble implique une irradiation amoindrie et la diminution des mouvements thermiques de l'air (RICHARDS, 1952). La masse d'air sous forêt ne participe en outre que très peu aux mouvements atmosphériques intervenant à l'extérieur de la forêt.

L'immobilité de l'air sous forêt, qui fait que l'on entend de loin les bruits sourds faits par les bûcherons, ou par des chasseurs échangeant des signaux en frappant sur des contreforts, influence tout l'équilibre biologique du sous-bois. CHAPPUIS (1971), dans son étude des chants d'oiseaux du sous-bois en Afrique tropicale, montre que ces chants sont plus graves qu'en savane : tous les sons aigus, dépassant une fréquence d'environ 1 500 hertz,

s'éteignent rapidement et sont donc impropres à des communications lointaines. Un son d'une fréquence de 1 500 hertz ou plus a une longueur d'ondes de 20 centimètres ou moins ; les feuilles en sous-bois ont généralement des dimensions de dix à vingt centimètres. Une interférence entre ces feuilles et les ondes sonores a été avancée pour expliquer les phénomènes acoustiques mentionnés : elle serait peu vraisemblable dans un biotope où l'air n'est pas pratiquement immobile.



FIG. 66. — Rocher quartzique émergeant sous forêt, avec végétation de plantes mobiles. En haut à droite : la Fougère *Asplenium cf. serratum* et en dessous de celle-ci, les petites feuilles de (?) *Heteropsis* sp. (Araceae). Le sabre d'abattis est de 55 centimètres de long. Saül, petit circuit Montagne Bœuf Mort, 1971.

Une forte transpiration charge l'atmosphère du sous-bois en vapeur d'eau stagnante, ne laissant guère de possibilités à d'autres sources d'évaporation, à cause d'une forte réduction du déficit de saturation. Enfin, l'absence presque complète d'irradiation directe fait que l'eau couvrant un objet dans un ensemble d'avenir ne reçoit que très peu d'énergie calorifique, en plus de la chaleur de contact que lui confère le milieu ambiant.

Quand un ensemble d'avenir est mouillé, son dessèchement exige beaucoup de temps, parce que la saturation de l'atmosphère s'y oppose. Sauf en saison sèche, quand ce dessèchement est considérable, on constate l'influence très prolongée de chaque averse suffisamment intense pour pénétrer au travers des ensembles forestiers successifs.

Les données de RICHARDS (1952) concernant l'humidité atmosphérique en forêt confirment ce cas général. CACHAN (1963) a également trouvé une diminution spectaculaire de l'évaporation, en forêt éburnéenne. Elle s'exprime surtout entre 10 et 30 mètres de hauteur, dans la tranche de l'ensemble d'avenir enfermée entre les ensembles structuraux arborescents I et II, et elle se modifie avec les saisons de la façon décrite ci-dessus.

Les plantes mobiles, principales associées autonomes des arbres d'avenir, poussent sous des conditions assez proches de l'hydroponie. Cependant, l'effet saisonnier fait qu'elles sont moins hygrophiles que les végétaux ancrés dans le sol. Comme la plupart des épiphytes (p. 101), les plantes mobiles ne poussent pas obligatoirement sur des substrats organiques. On les trouve aussi sur des rochers émergeant sous forêt (fig. 66) dans le biotope de l'ensemble d'avenir.

### **L'ensemble du passé**

A notre connaissance, cet ensemble n'a pas été considéré jusqu'ici en tant que catégorie forestière. Comme il ne contient que des débris d'arbres, morts ou vifs, mais tous voués à l'élimination, il ne contribue pas aux mécanismes de sylvigénèse qui nous intéressent.

S'ils sont encore vivants, les arbres du passé empruntent leur énergie de croissance à une partie du biotope qui ne correspond pas à celle d'où ils ont été éliminés.

Pour autant que l'arbre du passé soit âgé, ses formes traduisent un équilibre enthalpique (p. 64) avec le milieu précédent, tandis que ses organes jeunes doivent s'adapter d'une part aux parties âgées de l'arbre lui-même et, d'autre part, au nouveau milieu. Un chaos fonctionnel résulte de cette situation, d'autant plus accentué que le changement de milieu a été plus radical.

Si l'ensemble du passé ne participe pas à l'édification de la forêt, il est pourtant utile d'en tenir compte pour l'interprétation de parcelles forestières apparemment désorganisées, car certains arbres du passé compliquent la sylvigénèse. Ils empêchent alors le fonctionnement régulier des autres ensembles forestiers par l'établissement de gradients écologiques divergents, par exemple en produisant une zone ombragée sous leur cime, ou par une concurrence racinaire avec des arbres d'autres ensembles.

### **L'ensemble infrastructural**

Pas plus que le précédent, cet ensemble n'a été distingué dans la littérature forestière dont nous disposons. Il groupe les organes « ponctuels » actifs, producteurs de biomasse : les graines et les méristèmes. Nous en excluons les systèmes cambiaux, ceux-ci étant des surfaces productrices. La figure 67 A montre un ensemble infrastructural en forêt intacte, à comparer avec le graphique du nombre de modèles réitérés en fonction de la hauteur en forêt (fig. 46). Celui-ci est architectural, statique, tandis que l'ensemble infrastructural, dynamique, concerne l'activité de réitération et de germination.



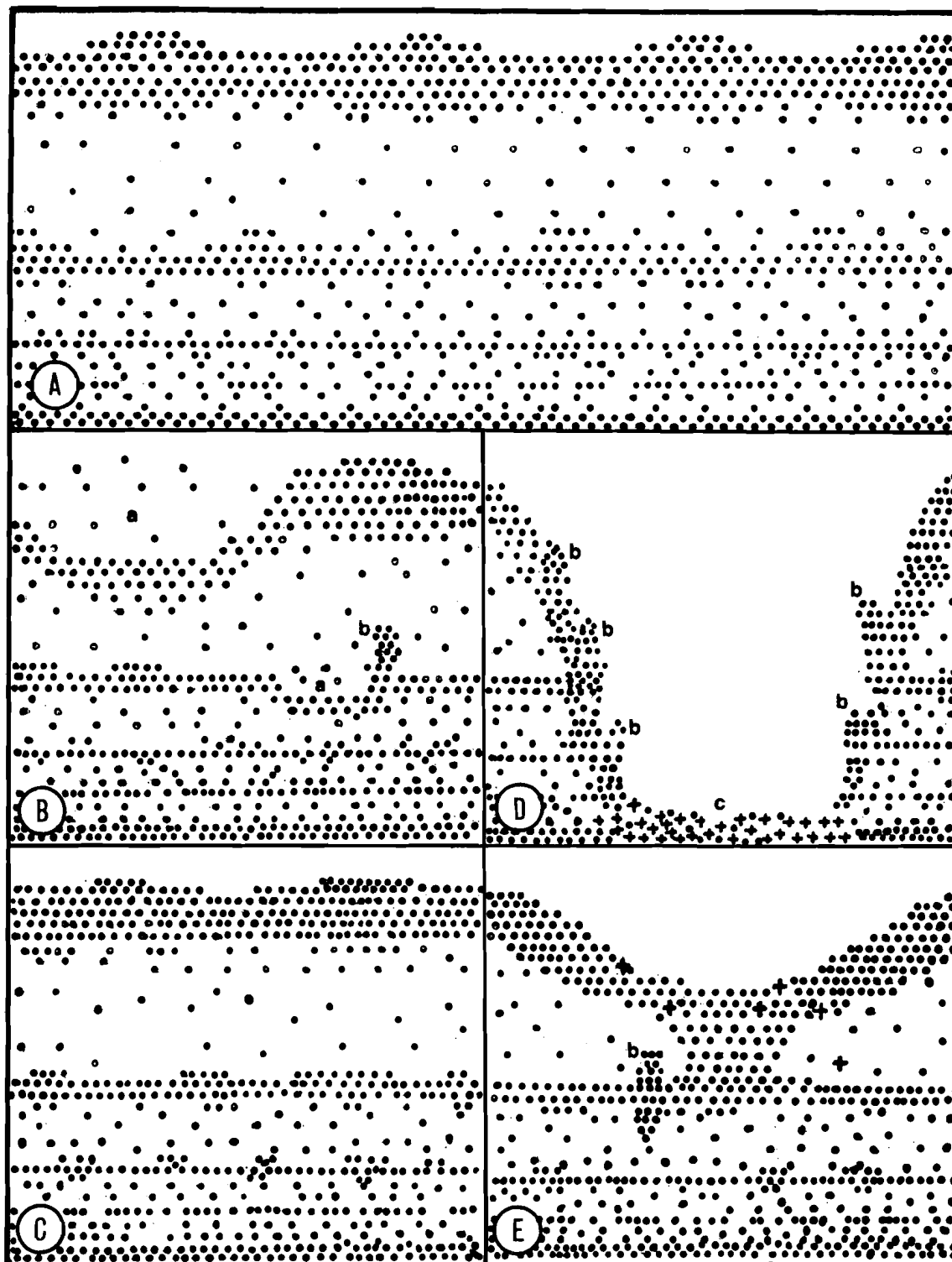


FIG. 67. — Schéma de l'ensemble infrastructural sur une tranche épaisse de forêt, de sorte que les cimes sont peu visibles. Points : méristèmes et graines actifs ; (+) : méristèmes et graines actifs d'espèces héliophiles n'appartenant pas à la flore forestière initiale.

A. — Forêt régulièrement stratifiée.

B. — Déformation de l'ensemble infrastructural. Mort d'un arbre sur pied (*a*) entraînant la mobilisation de méristèmes en dessous ; arbre d'avenir (*b*) perçant un ensemble structural.

C. — Ensemble infrastructural reconstitué.

D. — Enrichissement (*c*) dans un chablis récent, par l'incorporation de méristèmes (+).

E. — Reconstitution de l'ensemble infrastructural avec élimination des méristèmes (+).

Ces deux figures sont les analogues forestiers de la figure 1, architecturale, et les schémas de la page 36, se rapportant au modèle de croissance. Les uns représentent la structure opérationnelle, les autres, en introduisant le facteur temps, l'opération. Nous insistons sur cette distinction, parce qu'elle est fondamentale.

En forêt intacte, l'ensemble infrastructural montre une stratification de couches denses et claires d'activité méristématique et germinative (fig. 67 A). En comparant deux arbres de même espèce et de même hauteur, dont l'un montre une réitération abondante, tandis que l'autre est conforme à son modèle initial, on constate aisément que la cime du premier contient un nombre de méristèmes actifs beaucoup plus élevé que la cime du second. La localisation des zones d'activité méristématique est ainsi définie par l'architecture des arbres de la forêt.

La répartition spatiale de la germination est également définie par cette architecture : la germination sur le sol dépend des modulations qu'elle impose aux gradients écologiques. Les plantes non arborescentes ont leurs biotopes respectifs dans des zones déterminées par l'architecture forestière. La notion d'ensemble infrastructural, dont la définition s'appuie entièrement sur celle des autres ensembles forestiers, n'est cependant pas superflue, parce qu'elle lie l'architecture à la sylvigénèse.

La physiologie de la latence et de la mise en activité des méristèmes et des graines ne se situe pas au même niveau d'intégration que les considérations forestières exposées ci-dessus. Étudiée au laboratoire, elle est formulée en une multitude de renseignements détaillés qui rendraient le modèle forestier très hétérogène (*cf.* p. 11-13). Aussi, WAREING (1966) remarque à propos de la dormance des graines et de la germination : « ... much of the information from physiological studies is not, unfortunately, in the form in which it can be extrapolated to field conditions. », opinion également émise par MAYER et POLJAKOFF-MAYBER (1963).

C'est pourquoi nous limitons à la constatation très générale que l'influence du milieu sur l'activité méristématique est liée à l'équilibre enthalpique de l'arbre portant les méristèmes, et que la germination, ou son inhibition, dépendent aussi d'un équilibre enthalpique, défini en premier lieu par le caractère du tégument. La graine contient habituellement un seul méristème d'axe aérien. La régulation de l'activité d'un méristème dépend, en général, de sa relation avec un régulateur — très grand dans le cas d'un arbre, très réduit dans celui d'une graine — et de l'équilibre enthalpique entre ce régulateur et le biotope. Cette vue s'appuie entre autres sur les travaux de LEOPOLD (1964), CARR (1961) et WHITTINGHAM (1964).

La sylvigénèse peut être décrite en termes de déformation et de fluctuation qualitative de l'ensemble infrastructural.

La déformation est schématisée sur les figures 67 B et 67 C. La sénescence et la mort sur pied d'un arbre du présent (*cf.* p. 65) entraînent l'éclaircissement de sa cime, d'où l'augmentation de l'éclaircissement dans les couches inférieures (fig. 67 B). Les arbres d'avenir qui y stagnaient peuvent alors commencer une phase d'expansion, accompagnée d'une phase de réitération accrue, par la mise en activité de méristèmes faisant désormais partie de l'ensemble infrastructural, et le rendant plus dense. Cet ensemble s'éclaircit ainsi dans la cime mourante et devient plus dense en dessous d'elle.

Ainsi activés, les arbres d'avenir peuvent s'établir dans l'ensemble du présent, ou percer l'ensemble structural éclairci et subir une nouvelle stagnation de leur croissance, sous l'ensemble structural suivant. Dans les deux cas, le résultat est la reconstitution de l'ensemble infrastructural dans sa forme première (fig. 67 C).

Une fluctuation qualitative dans l'ensemble infrastructural se produit lors d'un changement radical de l'architecture forestière, comme c'est le cas dans un chablis (fig. 67 D et 67 E). L'ensemble infrastructural est plus riche à mesure que ses constituants méristématiques appartiennent à un nombre plus élevé d'espèces. L'ensemble infrastructural d'une végétation monospécifique est donc pauvre, et celui de la forêt sempervirente intacte est le plus souvent très riche.

La floristique a été provisoirement choisie comme critère de la fluctuation dans l'ensemble infrastructural, parce que des méristèmes d'espèces différentes montrent incontestablement des fonctionnements différents. Etant donné le nombre très élevé d'espèces en forêt guyanaise, nous croyons cependant que l'écart entre les niveaux d'intégration floristique et forestier est trop grand (p. 13), et que la fluctuation dans l'ensemble infrastructural ne deviendra une notion vraiment opérationnelle que lorsqu'elle sera définie selon des critères biologiques, liés à la performance d'expansion des méristèmes.

Quand, par la chute d'un grand arbre, il se forme un chablis, la forêt reste en apparence inerte pendant une période qu'en Guyane nous estimons à un ou deux mois. Ensuite, l'ensemble infrastructural augmente sa densité sur les parois de l'entonnoir et au sol. En bas, cet ensemble est désormais enrichi des méristèmes d'espèces de végétation secondaire, et latéralement il se manifeste surtout une activité de réitération comparable à celle qui se déploie lors d'une simple déformation de l'ensemble infrastructural (fig. 67 D).

Dans le cas d'un chablis, l'ensemble infrastructural se trouve temporairement enrichi de méristèmes d'espèces autres que les constituants forestiers habituels. Lors d'un déboisement complet, cet ensemble est par contre floristiquement appauvri. Il se diversifie au cours des stades d'une succession de végétations aboutissant au rétablissement d'une forêt sempervirente climacique.

La reconstitution de l'ensemble infrastructural après cicatrisation d'un chablis s'accompagne d'un léger appauvrissement quand les méristèmes des espèces secondaires, temporairement incorporés, sont éliminés (fig. 67 E). Il est difficile de tracer une limite rigoureuse entre le fonctionnement sur chablis, entraînant un enrichissement, et en zones déboisées, occasionnant un appauvrissement de l'ensemble infrastructural. Toujours est-il que la différence entre ces fonctionnements est profonde : l'étude de la succession forestière sur des clairières et terrains déboisés de taille différente au Zaïre (Congo ex-belge) par DONIS (1948) en procure un exemple, formulé en termes phytosociologiques.

L'enrichissement d'un ensemble infrastructural provient de sa composante germinative, tandis que ses déformations sont l'effet de la réitération. L'étude de l'ensemble infrastructural et de ses formes, à un instant donné, permet de définir la production de biomasse forestière liée à l'architecture, à ce même moment ; c'est la sylvigénèse à courte échéance. Des recherches concernant l'ensemble des méristèmes et des graines latents permettraient de prévoir les déformations et les fluctuations qualitatives de l'ensemble infrastructural à plus longue échéance, par exemple lors d'une destruction forestière.

Nous considérons les bourgeons et les graines latents au sein d'une végétation comme un *complément infrastructural*. Son étude ne sera pas faite ici, parce que l'actuel travail ne concerne pas la succession de végétations. Il faut cependant souligner l'importance de la relation entre ensemble et complément infrastructural comme approche des aspects dynamiques de la succession.

La forme de l'ensemble infrastructural contient de l'information sur la production de biomasse dans les différentes couches de la forêt.

Quand cet ensemble est régulièrement stratifié (fig. 67 A), la production est assez homogène, tous les arbres fonctionnant à un niveau de vigueur moyen où le rajeunissement compense, sans l'excéder, la mortalité des tissus âgés (cf. fig. 40). Ce n'est donc pas le taux de production, mais sa répartition, qui est donnée par l'ensemble infrastructural : en forêt intacte, la production est assurée par un nombre élevé de méristèmes dans les couches denses et par un nombre réduit dans les couches claires.

Un ensemble infrastructural irrégulièrement stratifié montre une production accrue, là où la zone dense n'est plus horizontale, comme c'est le cas sous un arbre mort sur pied (fig. 67 B) ; l'augmentation de la production est plus grande à mesure que l'ensemble est plus déformé. Enfin, lors d'un enrichissement ou appauvrissement de l'ensemble infrastructural, ce sont habituellement des espèces héliophiles à croissance très rapide qui interviennent. Dans de telles zones, la production de biomasse est donc très élevée (fig. 67 D).

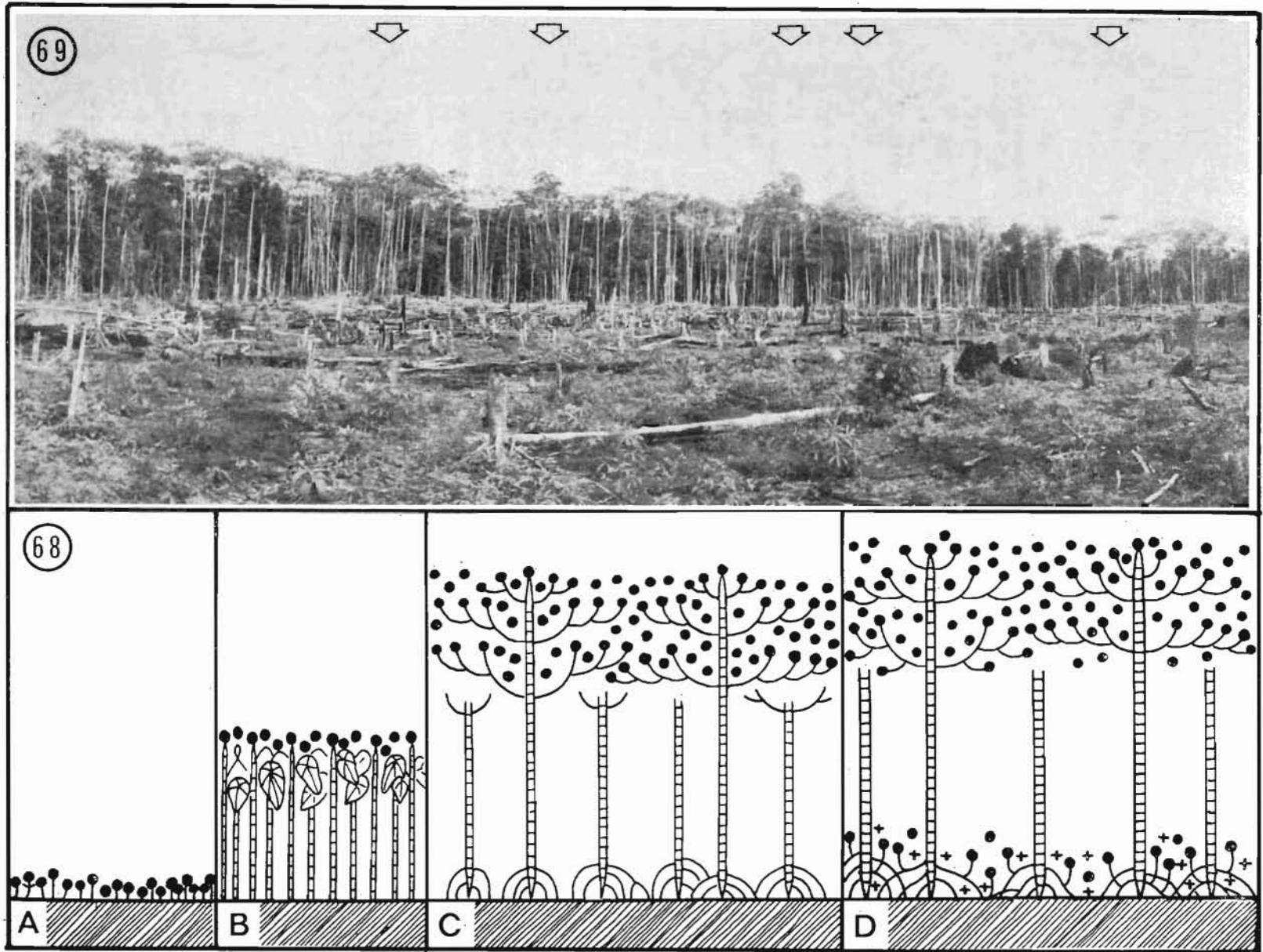


FIG. 68. — Installation d'une forêt de Bois-canon (*Cecropia* sp. pl., Moraceae, modèle de RAUH). A : Ensemble infrastructural sur terrain nu. B : Ensemble d'avenir et ensemble infrastructural. C : Ensemble du présent et ensemble infrastructural. D : ensemble du présent drageonnant, ensemble infrastructural s'enrichissant par l'incorporation de méristèmes d'autres espèces (+).

FIG. 69. — Remarquable uniformité de la forêt secondaire à *Cecropia*, d'environ 20 mètres de haut. Flèches : cimes d'une forêt plus âgée à l'arrière-plan. Photographie WIDE-LUX de 135° ; Saül, abattis au début du tracé Carbet Maïs, 1972.

### Un cas particulier simple : la végétation secondaire à *Cecropia*

Les Bois-canon appartiennent à plusieurs espèces du genre *Cecropia* (Moraceae); les arbres du genre *Pourouma* (Moraceae), que les Guyanais désignent du même nom local, ne seront pas considérés ici. *Cecropia* comporte plusieurs espèces guyanaises, dont la plupart sont indiscernables sur pied, à l'exception de *C. sciodaphila*; elles réalisent toutes le modèle de RAUH (fig. 1), généralement sans réitération (p. 50) ou rarement à réitération dégénérescente (p. 38), de nouveau à l'exception de *C. sciodaphila*, montrant souvent une réitération plus abondante.

Ces arbres constituent en Guyane des forêts monogénériques qui forment la première phase d'une succession reconstituant la forêt sempervirente sur des terrains mis à nu sans que le sol ait été perturbé, tels que les abattis — champs d'agriculture itinérante. Il est important que le sol reste en état, car il contient de nombreuses graines dormantes de *Cecropia* (BUDOWSKI, 1965). Un stock de ces graines est maintenu sous forêt par un renouvellement constant, car les oiseaux frugivores les dispersent régulièrement avec leurs excréments. En ouvrant des jabots de tels oiseaux, nous avons pu constater l'importance dans leur régime des infructescences des Bois-canon, dont les graines occupent jusqu'à la moitié du contenu stomacal.

Lors d'un déboisement, les graines des *Cecropia* sont exposées à l'insolation directe, qui favorise leur germination. Elles constituent alors un ensemble infrastructural isolé de la forêt primaire et situé à même le sol (fig. 68 A). Cet ensemble se déplace vers le haut pendant la première phase de croissance, monocaule, des arbres. Les méristèmes latéraux de leurs troncs restant latents, la végétation se présente maintenant comme un ensemble d'avenir supportant un ensemble infrastructural, mais sans ensemble du présent (fig. 68 B).

Ensuite, l'ensemble infrastructural devient plus dense par la ramification séquentielle des Bois-canon, qui continuent leur croissance jusqu'à une hauteur d'environ 20 mètres, puis atteignent une phase de culmination. Ce sont maintenant des arbres du présent : la forêt comporte un ensemble structural et un ensemble infrastructural, sans ensemble d'avenir (fig. 68 C). L'ensemble infrastructural peut encore devenir plus dense en bas, par le développement de drageons, mais il tendra désormais surtout à s'enrichir par l'incorporation de méristèmes de plantes plus sciaphiles, provenant d'une mobilisation partielle du complément infrastructural à l'ombre des Bois-canon (fig. 68 D).

Le fait que les *Cecropia* poussent dans un biotope tout à fait macroclimatique, recevant la lumière crue du soleil et, pendant longtemps, l'impact direct des pluies sur le sol, est à lier à leur manque de réitération. Dès le début de leur croissance, ces plantes possèdent des méristèmes actifs à très grande puissance d'expansion, rendant possible une croissance très vigoureuse, sans déviation d'énergie morphogénétique vers d'autres méristèmes que ceux qui édifient le modèle initial. Ce mode de croissance a déjà suggéré la comparaison entre les espèces nomades et les mauvaises herbes (p. 80).

La remarquable régularité de la forêt secondaire édifiée par de telles espèces nomades — terme de VAN STEENIS, 1956 A — (fig. 69) est due à l'utilisation complète de la grande vigueur de chaque arbre pour l'édification du modèle arborescent, et à la simultanéité de la germination de tous les constituants de cette végétation.

Dans cette forêt simple, l'énergie utilisée lors de la sylvigénèse, égale à l'énergie libre dégagée directement de l'énergie brute du biotope nu, est aussi identique à la somme de l'énergie d'assimilation de tous les *Cecropia*. L'énergie d'assimilation de chaque arbre est celle que requiert l'édification d'un seul modèle arborescent initial, impliquant l'activité d'un nombre approximativement identique de méristèmes par individu.

Chez *Cecropia*, le cycle morphogénétique ne comprend qu'une seule phase de croissance vigoureuse<sup>(6)</sup>, suivie d'une seule période de transition vers la sénescence, situation différente de celle de la plupart des arbres forestiers qui passent par une alternance de phases de vigueur et de stagnation temporaire avant la sénescence. La simplification de ce pro-

gramme implique pour les Bois-canon l'impossibilité de s'installer dans des ensembles d'avenir sous couvert, ou de se maintenir dans un ensemble structural inférieur.

En forêt au Plateau de la Douane (fig. 42), il existe par exemple, dans l'ensemble du passé, un *Cecropia* en voie d'élimination, ne vivant que par une seule réitération dégénérante à partir d'un méristème terminal de branche.

La forêt secondaire à *Cecropia* procure, dans sa simplicité, un exemple de choix des processus morphogénétiques et sylvigénétiques et de leur enchaînement.

## SYLVIGENESE, GEOMETRIE DES ENSEMBLES FORESTIERS, GRADIENTS ECOLOGIQUES

Les aspects de la dynamique forestière considérés sur les pages précédentes indiquent déjà que les ensembles forestiers, s'ils sont stratifiés, ne sont pas de simples couches horizontales superposées. La figure 70 schématise l'espace réel occupé par chacun des trois ensembles impliqués dans la sylvigénèse. L'ensemble du passé sera provisoirement laissé de côté, sa localisation et les perturbations qu'il provoque étant aléatoires.

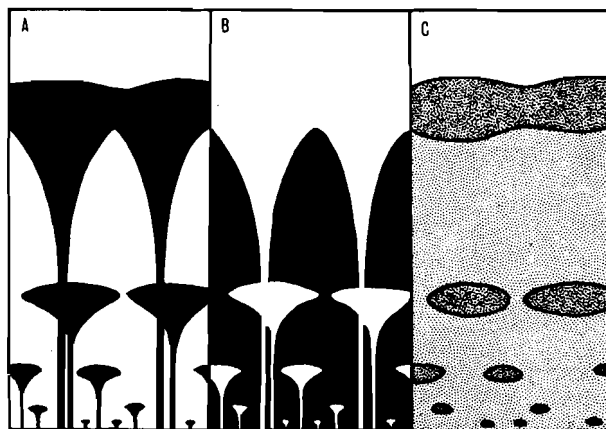


FIG. 70. — Elévation schématique de la géométrie des ensembles forestiers ; ce schéma vaut pour les hautes forêts en général. A : Espace occupé par l'ensemble du présent (en noir), stratifié par les niveaux délimitant les cimes de chaque ensemble structural. B : Espace occupé par l'ensemble d'avenir (en noir), s'excluant réciproquement avec l'espace de l'ensemble du présent. Stratification incertaine. C : L'ensemble infrastructural occupe tout l'espace forestier, mais montre une stratification fonctionnelle de couches denses (fortement ombrées) et claires (faiblement ombrées).

L'espace occupé par l'ensemble du présent, dans lequel nous avons inclus les troncs, rappelle la comparaison classique des poètes entre une forêt et une cathédrale gothique. La stratification s'y exprime par les niveaux supérieurs des cimes de chaque ensemble structural ; ces surfaces ne sont pas horizontales, mais ondulantes. La géométrie verticale de l'ensemble du présent est moins aisée à définir par des lignes et des surfaces simples ; son dessin (fig. 70 A) est plus clair qu'une description.

Nous avons ajouté sur le schéma des ensembles structuraux clairsemés et bas, dont nous soupçonnons l'existence à des hauteurs voisines de 8 à 10 mètres, de 4 à 5 mètres, de 2 mètres, de 1 mètre, de 50 centimètres et encore plus bas. Noyés dans l'ensemble d'avenir, ces ensembles bas seraient mal visibles et peu stables, car dépendant de micromodulations, faciles à perturber, des gradients écologiques. Les hauteurs mentionnées proviennent d'observations occasionnelles, pendant nos missions en Guyane.

Au sein de la forêt, les espaces occupés par les ensembles du présent et d'avenir s'excluent réciproquement. Le schéma de l'ensemble d'avenir (fig. 70 B) représente en élévation des espaces voûtés qui s'interpénètrent par les trous dans les ensembles structuraux. La population des arbres d'avenir s'éclaircit de bas en haut, avec de légères accumulations de cimes dans les zones les plus larges en dessous des ensembles structuraux.

L'ensemble d'avenir est peut-être divisé en couches superposées définies par leur niveau inférieur, qui est le niveau supérieur des ensembles structuraux ; en Guyane, nos données sont cependant insuffisantes pour justifier dès maintenant ce découpage.

L'ensemble infrastructural est constitué de couches horizontales d'une densité alternativement faible et forte en méristèmes actifs (fig. 67). Sur la figure 70 C, le schéma concerne une étroite bande de forêt, dans laquelle les couches denses de l'ensemble infrastructural ne sont pas toutes continues. Ceci est le cas général, les méristèmes appartenant à des cimes séparées (cf. fig. 70 A) ; cependant, il y a lieu de distinguer une stratification, fonctionnelle, dans l'ensemble infrastructural, plus nette que celle, architecturale, des deux autres ensembles.

La configuration des ensembles forestiers est homéostatique (p. 65). Nous examinerons brièvement les modulations des principaux gradients écologiques que déterminent ces ensembles, et qui permettent à leur tour un fonctionnement des arbres tel que l'architecture forestière reste inchangée. Une meilleure définition de ces gradients et de leurs modulations précisera encore le comportement des arbres du présent et d'avenir (p. 117-124).

*LA LUMIERE ET LA PHOTOSYNTHESE* sont liées par une relation exponentielle (fig. 32) : l'efficacité photosynthétique d'une unité de lumière supplémentaire augmente à mesure que l'intensité générale de la lumière diminue. Un écran peu dense en bas de la forêt peut avoir sur la production photosynthétique un effet identique à celui d'un écran plus épais situé plus haut (fig. 71).

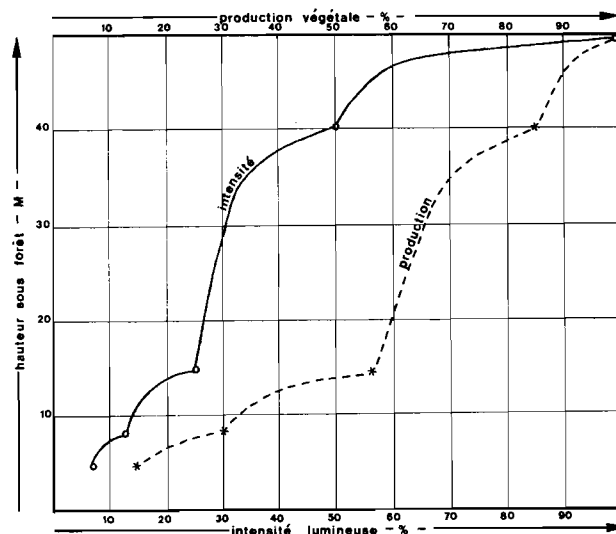


FIG. 71. — Efficacité des ensembles structuraux, régulateurs de la production végétale par l'interception de la lumière ; courbe théorique. Dans une forêt présentant cinq ensembles structuraux à 50 m, 40 m, 15 m, 8 m et 4 m, dont chacun intercepte 50 % de la lumière incidente, ce sont les plus bas qui influencent le plus la production photosynthétique, dont les valeurs ont été empruntées à la figure 32. Un ensemble structural bas clairsemé a le même effet sur la production qu'un ensemble structural haut et dense.

Les publications, très détaillées, sur l'interception de la lumière par des écrans végétaux, concernent principalement des végétations basses et le plus souvent des monocultures, dans lesquelles on peut appliquer un modèle statistique en fonction des feuilles et des axes compris dans l'écran (COWAN et MILTHORPE, 1968 ; MONSI, 1968 ; BONHOMME, 1970). De telles méthodes, impliquant la nécessité de mesurer l'inclinaison moyenne des feuilles et l'indice foliaire, sont techniquement exclues en forêt sempervirente. En outre, elles se placeraient au niveau d'intégration d'une analyse statistique très fractionnée des ensembles forestiers.

C'est pourquoi nous nous bornerons à estimer l'interception de lumière par les ensembles forestiers successifs, à partir des quatre données ci-dessous :

1. La proportion approximative du couvert végétal occupée par chaque ensemble forestier est mentionnée, pour trois forêts différentes, sur les tableaux des pages 83, 99 et 114.

2. L'extinction de la lumière incidente par une cime du présent est de l'ordre de 90 %. Nous avons obtenu cette évaluation grossière en mesurant, avec une cellule photoélectrique ordinaire, la luminosité en terrain découvert et sous les cimes d'arbres du présent, appartenant à 6 espèces forestières plantées en Jardin Botanique au Centre O.R.S.T.O.M. de Cayenne. On sait (fig. 45), que ces cimes, formées près du sol, sont les équivalents architecturaux des cimes formées en haut de la forêt, d'où le postulat de leur équivalence en tant qu'écrans d'interception.

3. Les trois profils forestiers (fig. 42, 49 et 55) donnent la hauteur du niveau supérieur et l'épaisseur approximative de chaque ensemble forestier.

4. La loi de BEER (*cf.* COWAN et MILTHORPE, 1968), stipulant que, lors de la transmission de la lumière au travers d'une couche absorbante, le facteur de transmission varie proportionnellement au carré de l'épaisseur de cette couche, nous donne un critère permettant d'estimer l'évolution de l'intensité lumineuse du haut en bas de chaque ensemble forestier.

En exprimant la lumière à chaque niveau comme un pourcentage de l'insolation totale, la proportion interceptée par chaque ensemble forestier peut être calculée à partir des données 1 et 2, tandis que 3 permet de déterminer la hauteur à laquelle on trouve les pourcentages calculés. Ceux-ci peuvent ainsi être caractérisés par une paire de coordonnées — l'intensité relative et la hauteur —, et portés sur un graphique. Enfin, le critère 4 détermine la forme de la courbe reliant ces points. Le résultat permet de comparer l'extinction de la lumière dans les trois forêts inventoriées (chap. 3, 4, et 5).

Le gradient lumineux ainsi trouvé peut être interprété comme étant la modulation d'un gradient plus simple (fig. 72). Cette modulation résulte de l'architecture forestière et en particulier des ensembles structuraux, car elle est la plus accentuée dans la parcelle où ces ensembles sont les plus nets (Plateau de la Douane). La forme de la courbe simple, sur laquelle la courbe réelle est modulée, paraît être définie par la densité de l'ensemble d'avenir : presque droite quand la densité est moyenne (Mont Belvédère), sa pente augmente avec la hauteur quand cette densité est forte (Crique Grégoire) et diminue lorsqu'elle est faible (Plateau de la Douane).

La forme modulée des gradients de lumière est à comparer aux courbes modulées représentant la croissance d'espèces forestières (fig. 37, et SCHULZ, 1960), que nous avons expliquées par l'entrée des arbres dans des couches écologiques successives abruptement plus riches en énergie rayonnante (p. 66).

Certaines particularités des courbes d'extinction s'expriment également dans les graphiques de la relation (H/d) à Crique Grégoire et au Mont Belvédère. Ces particularités ne peuvent être perçues directement sur les profils, par exemple les hauteurs fonctionnelles des ensembles structuraux à Mont Belvédère (*cf.* p. 111) et le rôle réduit de ces ensembles à Crique Grégoire (*cf.* p. 98).

Notre méthode pour obtenir des courbes d'extinction dépend trop du jugement subjectif de l'observateur sur le terrain et de la personne esquissant le graphique ; en outre, elle



repose actuellement sur l'utilisation de valeurs trop approximatives. La vérification de ses résultats par les recoupements mentionnés ci-dessus autorise cependant des espoirs quant à son application, surtout lorsqu'elle est améliorée.

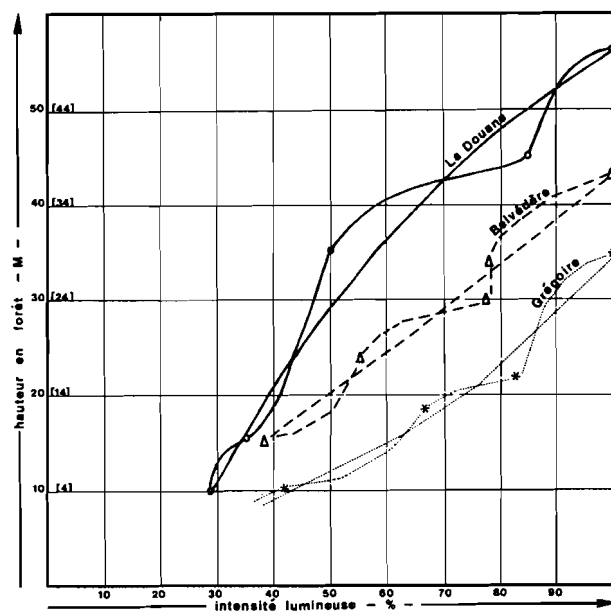


FIG. 72. — Gradients d'éclairement en fonction de la hauteur dans les trois parcelles (chap. III, IV et V). La ligne ondulante est l'intensité calculée selon les critères exposés dans le texte (p. 132), la ligne simple a été dessinée comme base approximative de la modulation. La forme de la modulation est liée aux ensembles structuraux, celle de la ligne simple à la densité de l'ensemble d'avenir. Double échelle pour les hauteurs pour la parcelle de Mont Belvédère (cf. fig. 55).

Il serait possible de l'affiner en concevant des instruments optiques pour observer, avec moins d'erreurs, la périphérie des cimes. D'autre part, les propriétés d'interception des cimes seraient à étudier en jardin botanique afin de lier les méthodes qui se servent de l'indice foliaire à celles utilisant des mesures de cimes, par l'établissement d'échelons intermédiaires : les écrans formés par les arbres conformes au modèle arborescent et par les axes feuillés.

\*  
\*\*

Outre le gradient quantitatif, il existe sous forêt une modification qualitative de la lumière. Les spectres de transmission au travers des feuilles, tels ceux de FORD et NEWBOULD (1971) indiquent que seule une lumière vert-jaunâtre, inutile pour la photosynthèse (FRENCH, 1960), atteindrait le sol forestier si l'irradiation incidente totale passait à travers le filtre foliaire.

En réalité, toutes les analyses de la lumière à des niveaux forestiers bas concordent pour indiquer, plutôt qu'une lumière vert-jaunâtre, un spectre enrichi en rouge et en bleu-violet. SCHULZ (1960), qui cite ces faits, mentionne l'ombre bleu-verdâtre ou bleu rougeâtre observée sous des forêts sempervirentes de toutes les régions tropicales, ainsi que dans les forêts des régions tempérées. Cette apparente contradiction s'explique partiellement si l'on sait que la lumière du jour, non filtrée, pénétrant au travers des interstices de la voûte, est responsable d'au moins deux tiers de l'intensité lumineuse dans le sous-bois (SCHULZ, 1960).

Cependant, l'enrichissement en longueurs d'ondes qui devraient, au contraire, presque manquer dans la lumière du sous-bois, ne peut être l'effet de la lumière du jour seule, ajou-

tant du bleu et du rouge, mais également du jaune et du vert, déjà en excès. C'est pourquoi nous pensons qu'il existe, parallèlement au système foliaire d'absorption sélective, un système forestier de réflexion sélective dans lequel les excédents de lumière vert-jaunâtre sont absorbés.

Les couleurs dominantes des écorces en forêt sempervirente, le gris-clair — c'est-à-dire avec une dominante de bleu très clair ou de violet — et le brun-rougeâtre, constituent une indication dans ce sens, car les troncs et les branches sont de grandes surfaces de réflexion. A notre connaissance, une étude du spectre de réflexion foliaire fait jusqu'ici défaut.

La modification du spectre au cours de l'extinction sous forêt, rendant la lumière des niveaux bas graduellement plus efficace pour la photoassimilation, est une modulation secondaire superposée à celle de la quantité de lumière. Nous pensons qu'elle s'avérera moins importante que dans l'Océan, par exemple, où le rayonnement infrarouge ou de longueur d'onde supérieure est totalement absorbé dans les dix premiers centimètres, le rouge entre 2 et 15 mètres, et le reste du spectre à des profondeurs qui dépendent largement de la pureté de l'eau, mais ne dépassant pas 600 mètres (PERES, 1961).

*L'HUMIDITE ATMOSPHERIQUE ET LA TRANSPIRATION* sont liées par le déficit de saturation (p. 122) et la possibilité de transpirer détermine la production végétale si l'éclairement ne change pas (ASLYNG, 1956). Le gradient d'humidité atmosphérique joue donc un rôle important en forêt.

Nous ne disposons pas de données guyanaises quant à ce gradient. CACHAN (1963) l'a étudié en Côte-d'Ivoire, dans la forêt du Banco ; un profil forestier est donné dans sa publication, mais il n'a pas été relevé en distinguant les ensembles forestiers et ne peut donc être comparé d'une façon rigoureuse à nos profils guyanais (fig. 42, 49 et 55). Cependant, d'après la physionomie des arbres dessinés, la parcelle en forêt du Banco montre une architecture à peu près comparable à celle de la forêt à Crique Grégoire (*cf.* p. 167), avec un ensemble structural arbustif à une hauteur de 10 mètres et deux ensembles structuraux arborescents, difficiles à distinguer, entre 26 et 46 mètres.

Nous avons dessiné le gradient d'humidité atmosphérique dans la forêt ivoirienne d'après les données de CACHAN et DUVAL (1963) : ce gradient peut être interprété, de même que celui de la lumière, comme la modulation d'une courbe plus simple (fig. 73). Le critère utilisé, pris dans CACHAN et DUVAL, est l'humidité minimale moyenne hebdomadaire. Ces auteurs emploient la notion de « résonance de ces minima dans les basses couches de la végétation », qui correspond bien à une modulation du gradient par l'architecture forestière.

Cette modulation est nette, en toute saison, dans la couche forestière en dessus de 10 mètres ; dans les ensembles forestiers plus bas, elle devient invisible sur le graphique lorsque l'humidité atmosphérique du macroclimat diminue. Nous l'avons dessinée comme une micromodulation (*cf.* p. 130), qui devrait cependant être confirmée indépendamment des considérations architecturales qui permettent de considérer son existence comme probable.

*LES AUTRES GRADIENTS ECOLOGIQUES* de la partie aérienne du biotope forestier pourront probablement être traités comme des régulateurs secondaires de la production végétale. Ainsi, le taux de CO<sub>2</sub> atmosphérique stimule la photoassimilation à mesure qu'il est plus élevé (GAASTRA, 1959, cité par HUGHES, 1966), et le gradient thermique influence certainement celui de l'humidité atmosphérique, par l'évacuation d'air humide, plus ou moins prononcée lors d'un transport par convection (CACHAN, 1963). Rappelons que le gradient du spectre lumineux, en modifiant l'efficacité photosynthétique d'une unité de lumière, module le gradient quantitatif d'éclairement en tant que gradient de biosynthèse.

L'architecture forestière et la sylvigénèse des parties aériennes seront considérées par la suite comme liées à deux gradients principaux : le premier concerne l'irradiation et le deuxième l'état de l'atmosphère. Leur modulation primaire est définie par l'intensité lumi-

neuse et l'humidité de l'air en fonction de la hauteur sous forêt ; leurs modulations secondaires et tertiaires par d'autres facteurs seront tacitement admises, mais non explicitées. Ces deux gradients fondamentaux traduisent, dans la zone productrice de chaque ensemble forestier, le niveau énergétique extérieur.

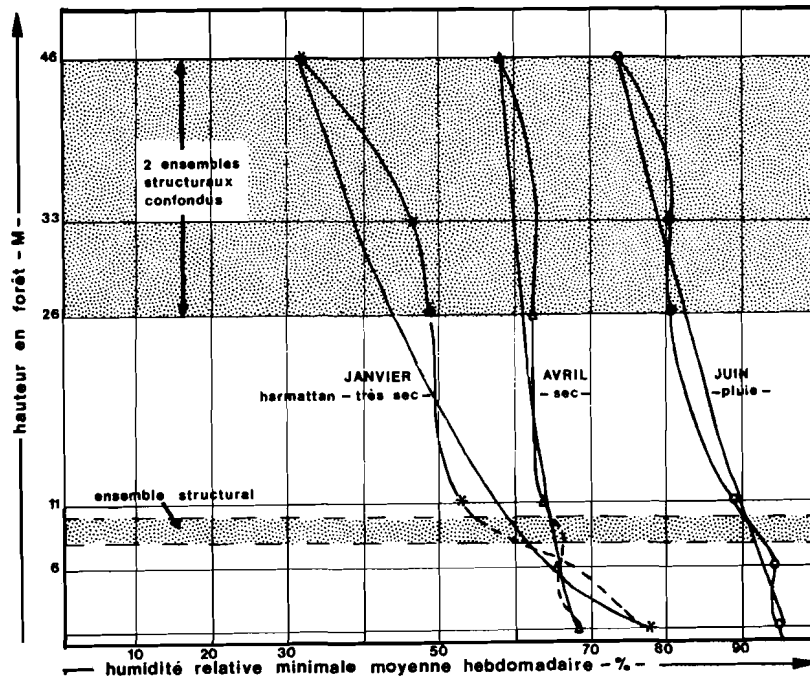


FIG. 73. — Gradient vertical d'humidité atmosphérique en forêt du Banco (Côte d'Ivoire). L'humidité relative minimale moyenne hebdomadaire est modulée en fonction de la hauteur et de l'architecture forestière. La courbe simple a été ajoutée par nous comme base de modulation. En dessus de 10 mètres, la modulation est nette en toute saison ; en dessous, nous avons indiqué une modulation hypothétique, en ligne interrompue, lors de périodes sèches. Le présent graphique a été établi à partir de données empruntées à CACHAN et DUVAL (1963).

## LES STRUCTURES SOUTERRAINES

Il a été stipulé plusieurs fois sur les pages précédentes que les connaissances actuelles du biotope forestier souterrain et de l'architecture racinaire sont très insuffisantes. Aussi n'est-il pas possible d'en donner un exposé cohérent et approfondi, les travaux de JENIK et SEN (1964), KERFOOT (1963), KOZLOWSKI (1971), KUBIKOVA (1967), et d'autres, restant trop fragmentaires et des publications comme celle de Van DONSELAAR-ten BOKKEL HUININK (1966) concernant surtout les herbes, et représentant une approche physiologique selon des critères non architecturaux.

Les données pédologiques classiques indiquent qu'il existe trois gradients souterrains principaux : celui de la fertilité, celui de l'eau disponible et celui de l'air dans les pores. L'épaisseur de la couche contenant la grande majorité des racines se situe, en Guyane, entre 40 centimètres (Crique Grégoire, Mont Belvédère) et 1 à 2 mètres (Plateau de la Douane) : nous attirons l'attention sur le contraste entre cette profondeur réduite et l'énorme hauteur du biotope forestier aérien.

Une régulation réciproque entre les gradients souterrains et le fonctionnement des racines, menant à une homéostasie souterraine, est probable. L'influence de la décomposition de débris végétaux sur la fertilité dans les horizons humifères, l'absorption d'eau par les racines, modulant par ce drainage le gradient d'eau disponible (cf. HUTTEL, 1967), et l'ouver-

ture de nouveaux pores par l'élimination de racines mortes, modifiant l'espace aéré, sont des exemples de telles régulations.

Il est cependant impossible de comprendre la vie de la partie souterraine de la forêt tant que l'architecture des systèmes racinaires n'est qu'imparfaitement connue. Racines pivotantes, traçantes ou fasciculées, portant des radicelles ou montrant des zones pilifères, ce sont là des notions qui ne permettent pas d'apprécier nettement le système racinaire selon des



FIG. 74. — Dimensions de la partie centrale du système racinaire d'un arbre d'environ 40 mètres de haut. Sol alluvial sur le tracé vers Crique Limonade, Saül, 1971.

critères fonctionnels. L'étude des pneumatophores que nous avons publiée ailleurs (1971) ne pouvait s'appuyer sur aucune distinction préexistante et nette entre organes racinaires voués à l'absorption de solutions, à la respiration, à la rhizoassimilation, au transport, à l'ancrage, ou à une combinaison de plusieurs de ces fonctions.

Pourtant, il est improbable que chez des systèmes parfois très étendus (fig. 74) la différenciation fonctionnelle soit limitée au niveau histologique sans mener à la formation d'organes spécialisés. DE GRANVILLE (1970), étudiant les pneumatophores des Palmiers, montre qu'il existe sur ces racines des organes, appelés pneumathodes, spécialisés dans la respiration et disposés, au moins chez certaines espèces, de telle sorte qu'il faudrait parler d'un axe racinaire portant des organes latéraux.

Tant que le système descriptif des racines n'est pas plus rigoureux, l'étude de l'architecture racinaire sera lourdement handicapée ; pourtant, les progrès dans ce domaine, plus que dans aucun autre, conditionnent l'amélioration de notre connaissance de la forêt équatoriale.

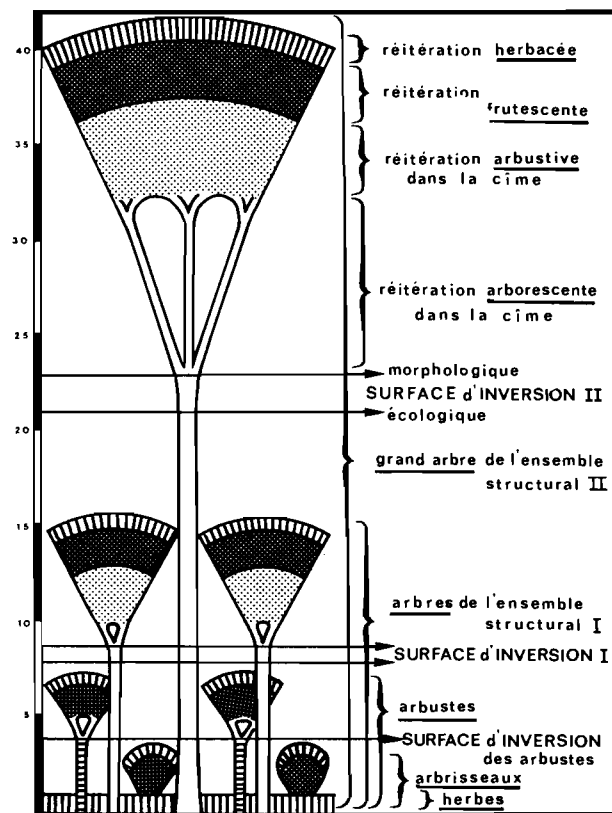


Fig. 75. — Schéma des surfaces d'inversion. Noter le décalage entre les surfaces d'inversion morphologiques et écologiques. Les formes herbacées (hachures verticales), frutescentes (trame sombre), arbustives (trame claire) et arborescentes (en blanc) reviennent à intervalles réguliers en forêt. Explication dans le texte (p. 137). Chez les arbustes les axes entre la trame sombre et le sol devraient être en trame claire (non hachurées ou blancs).

## LES SURFACES D'INVERSION

La figure 70 A schématise l'espace occupé par les ensembles structuraux. L'analyse plus détaillée de ces ensembles montre qu'il existe, en outre, des surfaces abstraites partageant chaque ensemble structural en deux zones superposées, qui s'opposent par les directions

des gradients écologiques et par les tendances morphogénétiques qui s'y manifestent (fig. 75). La surface en question est définie par les points d'inversion des gradients ou des tendances mentionnés, de sorte que nous l'appellerons *surface d'inversion*.

Architecturalement, la zone située en dessous de cette surface comprend successivement, à partir du sol, des couches d'herbes, d'arbrisseaux, d'arbustes et de petits arbres, appartenant à des ensembles structuraux bas. La tendance morphogénétique dans ces ensembles successifs est la réalisation de formes de plus en plus grandes. En dessus de la surface d'inversion, on trouve, l'une après l'autre, des couches de modèles réitérés arborescents, arbustifs, frutescents et herbacés (p. 86 et 44), réalisés par une suite de vagues de réitération. La tendance morphogénétique est ici l'édification de formes de plus en plus petites.

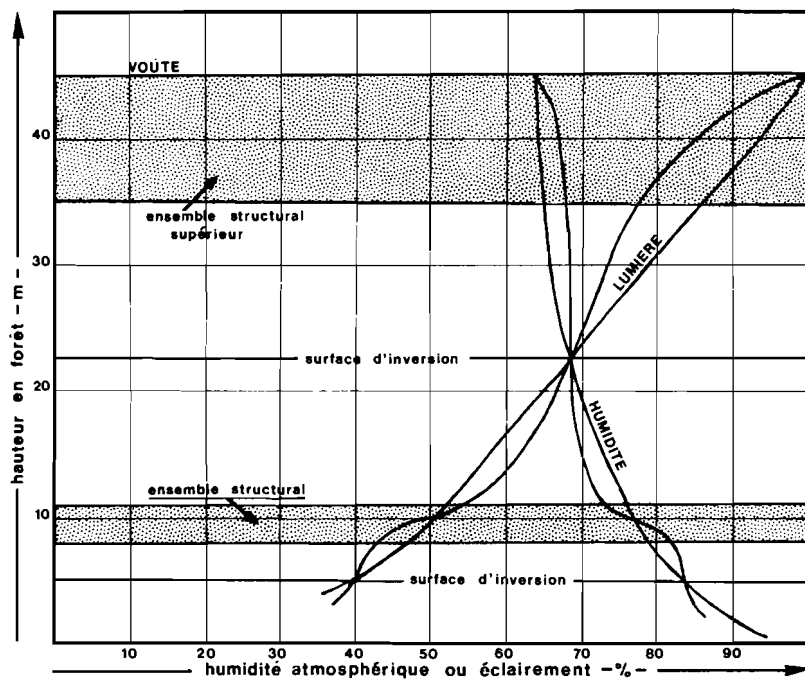


FIG. 76. — Les principaux gradients écologiques avec leur modulation primaire et leur relation avec l'architecture forestière. Les zones à pente forte des gradients modulés correspondent à l'ensemble d'avenir et les zones à pente graduelle aux ensembles structuraux. Le graphique a été composé d'éléments provenant de diverses forêts (fig. 72 et 73); il reste à vérifier dans une seule parcelle.

Ecologiquement, nous pensons que les surfaces d'inversion sont liées aux modulations des deux principaux gradients aériens (fig. 76), chaque ensemble structural déterminant des modifications rapides de ces gradients, tandis que celles-ci sont nettement plus graduelles dans l'ensemble d'avenir. En dessus de la surface d'inversion supérieure, on trouve une demi-phase de modulation; en dessous, l'autre moitié de cette phase est remodulée en autant de phases plus réduites qu'il y a d'ensembles structuraux. Une phase complète se trouve entre chaque paire de surfaces d'inversion voisines.

En comparant différents profils, on constate qu'en forêt régulièrement structurée, sans confusion d'ensembles structuraux et dépourvue d'imbrications sur pente ou de chablis, les surfaces d'inversion sont presque parfaitement horizontales, se situent très près de la mi-hauteur de chaque ensemble structural et comprennent les points caractérisés par les premières fourches des arbres du présent, parce que c'est là qu'a commencé la première vague de réitération arborescente stable (?).

Dans un telle forêt, un diagnostic architectural peut donc être rapidement établi, en relevant les hauteurs des premières fourches chez les arbres à réitération abondante. En

multipliant par deux la hauteur moyenne de la surface d'inversion supérieure, on obtient la hauteur totale de la forêt avec quelques mètres d'incertitude ; la même relation entre la hauteur totale et celle de la surface d'inversion existe dans les ensembles structuraux plus bas. D'après nos essais, la hauteur totale ainsi trouvée excède presque toujours de 2 à 4 mètres la hauteur totale réelle. Nous pensons que cet écart est dû à un retard de la réitération par rapport à la modulation des gradients écologiques.

La surface d'inversion n'est donc pas unique, mais double ; elle se compose d'une surface d'inversion morphologique et d'une surface d'inversion écologique. Celles-ci sont légèrement déphasées, ce qui est tout à fait acceptable dans un modèle qui se fonde essentiellement sur des mécanismes de rétro-information (« feedback ») pour expliquer le déclenchement des différentes phases de croissance chez des organismes lents, les plantes. La sylvigénèse implique la rétro-information parce que l'arbre qui pousse modifie le milieu, dont il change l'information, pour montrer ensuite un comportement conditionné par l'information modifiée du biotope. Ce principe s'illustre bien par le fonctionnement de l'ensemble infrastructural (p. 124).

Dans une forêt à structure dégradée, les perturbations s'expriment dans la forme de la surface d'inversion, définie, comme précédemment, par les premières fourches des arbres du présent, et qui n'est plus ni plane ni horizontale.

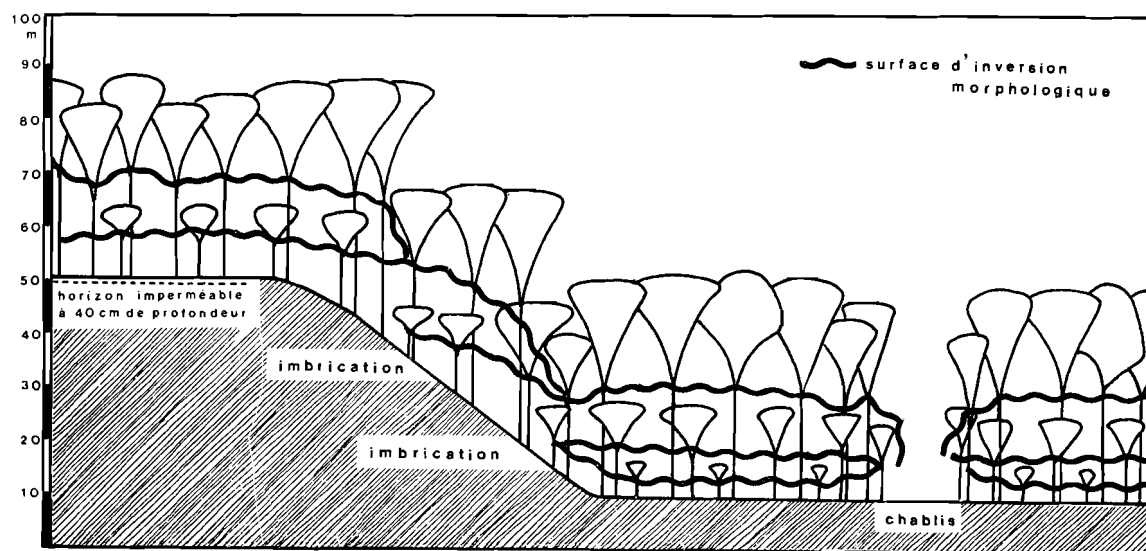


Fig. 77. — La forme de la surface d'inversion et l'architecture forestière. Les ondulations indiquent une architecture imparfaite (horizon imperméable), une imbrication (pente) et un chablis (cf. fig. 49).

La surface d'inversion supérieure s'avère être toujours ondulante (fig. 77) dans des forêts à structure incomplètement réalisée (Crique Grégoire) ou situées dans une zone d'imbrication (Mont Belvédère). Une certaine ondulation de cette surface se manifeste également sur les pourtours des chablis en phase de reconstitution. A flanc de colline, la surface d'inversion montre une pente intermédiaire entre celle du sol et le niveau horizontal définissant l'ensemble structural. Le relevé des surfaces d'inversion ne permet donc pas seulement d'évaluer la hauteur de la forêt, mais aussi certaines particularités de son architecture.

Dans la pratique, le relevé de la surface d'inversion supérieure, seule, est une méthode qui peut donner des résultats rapides pour la cartographie de la végétation. Mesurées, les hauteurs des premières fourches des plus grands arbres du présent, par exemple sur des bandes d'un kilomètre de long et de 10 mètres de large, espacées de 100 mètres, permet-

traient de caractériser la surface d'inversion par des courbes de niveau équidistantes de un ou deux mètres. En les superposant à une carte pourvue de courbes de niveau topographiques, on verrait apparaître la hauteur moyenne de la forêt, et ses zones perturbées, imbriquées ou à architecture déficiente. La figure 62, représentant les zones d'imbrication, illustre ce principe cartographique, quoiqu'elle ne provienne pas d'un relevé de la surface d'inversion supérieure.

### L'EFFET DE BALANCE

Au sein de chaque couche située en dessus d'une surface d'inversion et délimitée en haut soit par la surface d'inversion suivante, soit par la voûte forestière, on trouve une phase de la modulation des gradients principaux (fig. 76). Cette phase comprend une moitié supérieure, où la modulation s'éloigne du gradient simple, et une moitié inférieure, où elle s'en rapproche. Les ensembles structuraux plus bas se divisent en deux moitiés dans lesquelles les modulations se trouvent en dessus et en dessous de la courbe simple. La zone basse se caractérise ainsi par une humidité relativement élevée et un éclaircissement relativement faible, les deux étant assez constants : ce sont là les conditions qui prévalent dans l'ensemble d'avenir (p. 122). La zone haute montre une augmentation rapide de l'éclaircissement et une diminution abrupte de l'humidité, caractères de l'ensemble du présent (p. 117).

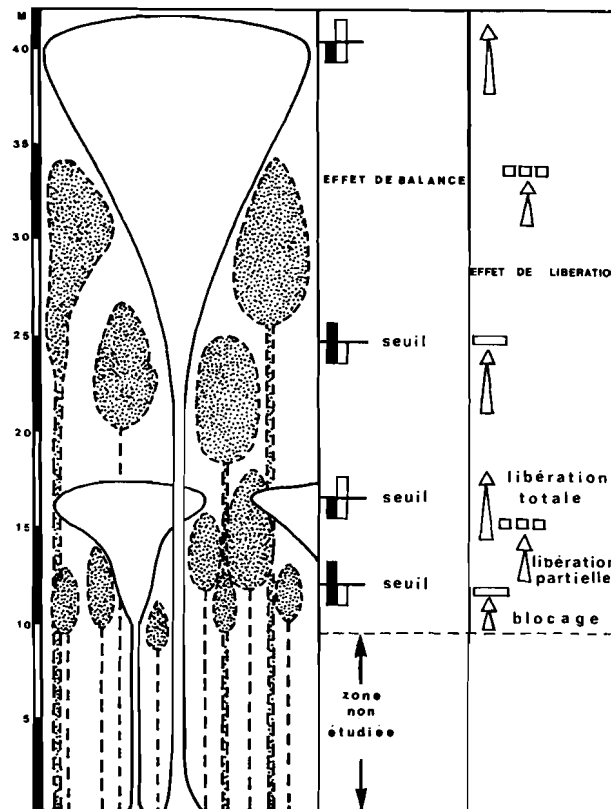


FIG. 78. — Régulation écologique des transits d'arbres d'un ensemble vers un autre. *Effet de balance* : régulation de l'entrée dans un ensemble structural, par inversion de la production à « énergie liquide » illimitée (rectangle noir) et à « énergie verte » restreinte (rectangle blanc). *Effet de libération* (p. 142) : régulation de la mobilisation de méristèmes du complément infrastructural, faisant désormais partie de l'ensemble infrastructural. La libération est d'autant plus complète qu'il y a plus d'« énergie verte ».



On se souvient du comportement des arbres dans ces deux tranches du biotope : ceux d'avenir fonctionnent à photosynthèse limitée, mais sous approvisionnement de sève généreux, et les arbres du présent poussent au contraire sans restriction photosynthétique, mais avec un apport de sève mesquin. Afin d'éviter les périphrases, nous désignerons toutes les formes d'énergie physique et biochimique véhiculées dans la sève sous le nom d'énergie liquide et celles qui sont impliquées dans la transformation directe de lumière sous le nom d'énergie verte.

Les arbres d'avenir fonctionnent avec beaucoup d'énergie liquide et peu d'énergie verte, dans un milieu humide et sombre. Cet équilibre est inversé lors de l'installation de ces arbres dans l'ensemble suivant. Nous appellerons ce changement d'équilibre, essentiel dans la sylvigénèse, *l'effet de balance* (fig. 78), car les deux facteurs, énergie liquide et énergie verte, sont limités par un seuil inférieur, au-dessous duquel la plante n'est pas viable, et équilibrés par les amplifications et freinages réciproques des systèmes producteurs (fig. 30).

L'effet de balance, s'exprimant dans la morphogénèse des arbres, se manifeste également dans les rapports entre les masses des organes impliqués. Une phase à énergie verte limitée entraîne un accroissement compensatoire de la masse des feuilles par rapport à celle des tissus conducteurs, et pendant une phase de carence en énergie liquide la situation est inverse. Cet aspect de la sylvigénèse nous paraît confirmé par l'étude de KIRA (1964, cité par MONSI, 1968), qui a déterminé la relation entre le poids sec des axes et celui des feuilles dans une forêt sempervirente en Thaïlande (fig. 79). Notre interprétation des résultats de KIRA est résumée ci-dessous.

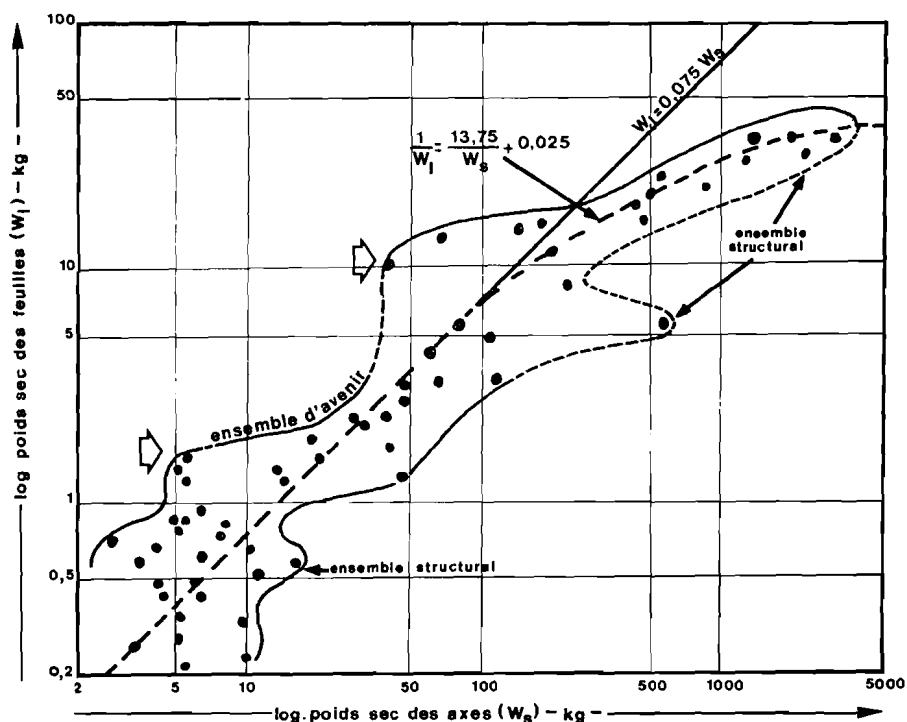


FIG. 79. — Relation entre le poids sec des feuilles ( $W_f$ ) et le poids sec des axes ( $W_s$ ) dans une forêt en Thaïlande. Nuage de points et courbe de régression de KIRA (1964, cité dans MONSI, 1968), ligne de base et contours du nuage ajoutés par nous. La forme du nuage de points, incertaine au niveau des lignes interrompues, montre les ensembles structuraux (petites flèches) et les accumulations de cimes ouvertes en ensemble d'avenir (flèches ouvertes); ces relations de poids sont déterminées par l'effet de balance (p. 140).

La tendance moyenne de la relation entre ces poids, caractérisée par la courbe de régression de KIRA, indique l'effet de balance sur l'épaisseur de la forêt entière; elle se conforme, selon cet auteur, à la formule

$$\frac{1}{W_L} = \frac{13,75}{W_S} + 0,025$$

dans laquelle  $W_L$  est le poids sec des feuilles (weight of leaves) et  $W_S$  le poids sec des axes (weight of stems). En considérant le début de cette courbe, on voit qu'elle est presque conforme à la droite pour laquelle  $W_L = 0,075 W_S$ , fonction que nous avons empiriquement calculée.

Si nous prenons cette droite comme ligne de base et dessinons le contour du nuage de points, le graphique obtenu ressemble de façon remarquable à celui qui rend compte de la relation entre hauteurs et diamètres des arbres en forêt guyanaise (fig. 51 et 60). Les ensembles structuraux y sont indiqués par des maximums relatifs du poids des axes, à droite de la ligne de base, et les accumulations de cimes en ensemble d'avenir se retrouvent dans la forme du nuage à gauche de cette ligne. La forme du nuage de points aurait sans doute été plus régulière si les coordonnées avaient été corrigées en fonction de la densité des bois appartenant aux différentes espèces.

Si la ligne de base est réellement celle que nous avons calculée, et si elle joue le même rôle que dans le graphique (H/d), elle définit la relation entre les poids secs des feuilles et des axes chez des arbres asiatiques conformes au modèle initial. Ceci reste à vérifier par des recherches concernant l'architecture arborescente en Asie tropicale.

## L'EFFET DE LIBERATION

Lors d'un enrichissement ou d'une déformation de l'ensemble infrastructural, une mobilisation de méristèmes se produit dans le complément infrastructural (fig. 67). Décrite en termes très généraux, cette mobilisation s'effectue sous l'influence enthalpique du milieu, traduite par un régulateur et transmise aux méristèmes sous forme d'énergie biochimique utilisable dans la morphogénèse (p. 126).

Nous utiliserons le terme d'*effet de libération* (fig. 78) pour désigner le résultat d'une telle influence sur les méristèmes. L'effet de ce mécanisme lors d'une mobilisation de méristèmes est l'analogie, au niveau infrastructural, de l'effet de balance au niveau des arbres entiers.

Il est probable qu'il existe, entre les zones denses et les zones claires de l'ensemble infrastructural, des couches de transition où de petites améliorations de l'éclaircissement suffisent pour déclencher l'effet de libération. Sur le schéma (fig. 78), nous avons indiqué ces couches par un symbole dénotant une libération partielle.

## ENERGETIQUE DE LA SYLVIGENESE

Nous devons à KIRA et SHIDEI (1967, cités par ODUM, 1969) un graphique de la production de biomasse au cours d'une succession forestière de cent ans (fig. 80 A). Les paramètres mesurés par cet auteur sont la biomasse totale, la production biochimique brute et la respiration; la différence entre les deux dernières est la production nette d'énergie d'assimilation. Chez un arbre, l'énergie d'assimilation est liée à l'énergie d'expansion selon les relations exposées sur les pages 64 et 65; de la même façon, l'expansion de la forêt dépend de son assimilation parce que le flux énergétique en forêt est la somme des flux énergétiques chez tous ses constituants végétaux. Nous ne tenons pas compte ici de l'influence des animaux qui s'exprime probablement, surtout lorsqu'elle est saisonnière, par une simple modulation de la courbe de biomasse.

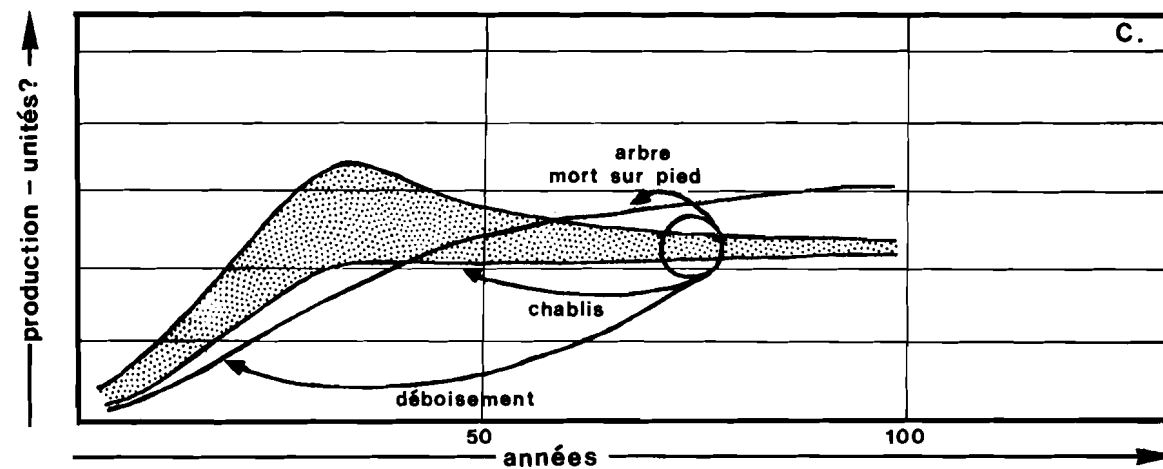
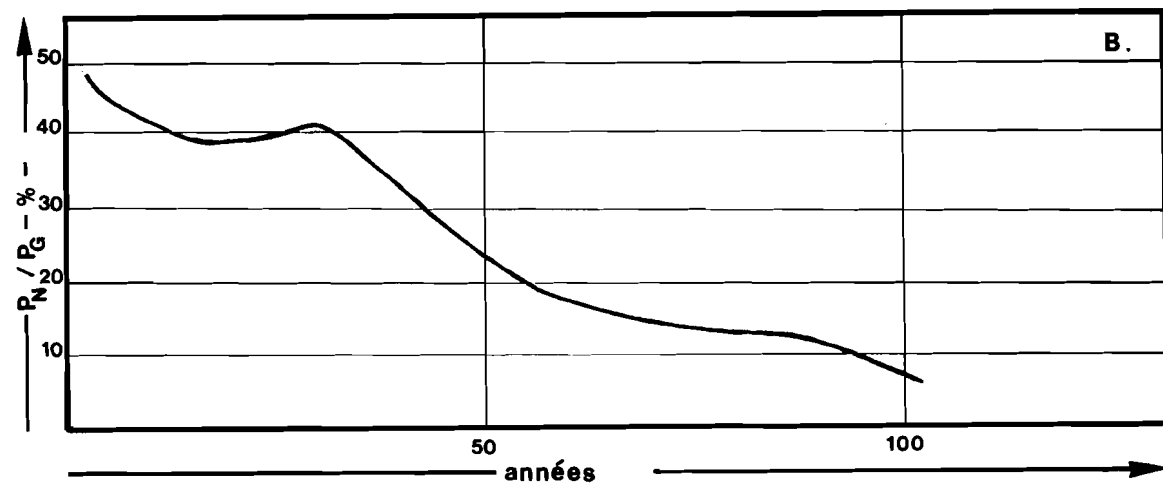
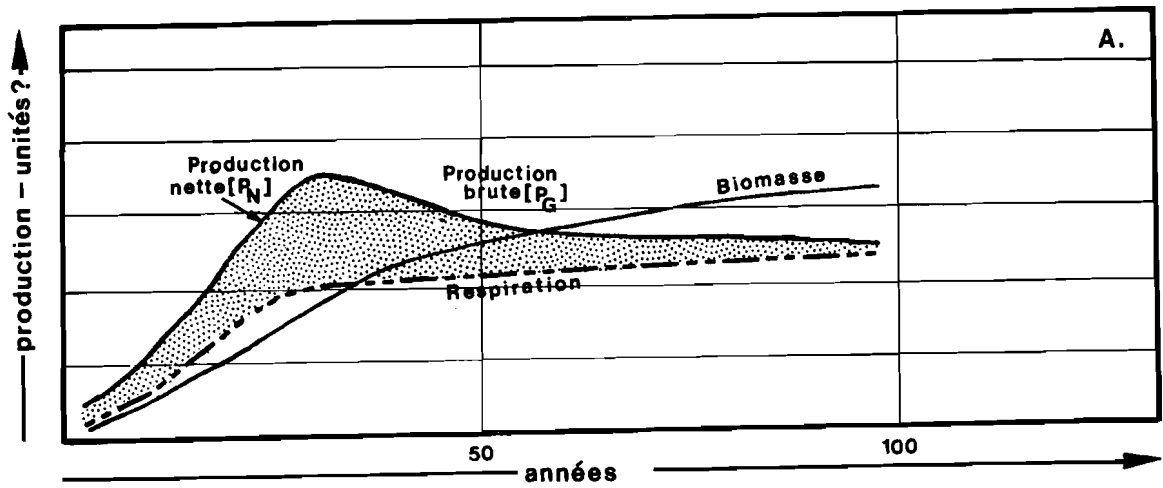


FIG. 80. — Production forestière et énergétique. A : Courbes d'assimilation, selon KIRA et SHIDEI (1967, cités par ODUM, 1969). B : Rapport entre la production nette, qui mesure l'énergie libre, et la production brute, qui mesure l'enthalpie. C : Énergétique du rajeunissement forestier, à comparer avec fig. 34 à 39. Les courbes 80 B et 80 C ont été établies ou modifiées par nous.

Les courbes de KIRA et SHIDEI concernent une succession de forêts à partir d'un biotope nu. Nous avons calculé la relation entre la production nette, mesure de l'énergie libre d'assimilation, et la production brute, mesure de l'enthalpie, parce qu'équivalente à la somme de l'énergie libre et de l'entropie.

La courbe ainsi obtenue (fig. 80 B) montre une forme analogue à celle de la relation entre masse libre et biomasse totale chez un arbre (fig. 35).

ODUM précise que les valeurs de ces courbes à des âges avancés caractérisent l'aboutissement de la succession, la forêt « mûre ». Nous constatons que la prédominance des arbres du présent, tous parvenus au bout de leur courbe individuelle, détermine les valeurs réduites de l'énergie libre dans une forêt âgée, présentant des ensembles structuraux nombreux, intacts et denses. Ceci est résumé par l'ensemble infrastructural, parce qu'il contient les méristèmes producteurs de biomasse arborescente ou forestière. Or, nous avons vu (p. 127) que la déformation, ou la fluctuation qualitative de cet ensemble occasionnait une production accrue de biomasse jeune.

La mort sur pied d'un grand arbre, la formation d'un chablis ou le déboisement complet signifient donc obligatoirement un « recul dans le temps » sur la courbe (fig. 80 C). Il s'agit en effet d'un rajeunissement forestier, les arbres jeunes prenant la place des morts ou des moribonds. Nous ne disposons pas du nuage de points qui a été à l'origine des courbes de KIRA et SHIDEI, de sorte que nous ne savons pas si la production forestière est modulée autour de ces courbes. Dans l'affirmative, le développement d'énergie libre en forêt suivrait une courbe en chapelet<sup>(8)</sup> analogue à celle des arbres forestiers (fig. 39).

La comparaison entre les aspects énergétiques de la morphogenèse arborescente et de la sylvigenèse permet d'établir un fait important : la production de biomasse se conforme aux mêmes règles énergétiques à l'échelle d'une plante qu'à celle d'une végétation. En outre, deux modes de production se correspondent : la production ponctuelle, assurée chez les végétaux par les méristèmes et en forêt par les chablis, et la production sur une surface, réalisée chez l'arbre par le système cambial et en forêt par l'ensemble infrastructural stratifié.

Le parallèle établi n'est que géométrique et énergétique. Nous mettons en garde contre son extrapolation dans le domaine fonctionnel, car les structures, morphologiques en forêt et anatomo-histologiques chez la plante, ainsi que les mécanismes, respectivement écologiques et physiologiques, ont peu en commun. Seul, l'ensemble infrastructural constitue un lien fonctionnel entre les arbres et la forêt.

## Chapitre 7

# Contrôle du modèle forestier

Le modèle forestier proposé dans le chapitre précédent peut être confronté avec des relevés de forêts établis selon la méthode décrite. Ceci a été fait pour les trois parcelles guyanaises présentées ci-dessous.

Le plus souvent, la confrontation avec des relevés trouvés dans la littérature botanique ou forestière ne peut être que partielle, car, généralement, il manque de données architecturales qui sont la base de notre approche. Ce problème est moins grave quand il s'agit de profils détaillés, sur lesquels les arbres ont été dessinés d'après nature avec une précision allant jusqu'au niveau de la réitération arbustive ou frutescente, comme c'est le cas chez N. HALLÉ, LE THOMAS et GAZEL (1967) ou LINDEMAN et MOOLENAAR (1959). Très stylisés, les profils donnés par DAWSON et SNEDDON (1969) et par CHAPMAN et WHITE (1970) fournissent encore des points de comparaison, tandis que chez TAKEUCHI (1961, 1962) la qualité des profils varie entre celle d'un dessin détaillé et d'une esquisse physionomique. Les profils forestiers de la plupart des autres auteurs que nous ayons vus doivent être classés dans cette dernière catégorie.

Les possibilités de confrontation entre notre modèle forestier et la réalité forestière dépendent donc surtout des caractéristiques des documents dont nous disposons. A l'exception des trois profils guyanais, comparables au modèle, nous utiliserons les autres pour expliciter les facteurs à la vérification desquels ils se prêtent.

Le lecteur s'étonnera peut-être du nombre important de relevés évoqués ci-dessous. Il nous a semblé qu'une assise bibliographique aussi large était à peine plus que le minimum indispensable afin de ne pas trop appauvrir l'image de la réalité.

### EXEMPLES GUYANAIS

#### La forêt à Crique Douille (fig. 81, 82)

est située près de Saül (fig. 41), dans un *flat*, terrain bas en bordure de cours d'eau, où le niveau phréatique oscille, selon les saisons, autour de celui du sol. Ce sol, typique de tels terrains (BLANCANEUX, 1972, comm. pers.), est hydromorphe, possède une texture grossière — avec 25 % de refus — à partir de 40 centimètres de profondeur et un gley à 80 centimètres, tandis que son acidité est peu marquée — pH entre 5,2 et 5,7 — à cause d'une remarquable richesse en calcium et en magnésium.



FIG. 81. — Profil d'une parcelle de forêt de 20 × 30 m dans la région de Saül.  
Convention comme fig. 42. Explication p. 145-150.



FIG. 82. — Plan de la parcelle de fig. 81. Convention comme fig. 43.



FIG. 83. — Cime d'un arbre du présent géant (*Hura crepitans* — Euphorbiaceae — modèle de KWAN-KORIBA), de 55 m de haut et de 2 m de diamètre. Noter la profusion d'épiphytes associés à cette cime.



La parcelle inventoriée est particulièrement belle par rapport à la végétation voisine assez claire, constituée surtout d'arbres du genre *Inga* (Mimosaceae), entre 25 et 30 mètres de haut, qui couvre la plupart des flats de Crique Douille.

Les ensembles structuraux, bien marqués (fig. 81), sont des écrans intercepteurs peu puissants. L'ensemble structural supérieur comprend des espèces caducifoliées (*Hura crepitans* - Euphorbiaceae ; *Hernandia guianensis* - Hernandiaceae) et l'ensemble structural I se constitue de deux espèces du genre *Inga*, presque sans réitération et héliophiles.

L'ensemble d'avenir, peu dense, avec, dans ses niveaux supérieurs, des lianes et des arbres à réitération relativement abondante, montre des symptômes d'une luminosité inhabituellement forte.

Cependant, cette parcelle contient quelques-uns des plus grands arbres que nous ayons observés en Guyane, par exemple le Bois-diable (*Hura crepitans*) dont la figure 83 montre la cime chez un individu mesurant 55 mètres de haut et 2 mètres de diamètre, situé en dehors de la parcelle. Cette cime porte de très nombreux épiphytes associés à l'ensemble structural supérieur.

La surface d'inversion supérieure se situe trois mètres plus haut que la mi-hauteur de la forêt, et la surface d'inversion de l'ensemble structural I est ondulante. C'est la situation inverse de celle que l'on trouve à Crique Grégoire (fig. 49), où c'est la surface d'inversion supérieure qui ondule et la surface d'inversion sous-jacente qui détermine la hauteur de la voûte.

La profondeur du sol à Crique Douille ne paraît pas imposer de limites aux racines, mais leur fonctionnement y est périodiquement gêné par les inondations qui provoquent une situation souterraine anaérobie. Dans ce contexte, notons que c'est vers la fin de la saison des pluies que les feuilles tombent (p. 70). Contrairement à ce qui se produit à Crique Grégoire, les restrictions pédologiques de l'activité racinaire varient avec les saisons et ne sont pas constantes.

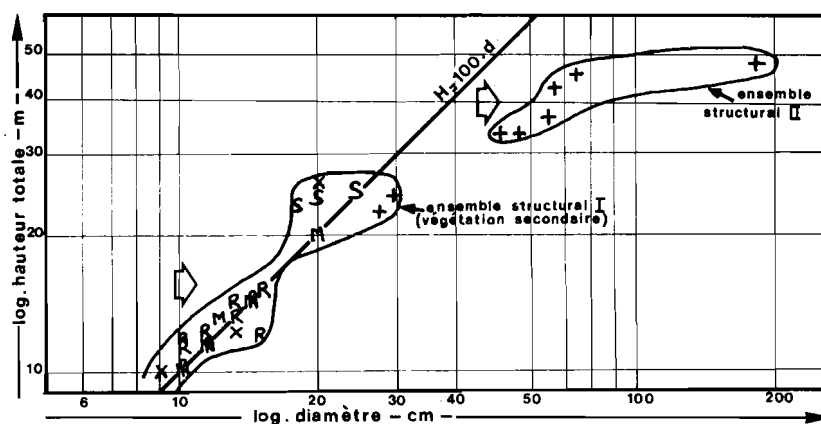


FIG. 84. — Relation entre hauteurs et diamètres des arbres de la parcelle à Crique Douille. Convention comme fig. 51 ; S = espèce héliophile. Explication p. 150.

La forme des deux surfaces d'inversion dessinées (fig. 81) est à lier à ces facteurs souterrains, à cause de leur influence sur la morphogenèse aérienne. Les espèces de la voûte très différentes de celles des parcelles précédentes, édifient un ensemble structural puissant et régulier, mais dont l'action sur les principaux gradients écologiques aériens reste peu accentuée, à cause de la caducité des feuilles, réduisant périodiquement l'efficacité de l'écran.

C'est pourquoi l'ensemble structural arborescent I comporte des espèces plus héliophiles qu'en forêt réellement sempervirente. Ces espèces font également partie de certaines

végétations secondaires à architecture proche de celle de la forêt à *Cecropia* (p. 129). A Crique Douille, la présence d'*Inga* dans l'ensemble d'avenir indique que la germination de ces arbres n'a pas été simultanée, d'où un ensemble structural de hauteur variable à surface d'inversion ondulante.

La forme hémisphérique des cimes de l'ensemble structural II, rappelant des cimes en terrain découvert (p. 49), souligne la modulation peu accentuée du gradient lumineux par les grands arbres du présent.

Le graphique de la relation entre hauteurs et diamètres des arbres (fig. 84) confirme l'architecture décrite. Il montre deux nuages de points, disjoints, dont le plus élevé peut être interprété comme une forêt haute à cimes peu denses — au moins périodiquement — et le plus bas comme une forêt secondaire à *Inga* ne montrant qu'une rare réitération. Pendant le nettoyage du sous-bois, la fréquence d'arbustes à réitération marquée, d'une hauteur de 4 ou de 8 mètres, était frappante : elle indiquait une architecture des couches basses plus accentuée, moins masquée par l'ensemble d'avenir, que sous des voûtes plus denses.

### La forêt à Montagne la Fumée (fig. 85, 86),

située près de Saül (fig. 41) en terrain très tourmenté, à une altitude de 300 mètres, se trouve sur un sol comparable à celui du Plateau de la Douane (p. 75), mais un peu moins perméable, légèrement plus fertile et à rajeunissement modal, car enrichi en limon entre 60 et 80 centimètres de profondeur (BLANCANEUX, 1972, comm. pers.).

L'architecture de la forêt à Montagne la Fumée indique qu'elle est dans une dernière phase de reconstitution sur chablis (cf. fig. 67 E). L'ensemble structural II montre une dépression, dans laquelle se trouvent une cime à comportement légèrement ripicole (Sapotaceae) et un arbre d'avenir, s'établissant en ensemble structural par une réitération abondante (Anacardiaceae). Quelques arbres d'avenir, situés sous cet ensemble structural, sont probablement en train de s'y établir (Rosaceae, Rubiaceae, Sapindaceae).

L'ensemble d'avenir est dense (fig. 86, 87). Il contient une Annonacée indéterminée, conforme au modèle de ROUX et dont la hauteur de 35 mètres égale cent fois son diamètre (cf. p. 50). De tels arbres, poussant en ensemble d'avenir, chez lesquels on ne trouve qu'une réitération exceptionnelle, et qui ne s'installent pas en ensemble du présent, méritent le nom d'espèces nomades sciaphiles. Les espèces nomades de Van STEENIS (1956 A) sont héliophiles, mais se comportent d'une façon analogue, les méristèmes actifs dans l'édification du modèle arborescent possédant dans les deux cas une performance d'expansion suffisante pour suivre les modulations courantes du niveau d'énergie du biotope, à mesure qu'ils fonctionnent (cf. p. 129).

L'ensemble du passé ne contient plus aucune trace visible de l'ancien chablis, ce qui signifie probablement que la cicatrisation de celui-ci a duré plus de vingt ans (p. 97).

Les surfaces d'inversion (fig. 85) traduisent nettement la dernière phase de reconstitution sur chablis. La supérieure est creusée si on la définit par les fourches inférieures de l'arbre ripicole (Sapotaceae) et de l'arbre d'avenir en voie d'établissement (Anacardiaceae); elle est « délaminiée » si l'on tient compte également des fourches suivantes de ces arbres. Dans la partie délaminiée, la lame supérieure rend probablement compte des gradients verticaux actuels — elle se trouve en outre à la mi-hauteur de la voûte —, et la lame inférieure indique peut-être des gradients écologiques qui ont autrefois existé, déterminant alors le mode de cicatrisation. En dehors de la partie dédoublée, cette surface d'inversion se trouve quelques mètres plus haut que la mi-hauteur forestière.

La surface d'inversion I montre un même phénomène de délamination dans la zone de l'ancien chablis. En joignant alternativement, dans les endroits dédoublés, les fourches des lames supérieures et inférieures, on obtient une surface ondulante, déjà signalée comme symptôme d'une architecture incomplètement réalisée, ou perturbée. La surface ondulante est descriptive, tandis que la représentation délaminiée de la surface d'inversion comporte



FIG. 85. — Profil d'une parcelle de forêt de 20 × 30 m dans la région de Saül.  
 Convention comme fig. 81. Explication p. 150-153.

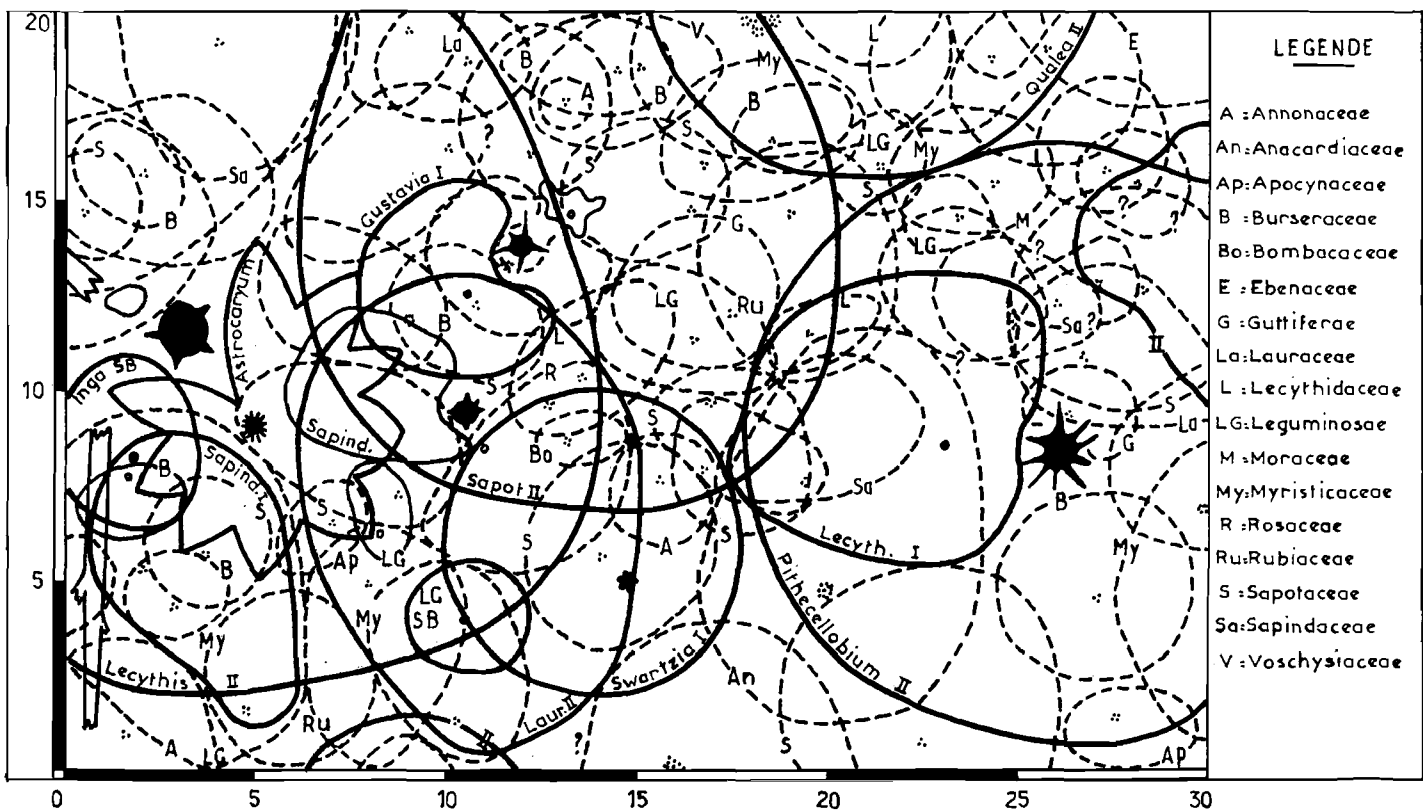


FIG. 86. — Plan de la parcelle de fig. 85.  
Convention comme fig. 43. Explication p. 150-153.

une donnée historique concernant le développement de l'écosystème. L'une et l'autre de ces images d'une même surface d'inversion peuvent servir, selon le but de l'étude particulière, visant l'un ou l'autre de ces aspects de la forêt.

Lors d'un relevé des seules fourches inférieures, tel que nous le préconisons à la page 139, on cartographie les lames basses des zones de délamination. Il est à retenir que, dans une zone à architecture perturbée ou incomplètement réalisée, des fourches situées à des hauteurs différentes, mais appartenant à un même individu, peuvent être utilisées pour la définition d'une surface d'inversion morphologique.

Le graphique de la relation entre hauteurs et diamètres des arbres (fig. 87) reflète l'architecture décrite. La présence de deux arbres conformes au modèle et ayant poussé dans des cheminées écologiques (p. 97) est à lier à la densité de l'ensemble d'avenir (fig. 86).

Comme au Plateau de la Douane, cette forêt contient relativement peu de lianes, d'épi-phytes et de plantes mobiles. La flore arborescente est, par contre, remarquablement riche en espèces (fig. 86).

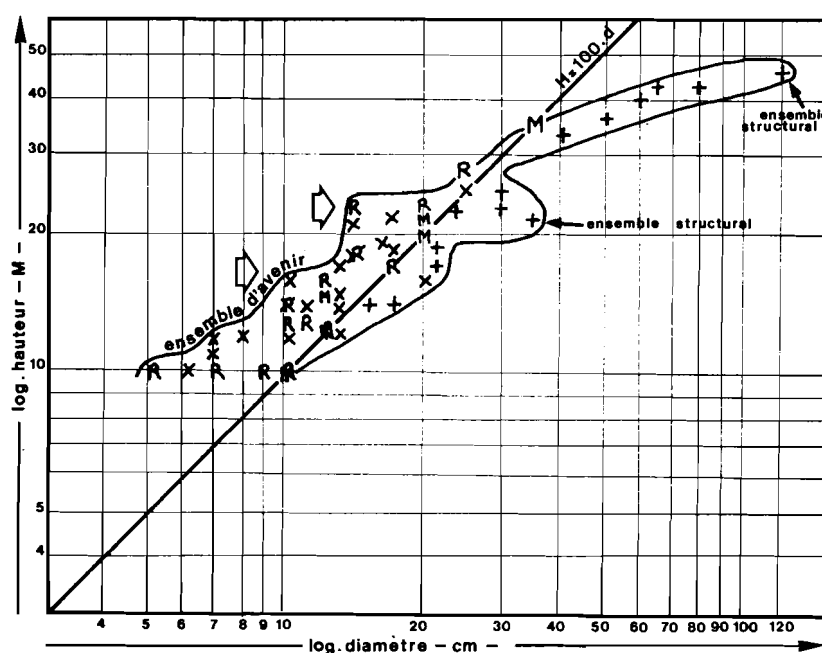


FIG. 87. — Relation entre hauteurs et diamètres des arbres à la Montagne la Fumée. Convention comme fig. 51.

### La forêt sur Crique Grand Inini (fig. 88, 89),

située dans la concession de l'Institut Pasteur, à quelques kilomètres en amont du confluent de la Crique Grand Inini et du Maroni (fig. 41), se trouve sur une roche-mère granitique couverte d'un sol normal pour une telle zone (TURENNE, comm. pers.), dans lequel existe probablement une couche imperméable à faible profondeur (BLANCANEAUX, comm. pers.). Topographiquement, cette parcelle se caractérise par la proximité de fortes pentes sur trois côtés (fig. 89) : la forme de l'éperon rappelle Crique Grégoire (fig. 50), mais il n'y a pas eu de formation de djougoung-pété.

L'architecture forestière est très perturbée. La voûte, à droite du profil (fig. 88), se constitue d'une masse de cimes du présent réunies, soit dans un seul ensemble structural très épais, soit dans deux ensembles structuraux confondus. Le schéma du contexte d'imbrication (inséré en haut de la fig. 88) et le graphique de la relation entre hauteurs et diamètres (fig. 91)

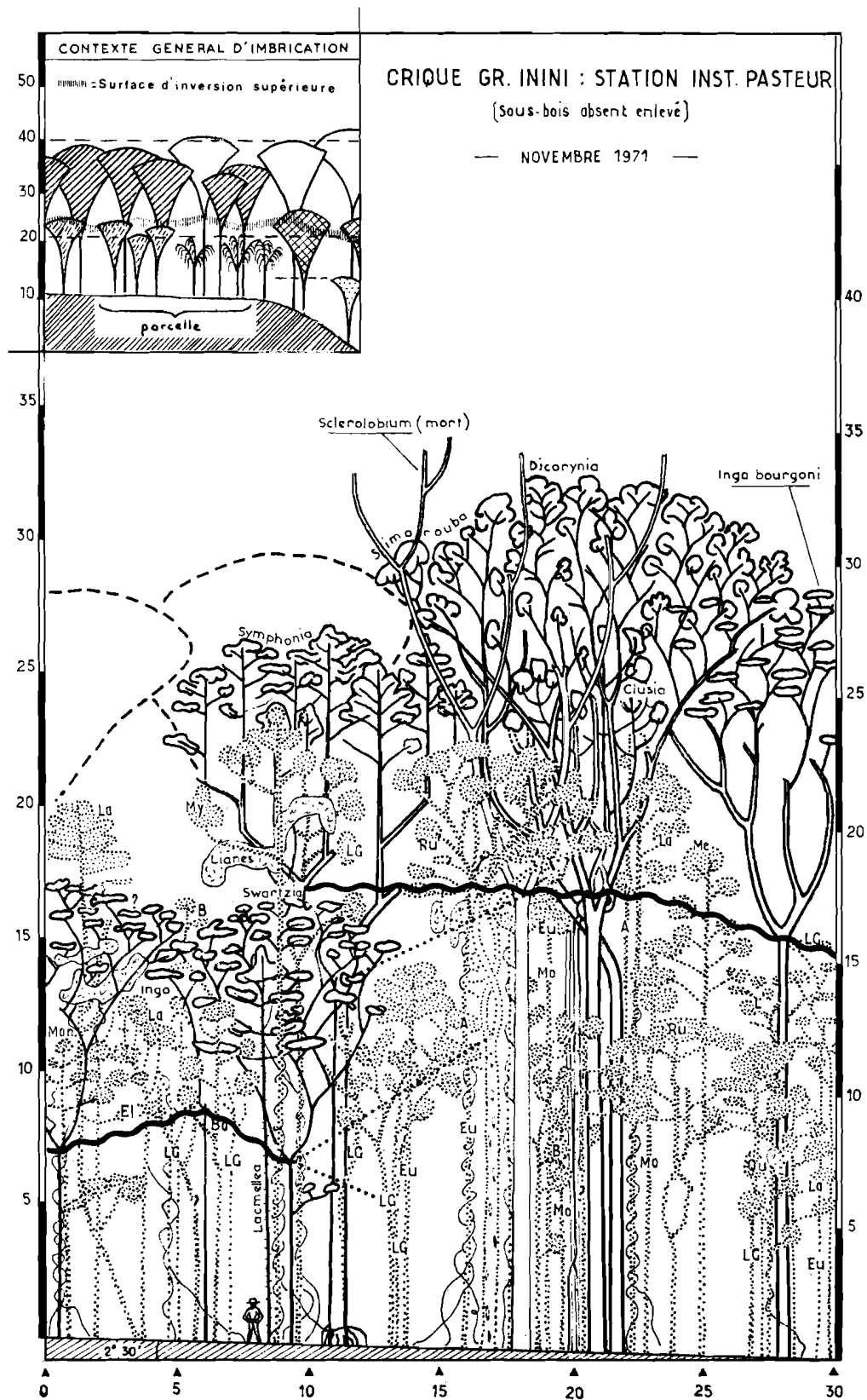


FIG. 88. — Profil d'une parcelle de forêt de 20 × 30 m dans la région de Maripasoula. Convention comme fig. 81. Explication p. 153-157.

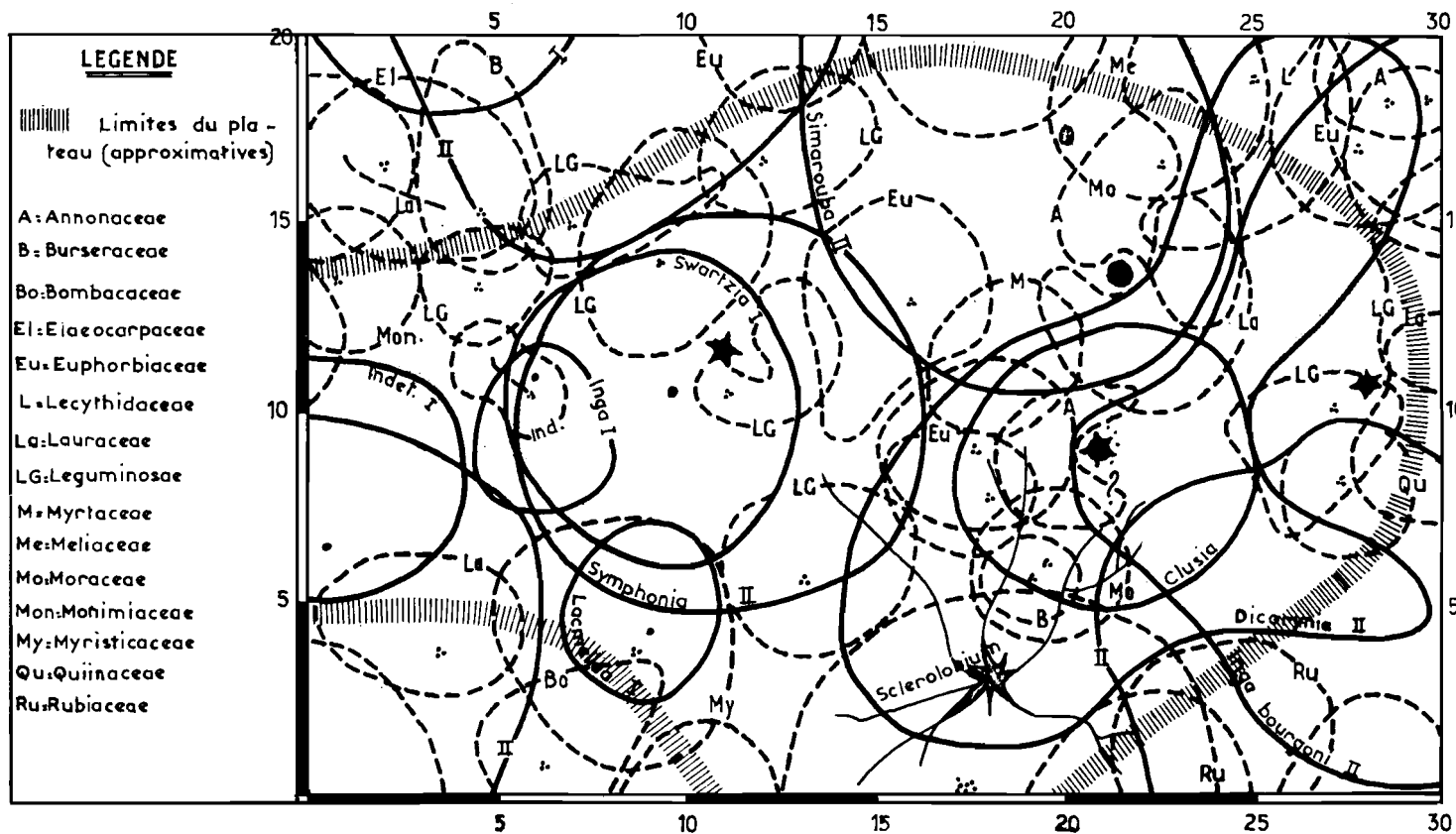


FIG. 89. — Plan de la parcelle de fig. 88.  
 Convention comme fig. 43. Explication p. 153-157.



FIG. 90. — Sous-bois sur le côté droit du profil (fig. 88), avant nettoyage.  
Explication p. 157.



indiquent qu'il s'agit d'une limite de séparation de deux ensembles en zone d'imbrication. L'ensemble structural I n'est nettement visible que sur la moitié gauche du profil : à droite se trouvait, avant le nettoyage du sous-bois, un ensemble très fourni de Palmiers du genre *Astrocaryum* atteignant presque 10 mètres de haut (fig. 90).

La forêt montre, côte à côte, un arbre mort sur pied et des arbres d'avenir en train de s'installer à sa place, et un endroit où s'est probablement trouvé un chablis, dont l'ensemble du passé ne montre plus de traces. On note, parmi les arbres prenant la place de la cime du *Sclerolobium* (Caesalpinaceae) mort, une Rubiacée, mais également un arbre épiphyte (*Clusia* sp. - Guttiferae). La densité des lianes est plus grande dans les zones de reconstitution forestière que là où se trouvent les grands arbres du présent.

Les surfaces d'inversion montrent des formes tourmentées et interrompues, correspondant à l'architecture perturbée. En prenant cette parcelle comme point de départ d'une étude de l'architecture forestière, il aurait été impossible de deviner l'existence et la signification de telles surfaces ou de mettre en évidence la stratification architecturale. Maintenant, l'analyse de forêts bien structurées ayant été faite, le rôle de chaque arbre de la parcelle sur Crique Grand Inini peut être compris dans un contexte de perturbations et de reconstitutions, ainsi que de modifications édaphiques, d'une architecture stratifiée selon notre modèle forestier.

Sur le graphique de la relation entre hauteurs et diamètres des arbres (fig. 91), on note la présence de plusieurs arbres conformes au modèle initial, mais à croissance en hauteur excédentaire (fig. 51). L'ensemble d'avenir est ici moins dense qu'à Crique Grégoire où un même phénomène se présente, mais l'ensemble structural supérieur montre aussi des déficiences favorisant l'existence de cheminées écologiques.

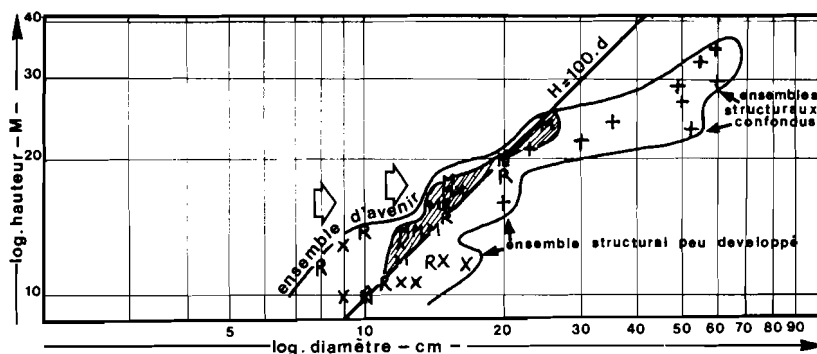


FIG. 91. — Relation entre hauteurs et diamètres des arbres de la parcelle à Crique Grand Inini. Convention comme fig. 51.

Deux espèces nomades sciaphiles poussent dans la présente parcelle (*Lacmellea aculeata* - Apocynaceae - et *Iryanthera* sp. - Myristicaceae).

## EXEMPLES NEOTROPICAUX

### Le Surinam

Une partie d'un profil publié par LINDEMAN et MOOLENAAR (1959), trop grand pour reproduire ici intégralement, servira d'exemple, en pays voisin de la Guyane (fig. 92). Ce profil représente une forêt sur faible pente, définie par les auteurs comme une zone de transition entre la forêt le long des criques (*kreekbos*) et la forêt de terre ferme (*droog hooglandbos*).

La distinction entre les arbres du présent et d'avenir ne peut être faite avec certitude sur ce profil, qui est très détaillé mais manque cependant d'éléments architecturaux. On

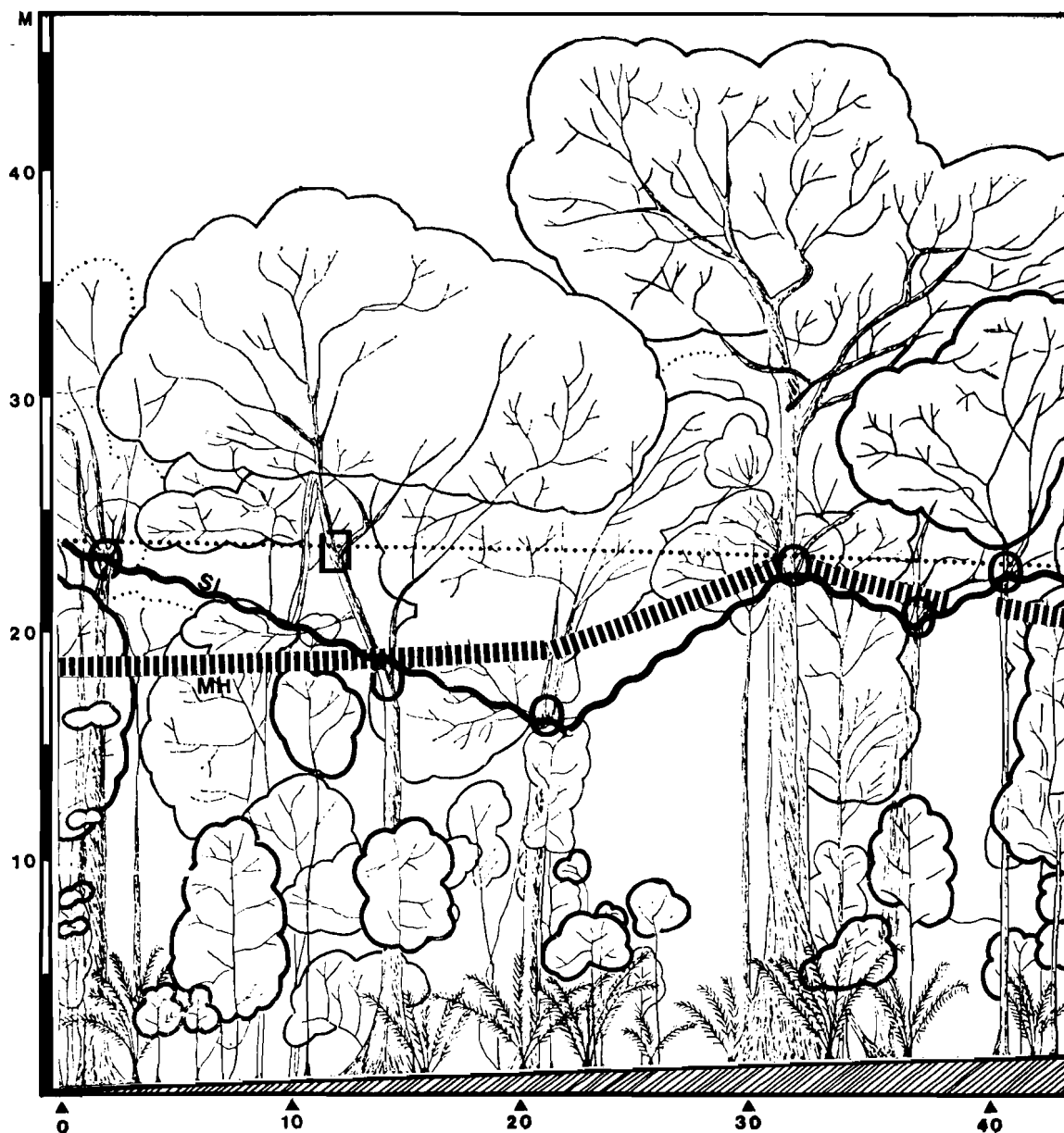


FIG. 92. — Profil d'une parcelle de forêt de  $20 \times 40$  m environ, d'après LINDEMAN et MOOLENAAR (1959). SI : surface d'inversion; MH : surface de mi-hauteur; pointillé : surface d'inversion définie par les secondes fourches. Sur cette figure, comme sur les suivantes, surfaces ajoutées par nous. Explication p. 157-160.

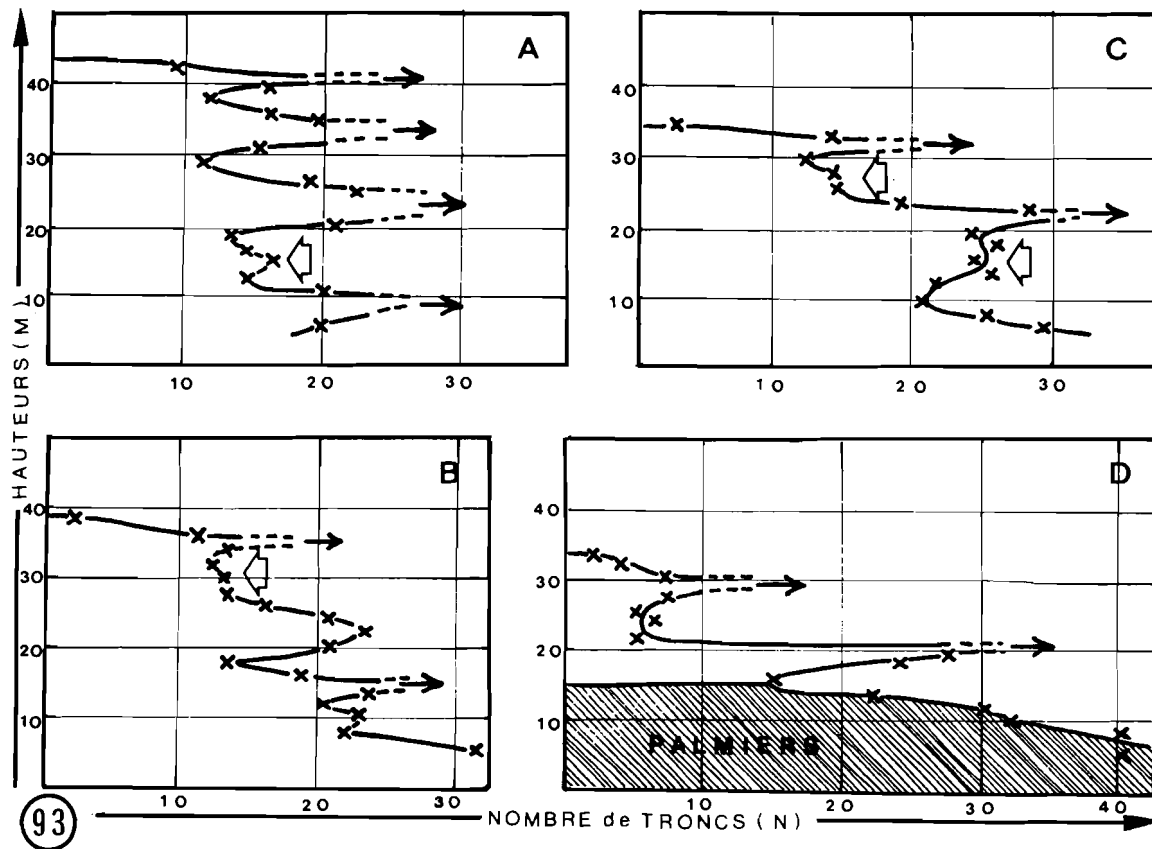
peut retrouver les arbres appartenant probablement à l'ensemble structural supérieur, mais ce n'est pas le cas pour les ensembles bas, à l'exception de celui de Palmiers, bien visible entre 4 et 5 mètres de haut.

On peut, par contre, évaluer le nombre des troncs initiaux et réitérés en fonction de la hauteur. La distinction entre branche séquentielle et tronc réitéré étant parfois malaisée, cette évaluation montre une certaine marge d'erreurs subjectives.

Nous avons établi un tel graphique (fig. 93 A) pour une surface de  $20 \times 30$  mètres, comparable avec nos parcelles (fig. 46, 57). Il indique, comme pour nos profils, des couches

de réitération abondante, contenant les cimes des arbres du présent. La réitération n'est jamais rare entre 20 et 45 mètres de hauteur, ce qui traduit une certaine confusion entre les ensembles structuraux à ce niveau (cf. fig. 57).

La surface d'inversion supérieure (fig. 92) montre effectivement une dépression, symptomatique d'une perturbation de l'architecture à une époque antérieure. Pour le plus grand arbre, nous avons relevé la fourche la plus basse, en train de disparaître par élagage ; on verra plus tard (fig. 112) que des phénomènes d'élimination jouent un grand rôle dans l'évolution de la topographie des surfaces d'inversion. L'asymétrie de certaines cimes au milieu du profil indique un ancien comportement ripicole transitoire, confirmant qu'il s'agit d'une phase de reconstitution sur chablis.



93

FIG. 93. — Evaluation du nombre de troncs initiaux et réitérés en fonction de la hauteur sur des tranches de 30 mètres de plusieurs profils de LINDEMAN et MOOLENAAR (1959). A : Parcelle de fig. 92 ; B : Forêt de bas-fond à *Hura crepitans* ; C : Forêt de bas-fond à *Mora excelsa* ; D : Forêt marécageuse (« type B ») à couche inférieure de Palmiers (*Euterpe oleracea*). Flèches ouvertes : accumulations de cimes d'avenir. Flèches étroites : ensembles structuraux.

Nous avons compté les troncs sur trois autres profils de LINDEMAN et MOOLENAAR (fig. 93 B à D). La forêt marécageuse à *Hura crepitans* (*drasbos* du type *possentriebos*) correspond à celle que nous avons analysée à Crique Douille (fig. 81) : la localisation de la réitération sur le profil surinamien confirme cette architecture. Dans un *drasbos* à *Mora excelsa*, Légumineuse surinamienne inconnue en Guyane, la hauteur totale est plus faible, mais la répartition des zones de réitération est analogue (fig. 93 C). Il est donc probable que la sylvigénèse sur terrain périodiquement peu inondé suit les règles esquissées ci-dessus (p. 149), quelle que soit l'espèce floristiquement dominante.

Enfin, en haute forêt marécageuse (*hoog zwampbos*, type B de LINDEMAN et MOOLENAAR), montrant une zone inférieure occupée par des Palmiers du genre *Euterpe* dont nous avons traité ailleurs (1969), la végétation possède deux ensembles structuraux surcimentant les Palmiers (fig. 93 D).

### Republic of Guiana (ex-Guyane Britannique)

Un profil dessiné par GUPPY (1958), publié dans un récit de voyage, concerne une forêt sur la Serra Acarai, ligne de crêtes séparant le bassin guyanais du bassin amazonien au niveau de la Republic of Guiana et de l'Ouest du Surinam.

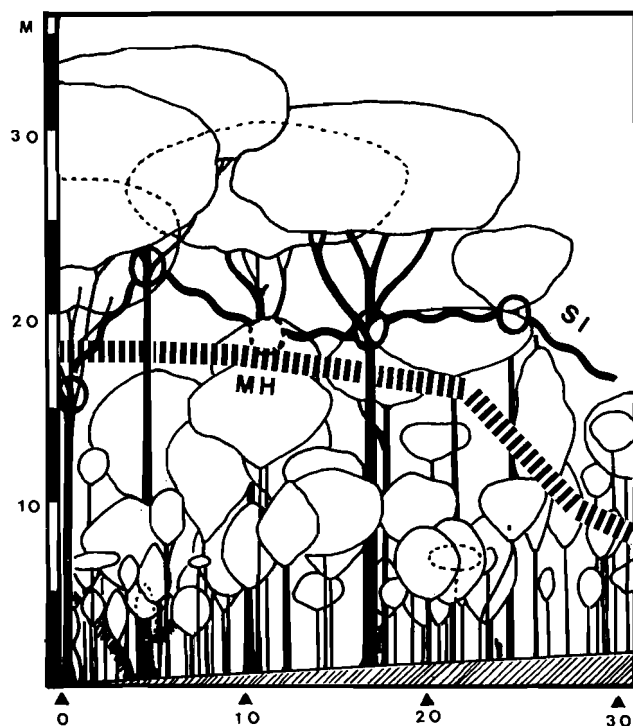


FIG. 94. — Profil d'une parcelle de  $30 \times 10$  m environ à Serra Acarai, Republic of Guiana, d'après GUPPY. Convention comme fig. 92.

Ce profil (fig. 94) rappelle celui de Mont Belvédère (fig. 55); sa largeur réduite à 10 mètres et le mode approximatif du dessin des arbres ne permettent qu'une vérification provisoire de cette analogie, à l'aide de la construction de la surface d'inversion morphologique supérieure. La localisation de cette dernière n'est pas tout à fait certaine, parce que la largeur du profil est inférieure à l'espacement moyen des grands arbres; GUPPY constate en effet que le caractère clairsemé de la forêt, à droite, n'est qu'apparent, car dû à l'omission des arbres dont le tronc ne se situe pas dans la parcelle.

Sous réserve de cette incertitude, la surface d'inversion, ondulante, suggère une phase de reconstitution sur chablis à droite du profil et une zone d'imbrication forestière à gauche.

**L'Amazonie brésilienne**

AUBREVILLE (1961) donne le profil d'une bande de forêt de  $5 \times 100$  mètres, située dans la Réserve forestière Adolfo Ducke, près de Manaus, sur un plateau argileux. Un fragment de ce profil est ici reproduit (fig. 95), choisi de telle sorte qu'il montre une distribution régulière des grands arbres du présent. Ceci n'est pas le cas sur toute la longueur du profil, parce que la bande inventoriée est très étroite, avec les inconvénients que l'on sait.

La construction d'une surface d'inversion provisoire comporte des incertitudes à cause des grandes distances entre les arbres représentés et du manque de détails du dessin. La surface d'inversion supérieure, approximativement dessinée, est cependant conforme à la description ci-dessus (p. 137-140). Il existe probablement une zone de reconstitution sur chablis, caractérisée par un creux dans la surface d'inversion, près du milieu du profil ; peut-être la bande de forêt effleure-t-elle une autre zone de reconstitution vers la droite du profil (fig. 95).

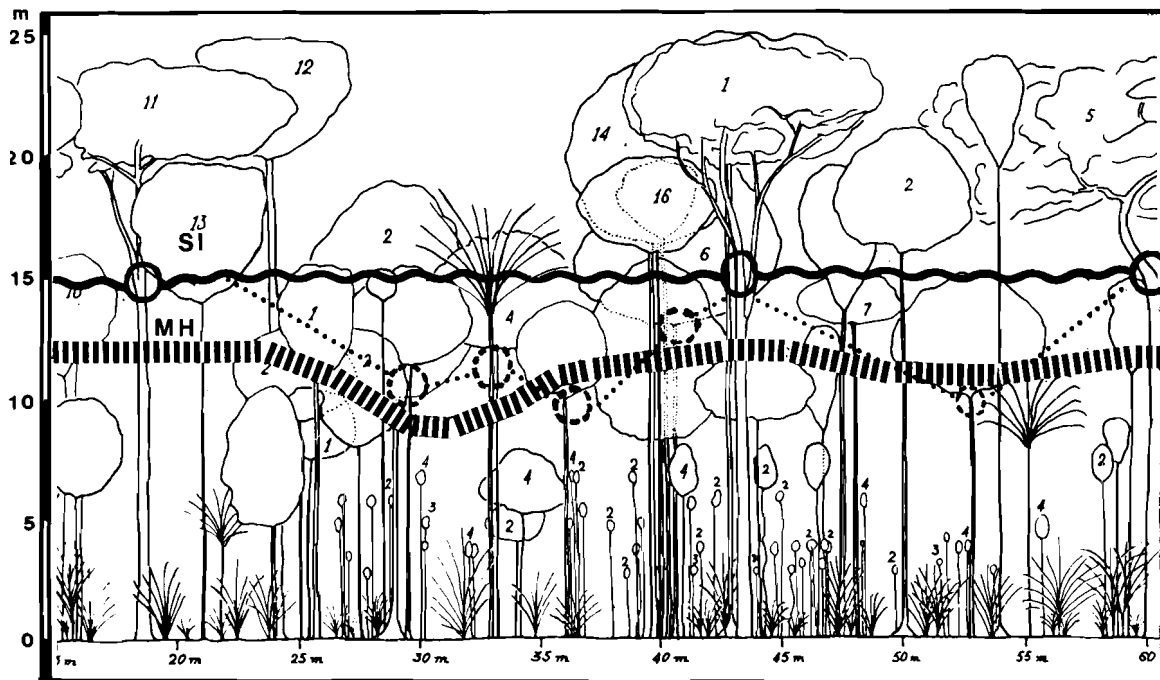


FIG. 95. — Profil d'une bande de forêt de  $45 \times 5$  m en Amazonie (Manaus), d'après AUBREVILLE (1961). Convention comme fig. 92.

La structure forestière amazonienne a été étudiée par TAKEUCHI (1961, 1962). Dans sa cinquième publication sur ce sujet (1962), cet auteur donne le profil détaillé d'une parcelle de  $40 \times 10$  mètres sur le haut Rio Negro (fig. 96). Pour des raisons déjà exposées, la parcelle est trop étroite pour qu'il soit possible de déterminer avec certitude la surface d'inversion. En tenant compte des fourches inférieures des grands arbres du présent, la surface d'inversion supérieure de cette parcelle est oblique et se creuse vers la gauche. A droite, elle se trouve à peu près à mi-hauteur de la voûte, et à gauche elle se rapproche de la mi-hauteur de l'ensemble structural I, qui manque à droite. La situation rappelle la parcelle à Crique Grand Inini (fig. 88).

En tenant compte de la deuxième fourche importante du plus grand arbre (cf. p. 153), une deuxième surface peut être construite. Celle-ci se stabilise, à droite du profil, à une hau-

teur d'environ 22 mètres. On sait que, généralement, la surface d'inversion morphologique se situe à quelque distance au-dessus de la mi-hauteur d'un ensemble structural (fig. 75). C'est pourquoi il est probable que la délimitation de la surface d'inversion supérieure, définie ici comme à Montagne la Fumée (fig. 85), indique une ancienne perturbation de l'architecture.

TAKEUCHI procure en outre des tableaux de dispersion des hauteurs et des diamètres des arbres. Leur transposition graphique est approximative parce que les données sont groupées en classes de 5 centimètres et de 5 mètres. L'auteur a réuni les mesures effectuées sur la parcelle reproduite ici (fig. 96) à celles d'une parcelle voisine : le graphique (fig. 97 A) ne concerne donc pas uniquement la parcelle dont il était question jusqu'ici. Sous ces réserves, et quoique les points ne soient pas différenciés en fonction de l'architecture des arbres, nous pouvons interpréter le nuage de points comme nous le faisons en Guyane (*cf.* fig. 51,

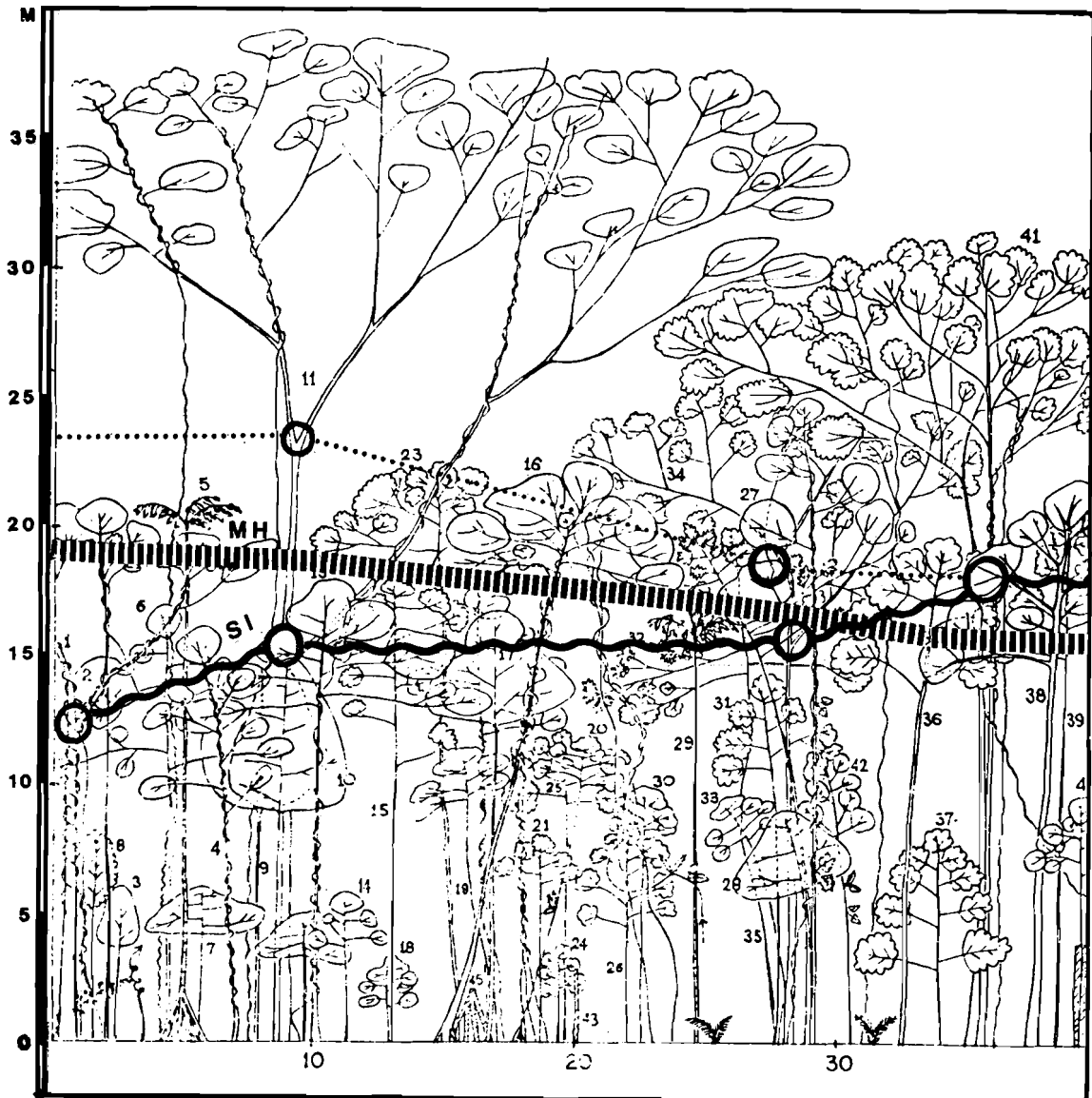


FIG. 96. — Profil d'une parcelle de forêt de  $40 \times 10$  m sur le haut Rio Negro (Brésil), d'après TAKEUCHI (1962). Convention comme fig. 92. Explication p. 161-162.

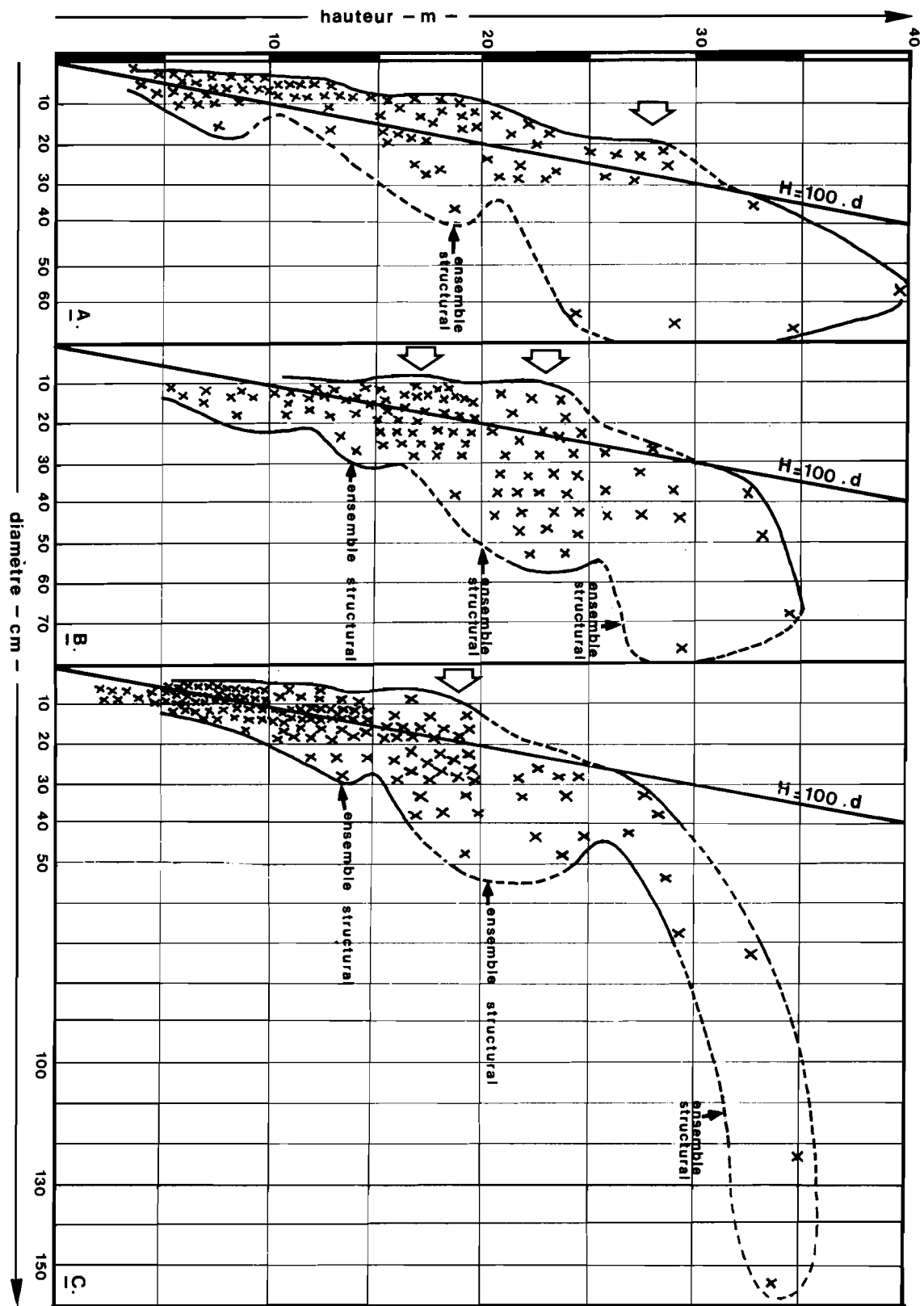


FIG. 97. — Relation entre hauteurs et diamètres des arbres en Amazonie, d'après des tableaux de dispersion de TAKEUCHI (1961, 1962). A : Forêt du haut Rio Negro (cf. fig 96) ; B : Forêt de haute « terra firme » à 42 km N-NE de Manaüs ; C : Forêts de basse « terra firme », même région (cf. fig. 84). Explication p. 162-164.

60, 84, 87 et 91). Probablement, des ensembles structuraux se situent à 8, à 25 et à 40 mètres de hauteur environ sur les parcelles du haut Rio Negro.

Nous avons reconstruit les nuages de points représentant la relation (H/d) en forêt amazonienne de la haute « terra firme » (fig. 97 B) et de la basse « terra firme » (fig. 97 C), toujours d'après des tableaux de dispersion donnés par TAKEUCHI (1961). Des ensembles structuraux peuvent être distingués, dans les deux cas, aux environs de 35, de 22 et de 14 mètres de haut. Nous soulignons encore une fois les réserves auxquelles doit être subordonnée l'interprétation des trois graphiques de la figure 97 et le danger de ce que les Allemands appellent *Hineininterpretation*. Cependant, ces graphiques nous paraissent apporter un début de vérification des nôtres.

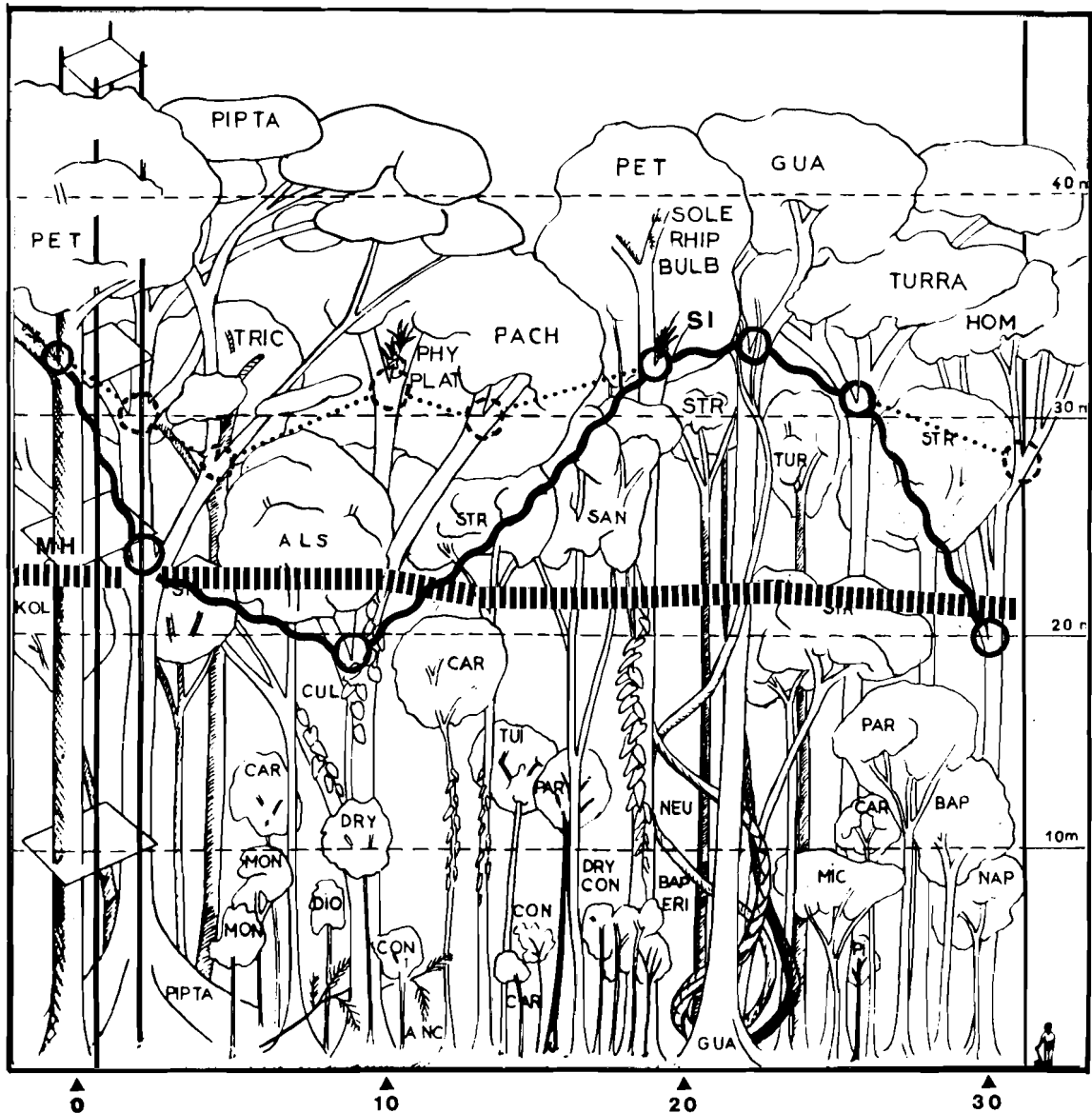


Fig. 98. — Profil d'une parcelle de 20 × 30 m environ dans la forêt du Banco (Côte d'Ivoire, d'après CACHAN (1963). Convention comme fig. 92. Explication p. 165.



Il est à noter que TAKEUCHI propose, pour la couche basse de la forêt, une droite de régression qui se conforme à la formule  $y = a \cdot x$  (nous dirions  $H = a \cdot d$ ), suivie successivement par les droites caractérisées par  $y = a \cdot x + b$ , et  $y = b$ , rendant compte des tendances de la relation dans les couches supérieures. Selon l'auteur cité, ces trois lignes indiquent l'existence de trois strates : cette notion est proche des nôtres, mais elle ne se prête guère, telle que l'a formulée TAKEUCHI, à une analyse sylvigénétique.

### EXEMPLES AFRICAINS

#### Côte d'Ivoire

CACHAN (1963) donne le profil d'une parcelle de 20 × 30 mètres dans la forêt du Banco, à l'endroit où il a mesuré, avec DUVAL, les gradients verticaux microclimatiques (cf. p. 134). Nous avons essayé de retrouver sur ce profil (fig. 98) les surfaces d'inversion associées aux ensembles structuraux.

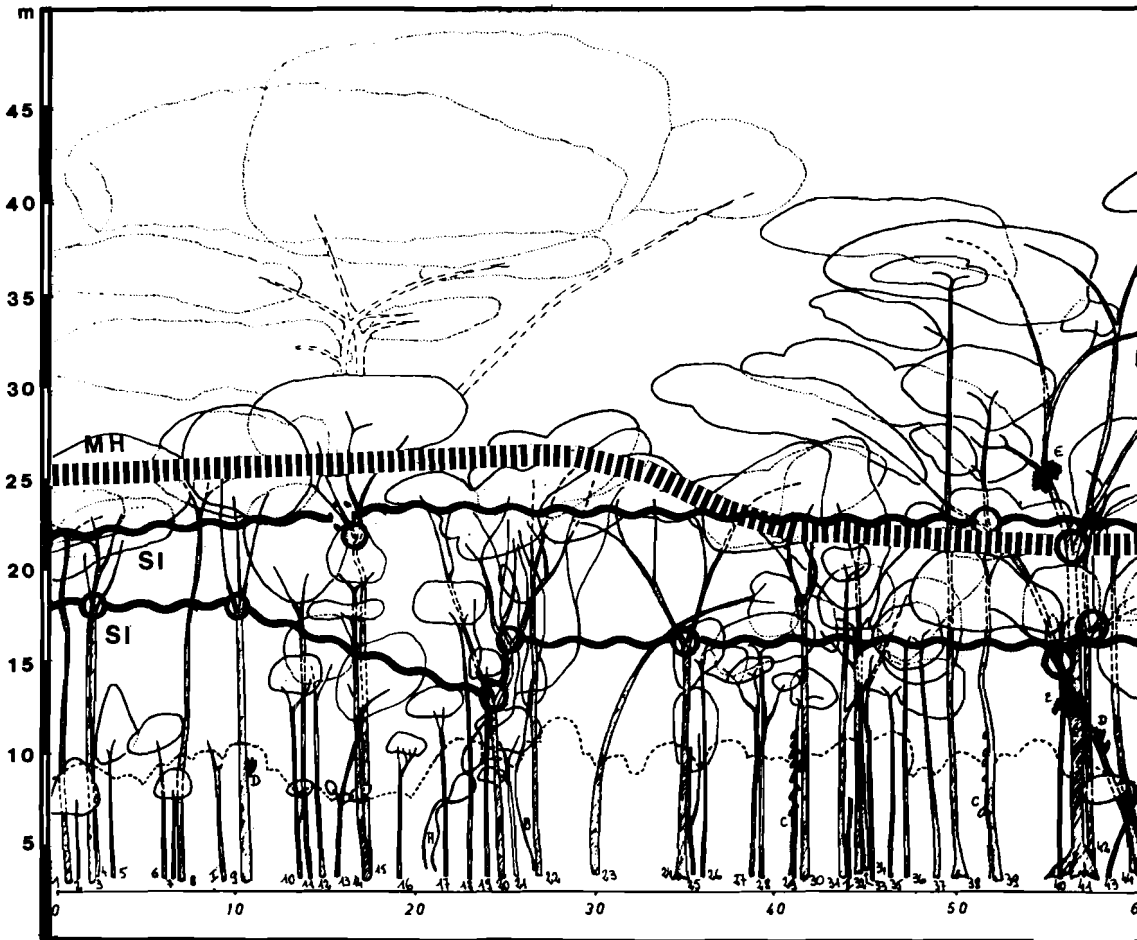


FIG. 99. — Profil d'une parcelle de 60 × 10 m dans la forêt de Yapo, Côte d'Ivoire, d'après HUTTEL (1967). Convention comme fig. 92. Explication p. 167.

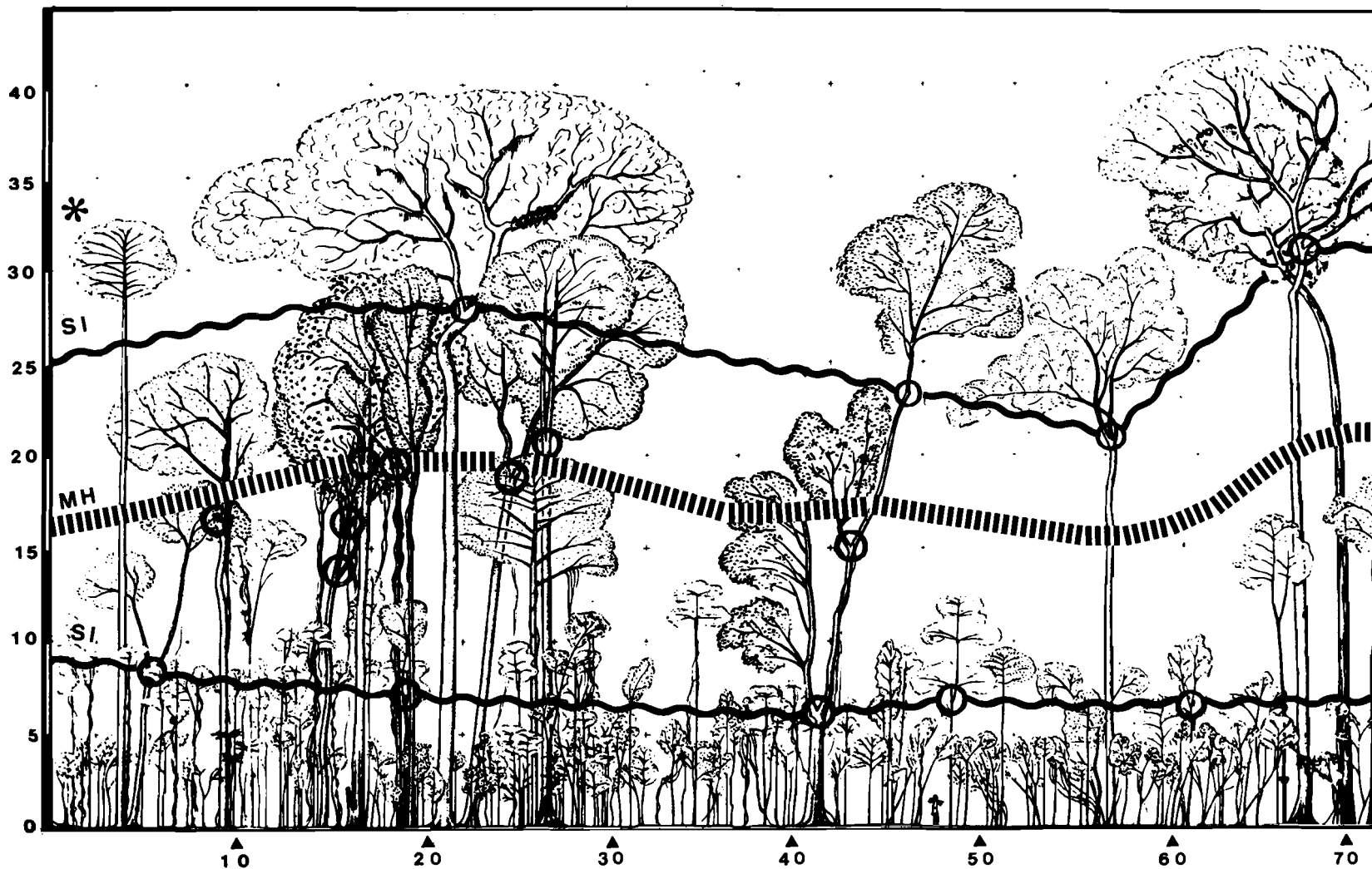


FIG. 100. — Profil d'une bande de forêt de 5 × 70 m environ près de Bélinga, Gabon, d'après N. HALLÉ, LE THOMAS et GAZEL (1967). Convention comme fig. 92. Astérisque : espèce nomade sciaphile. Explication p. 167 et 169.

La surface d'inversion supérieure est ondulante sans que la forêt montre des traces évidentes d'anciens chablis. CACHAN et DUVAL (1963) notent que le sol est sablonneux et que la parcelle se situe dans un thalweg, où PAULIAN (1947) signale une diminution de la perméabilité. La forme de la surface d'inversion et le caractère du sol nous ont fait comparer plus haut les profils établis au Banco et à Crique Grégoire (p. 134). Sur le dessin de CACHAN, les surfaces d'inversion inférieures ne peuvent être localisées avec certitude.

Ce profil illustre l'association de lianes et d'épiphytes aux ensembles structuraux supérieurs et de plantes mobiles à l'ensemble d'avenir, en Côte d'Ivoire comme en Guyane. La richesse de cette flore non arborescente est un autre point commun des forêts inventoriées au Banco et à Crique Grégoire.

Dans la forêt de Yapo, HUTTEL (1967) a relevé, d'une parcelle de 60 × 10 mètres, un profil sur lequel il indique en pointillé un grand arbre situé juste en dehors. En tenant compte de cet arbre, il est possible de définir deux surfaces d'inversion presque horizontales et situées approximativement aux mi-hauteurs de deux ensembles structuraux successifs (fig. 99). La surface inférieure montre la trace d'un chablis interne n'ayant pas touché la voûte, car ayant résulté de la chute d'un arbre moyen. Ce chablis est en phase de reconstitution. La surface d'inversion supérieure, quoiqu'un peu irrégulière, est l'indicatrice d'une architecture bien stratifiée.

## Gabon

Il est regrettable que les profils forestiers très détaillés donnés par N. HALLÉ, LE THOMAS et GAZEL (1967) concernent des couloirs d'une largeur de 5 mètres seulement, avec les inconvénients inhérents, exposés ci-dessus.

Concernant une forêt située sur une pente très faible à 850 mètres d'altitude, à une distance de 10 kilomètres du camp de Bélinga et sur un sol très compact, le profil I (fig. 100) ressemble, quant à son architecture, à celui de Crique Grégoire. La physionomie des arbres du présent se distingue le plus souvent nettement de celle des arbres d'avenir. Deux ensembles structuraux se trouvent intriqués aux niveaux supérieurs (cf. p. 96); un arbre à comportement ripicole, au centre du profil, indique, par ses fourches successives, le développement des gradients aériens principaux lors d'une ancienne reconstitution forestière.

Comme à Crique Grégoire, le sous-bois est très dense. L'ensemble structural arborescent I, dont les cimes se trouveraient entre 10 et 13 mètres, est clairsemé; d'après les données dont nous disposons, nous ne considérons pas son existence comme certaine. L'astérisque (fig. 100) indique un arbre que nous tenons pour une espèce nomade sciaphile (*Polyalthia* sp. - Annonaceae).

Le profil II de N. HALLÉ, LE THOMAS et GAZEL (1967) représente une forêt sur la pente de la crête de Babel (fig. 101), à une altitude de 800 mètres. Ce profil illustre l'imbrication forestière au niveau de la voûte, avec deux arbres à comportement légèrement ripicole dans la zone d'imbrication. Sur ce profil, les grands arbres du présent et l'ensemble structural supérieur sont nettement visibles. Dans les couches plus basses, il est difficile de repérer les arbres du présent, certainement clairsemés.

Nous avons dessiné sur ces deux profils (fig. 100, 101) les surfaces situées à la mi-hauteur de la voûte et celles qui comprennent les premières fourches des grands arbres. Ces surfaces sont très approximativement parallèles. Pourtant, celle qui contient les fourches, la surface d'inversion morphologique supérieure, se trouve aux deux tiers ou aux trois quarts de la hauteur forestière totale. Cet écart entre surface d'inversion et surface de mi-hauteur, faible en Guyane, où nous avons postulé une réaction morphogénétique retardée pour l'expliquer (p. 139), a pris de grandes proportions au Gabon.

Ce phénomène s'explique aisément sur le premier profil (fig. 100) en se référant de nouveau au cas de Crique Grégoire (fig. 49), où les premières fourches des arbres les plus élevés déterminent une surface d'inversion ondulante; les premières fourches des arbres de l'ensemble structural I déterminent une surface d'inversion horizontale qui, elle, est proche de la mi-hauteur de la voûte. La présence de fourches d'arbres du présent dans la surface

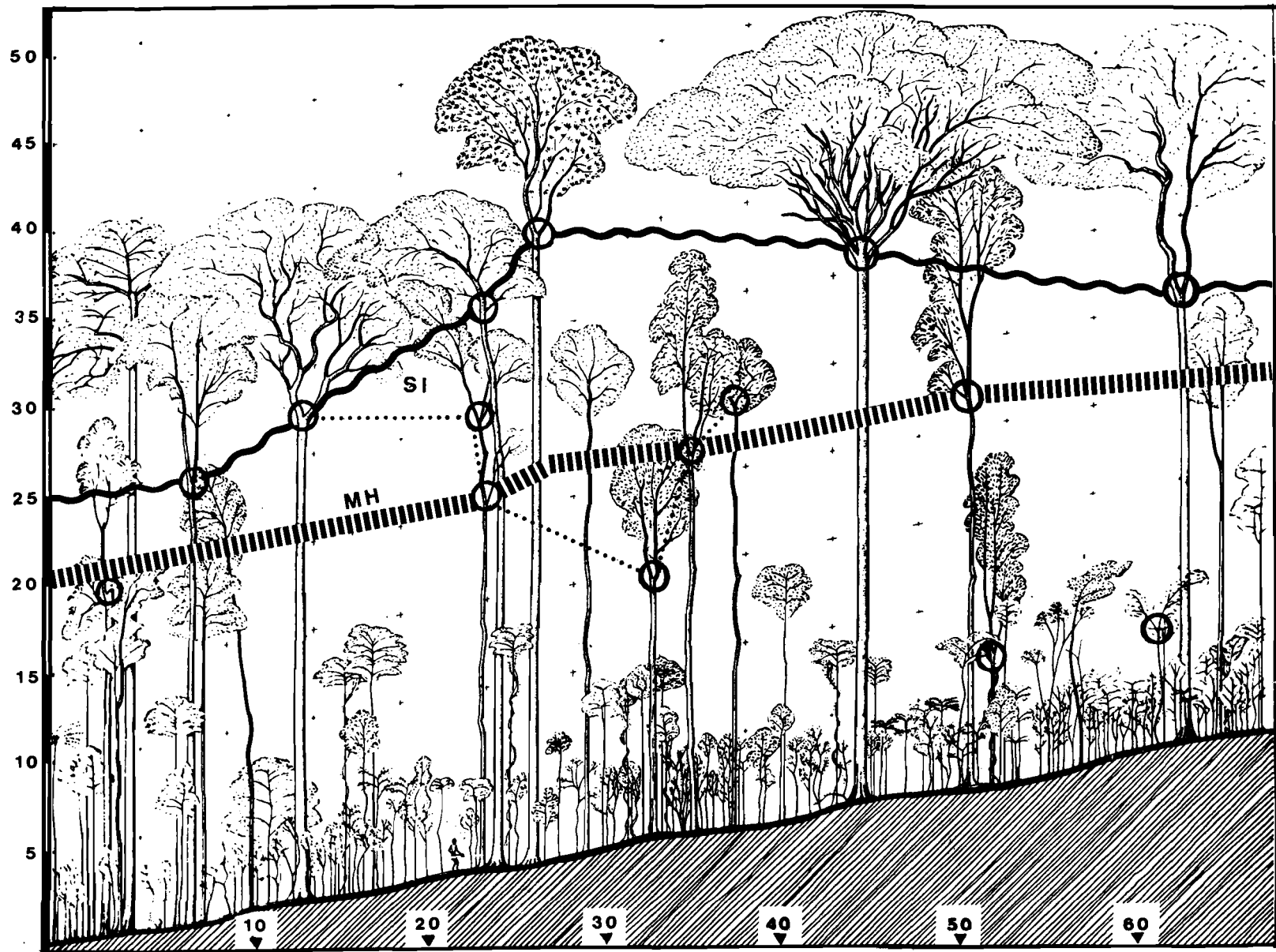


FIG. 101. — Profil d'une bande de forêt de  $5 \times 70$  m environ sur la crête de Babel, Gabon, d'après N. HALLÉ, LE THOMAS et GAZEL (1967). Convention comme fig. 92. Explication p. 167 et 169.

de mi-hauteur permet une interprétation analogue du premier profil gabonais ; le caractère compact du sol suggère un même mécanisme de restrictions de croissance, provenant de facteurs souterrains et entravant la séparation complète des ensembles structuraux supérieurs.

Cette explication ne suffit pas pour le deuxième profil (fig. 101), où les premières fourches se trouvant à mi-hauteur de la voûte appartiennent à des arbres d'avenir, tandis que l'ensemble structural supérieur, sans lacunes et partout horizontal, situe ses premières fourches entre 5 et 15 mètres au-dessus de la surface de mi-hauteur. En examinant les cimes de ces arbres, on peut distinguer, grâce au dessin très détaillé de N. HALLÉ, les vagues de réitération (p. 43). Or, la première fourche est située d'autant plus haut que les premiers troncs réitérés sont plus brefs.

Le manque de réitération arborescente chez ces arbres, celle-ci étant cependant un stade normal dans le développement de la cime, mène à penser que le déplacement vers le haut de la première fourche n'est pas lié à la croissance de ces arbres, mais à des processus d'élagage. L'édification de modèles réitérés de grandes dimensions coûte du temps, et leur élagage, entraînant le déplacement vers le haut de la surface d'inversion, peut donc être considéré comme un symptôme de vieillesse, autant de l'arbre que de la forêt.

Toutefois, des études supplémentaires sont nécessaires, afin de préciser cette conclusion, et des mesures directes de gradients écologiques verticaux dans de telles parcelles s'imposent avant de pouvoir interpréter la réitération des arbres d'avenir dont les premières fourches se trouvent à mi-hauteur de la voûte.

### Malawi

CHAPMAN et WHITE (1970) donnent le profil d'une parcelle de 61 × 7,6 mètres (200 × 25 pieds) située dans une forêt non perturbée sur la Crête de Mugesse, à une altitude de 1.888 mètres (fig. 102). Très stylisé, ce profil montre bien les fourches provenant

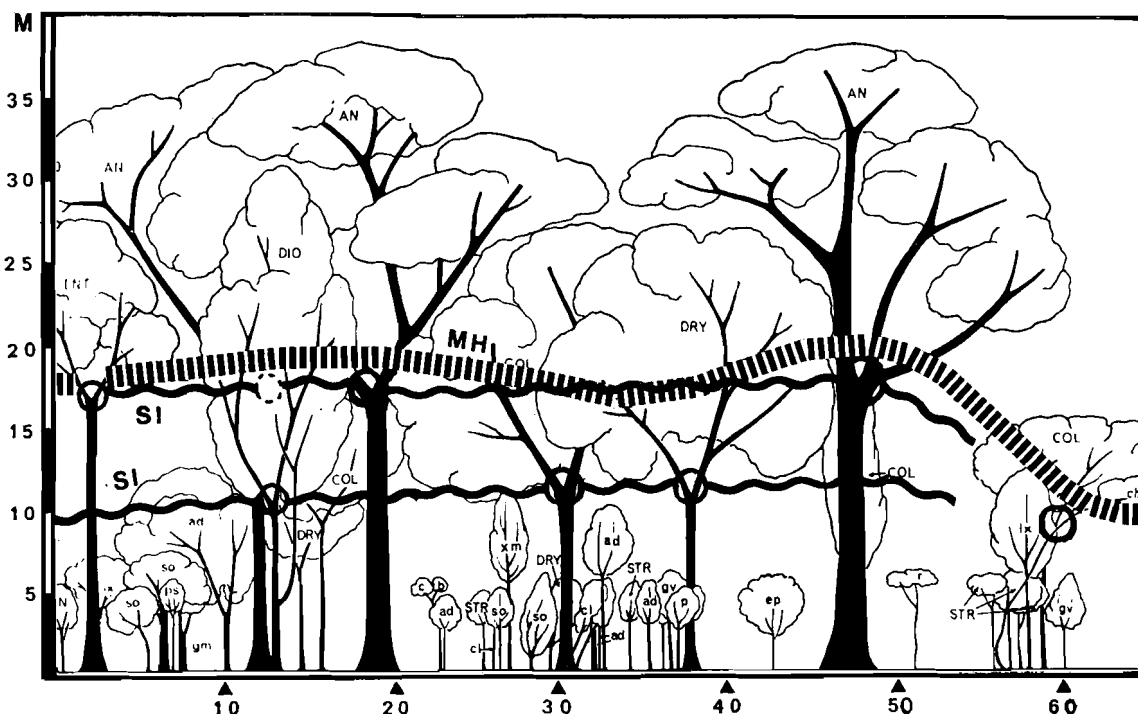


FIG. 102. — Profil d'une bande de forêt de 7,6 × 70 m environ à Mugesse, Misuku Hills (alt. 1.888 m), Malawi, d'après CHAPMAN et WHITE (1970). Convention comme fig. 92. Explication p. 169, 170.

d'une réitération arborescente et arbustive ; dans les couches basses de la forêt, les axes réitérés sont cependant difficiles à distinguer des branches séquentielles.

En comparant ce profil avec le schéma des espaces occupés par les ensembles forestiers (fig. 70), les zones supérieures de l'ensemble d'avenir s'avèrent être envahies, à Mugesse, par des arbres du présent. Deux ensembles structuraux bien séparables, mais contigus, occupent de leurs cimes la couche qui se trouve entre 15 et 35 mètres. Cette géométrie des ensembles structuraux est probablement à lier au caractère caducifolié des arbres de l'ensemble structural supérieur (CHAPMAN et WHITE, l.c.). L'influence des éclaircissements périodiques d'un écran végétal interceptant la lumière avait déjà été constatée à Crique Douille (p. 149) ; en Amérique centrale, JANZEN (1970) donne l'exemple spectaculaire d'une Théophrastacée héliophile vivant dans le sous-bois de la forêt tropicale caducifoliée.

Les surfaces d'inversion supérieures confirment la régularité architecturale : elles sont horizontales et se trouvent à mi-hauteur des ensembles structuraux en question, ou un peu en dessous. A droite sur le profil, l'existence d'une zone en phase de reconstitution sur charlis est probable.

## EXEMPLES ASIATIQUES

### Bornéo

Un profil dû à RICHARDS (1952), souvent reproduit dans des ouvrages écologiques, représente une parcelle de  $61 \times 7,6$  mètres ( $200 \times 25$  pieds), dans la *Mixed Dipterocarp Forest* à Mount Dulit (fig. 103).

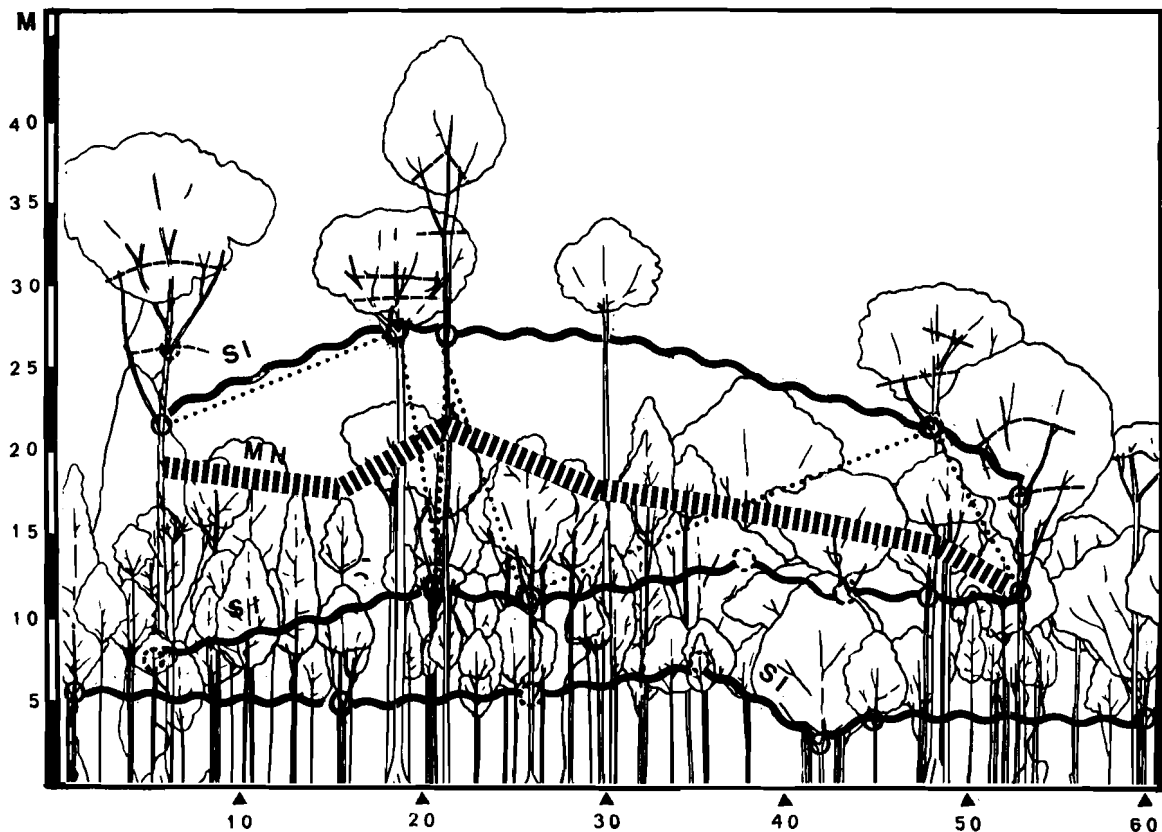


FIG. 103. — Profil d'une parcelle de  $61 \times 7,6$  m environ dans la *Mixed Dipterocarp Forest* à Mount Dulit, Bornéo, d'après RICHARDS (1952). Convention comme fig. 92. Traits fins interrompus : vagues de réitération. Explication p. 171.

Malgré l'étroitesse de la parcelle, il est possible de dessiner des surfaces d'inversion approximatives. Les deux supérieures sont très tourmentées et pourraient aussi être dessinées comme une seule surface, ondulant autour de la surface de mi-hauteur. Il est certain que l'architecture de cette parcelle a été gravement perturbée, probablement par des chablis, car des zones de reconstitution se trouvent à gauche et à droite du profil. Celui-ci illustre bien les incertitudes inhérentes à une faible largeur de la parcelle, au moins en ce qui concerne les couches supérieures (cf. p. 91).

Il est impossible de distinguer clairement les ensembles structuraux supérieurs dans cette forêt. Toutefois, il paraît exister un ensemble structural I, clairsemé, avec la limite supérieure de ses cimes à 15 mètres environ, et avec une surface d'inversion morphologique située à 2 mètres en dessous de sa mi-hauteur. Les perturbations de l'architecture des couches supérieures ne se manifestent guère au niveau de cet ensemble.

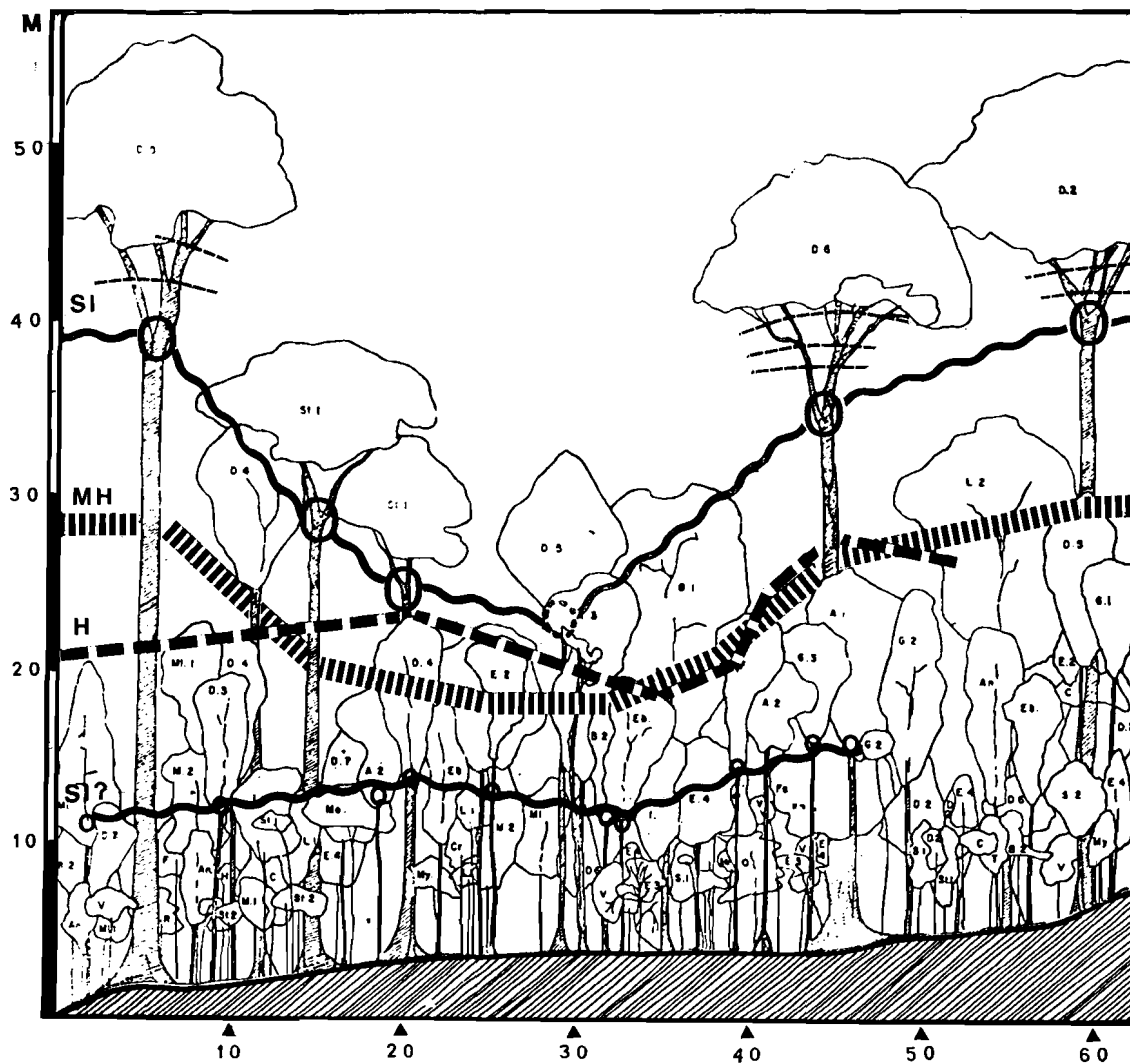


FIG. 104. — Profil d'une parcelle de 61 x 7,6 m environ dans la Mixed Dipterocarp Forest sur une crête à Belalong, Brunei State, d'après ASHTON (1964). Convention comme fig. 103. Trait épais interrompu : limite supérieure de l'ensemble structural I. Explication p. 172.

Comme dans les parcelles du Gabon (fig. 100, 101), les fourches inférieures des arbres les plus grands se situent aux deux tiers ou aux trois quarts de la hauteur totale de la voûte, et l'écart qui les sépare de la surface de mi-hauteur est lié aux dimensions des premiers troncs réitérés visibles. Sur le profil de RICHARDS, il y aurait lieu de définir ces dimensions par rapport à celles du tronc primaire.

L'Etat de Brunei se situe également dans l'île de Bornéo. Dans ce pays, ASHTON (1964) a relevé une série de profils forestiers concernant des parcelles normalisées selon le système anglais, de  $200 \times 25$  pieds ( $61 \times 7,6$  m) : nous en reproduisons trois. Les deux premiers (fig. 104, 105) proviennent d'une forêt à Belalong, respectivement sur une crête et sur une côte escarpée de cette même crête.

La première parcelle montre, au centre, les traces d'un ancien chablis. La surface d'inversion morphologique supérieure est partout écartée, vers le haut, de la surface de mi-hauteur ; leur écart est moindre dans la zone de reconstitution et y est lié, comme dans d'autres forêts, aux dimensions relatives des premiers troncs réitérés visibles.

Le manque de détail du dessin rend malaisée la distinction entre les arbres du présent et les arbres d'avenir dans les couches basses, et la surface d'inversion I que nous avons construite en reliant les points inférieurs des cimes est donc peu certaine. Deux fois plus haut que cette surface d'inversion provisoire se trouvent pourtant les sommets de nombreux arbres d'environ 20 mètres de haut ; ces deux surfaces, parallèles, montrent des creux dans la zone de reconstitution. L'existence d'un ensemble structural à 20 mètres de haut environ paraît donc probable. L'écart entre la surface d'inversion morphologique et la surface de mi-hauteur diminue à mesure que l'ensemble structural considéré est plus bas, ce qui correspond à ce que nous avons trouvé en Guyane (fig. 75).

La deuxième parcelle étudiée à Belalong (fig. 105) comporte deux zones d'imbrication. Les forêts qui s'imbriquent sont, ici, plus basses à mesure que l'on descend la côte. La surface d'inversion morphologique supérieure est située bien au-dessus de la surface de mi-hauteur dans la forêt la plus élevée ; les deux surfaces coïncident dans la forêt la plus basse.

Le profil suggère, dans la zone d'imbrication en haut de la pente, l'enchaînement horizontal d'un ensemble structural sous-jacent, à l'ensemble supérieur de la forêt à mi-pente (cf. fig. 61).

Le profil d'ASHTON ne montre pas d'arbres à comportement ripicole dans les zones d'imbrication. De nouveau, l'écart entre les surfaces d'inversion et de mi-hauteur est lié aux dimensions relatives des premiers troncs réitérés visibles.

La figure 106 représente le profil d'une parcelle située sur une crête dans la réserve forestière d'Andulau. En apparence, cette forêt contredit le principe de l'imbrication forestière, car sa voûte est plutôt parallèle au sol que horizontale.

La surface d'inversion morphologique supérieure montre une dépression, au fond de laquelle elle coïncide avec la surface de mi-hauteur. Cette configuration indique une phase avancée de reconstitution sur chablis : des accumulations de cimes dans les couches basses, dans les endroits qui ont dû constituer les parois du chablis, en témoignent aussi. Les phénomènes de reconstitution masquent ici l'imbrication, qui redeviendra sans doute visible lorsque les arbres marqués B, D2 et D7 auront atteint leurs dimensions maximales.

La sinuosité des troncs de quelques grands arbres, à gauche du profil, indique très probablement l'élimination de grands troncs réitérés, dans les endroits marqués par des astérisques (fig. 106), ce qui expliquerait le déplacement vers le haut de la surface d'inversion morphologique.

Dans la même forêt d'Andulau, ASHTON (1964) a relevé les hauteurs et les diamètres des arbres d'une parcelle se trouvant à cheval sur une crête. Nous avons ajouté la ligne de base et esquissé la forme du nuage de points (fig. 107). Cette forme, et la position du nuage par rapport à la ligne de base, sont en gros conformes à ce qui avait été observé ailleurs ; des ensembles structuraux se trouvent probablement à 90 pieds (30 mètres) et à 150 pieds (50 mètres).



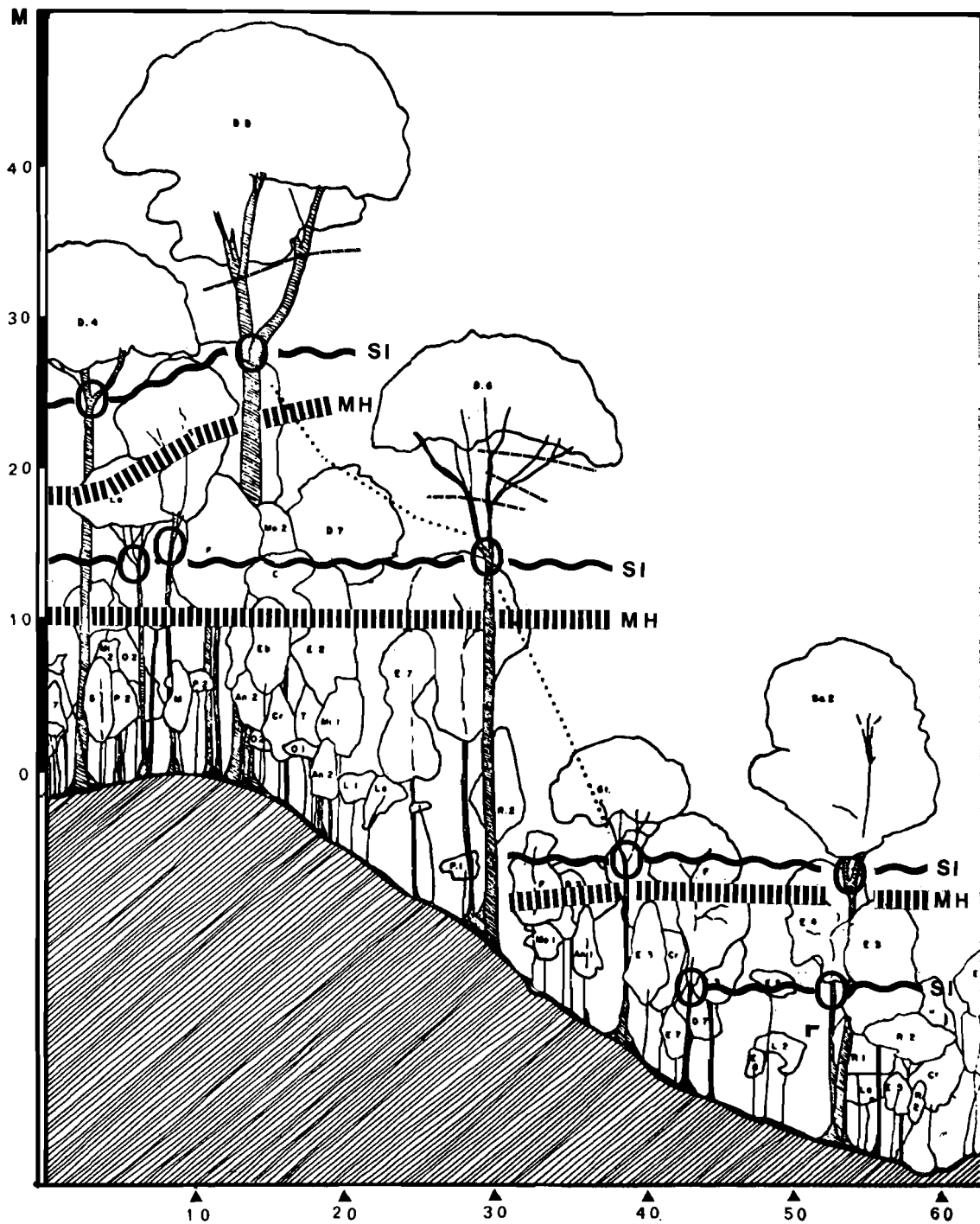


FIG. 105. — Profil d'une parcelle de  $61 \times 7,6$  m environ dans la Mixed Dipterocarp Forest sur une pente à Belalong, Brunei State, d'après ASHTON (1964). Convention comme fig. 103. Explication p. 172.

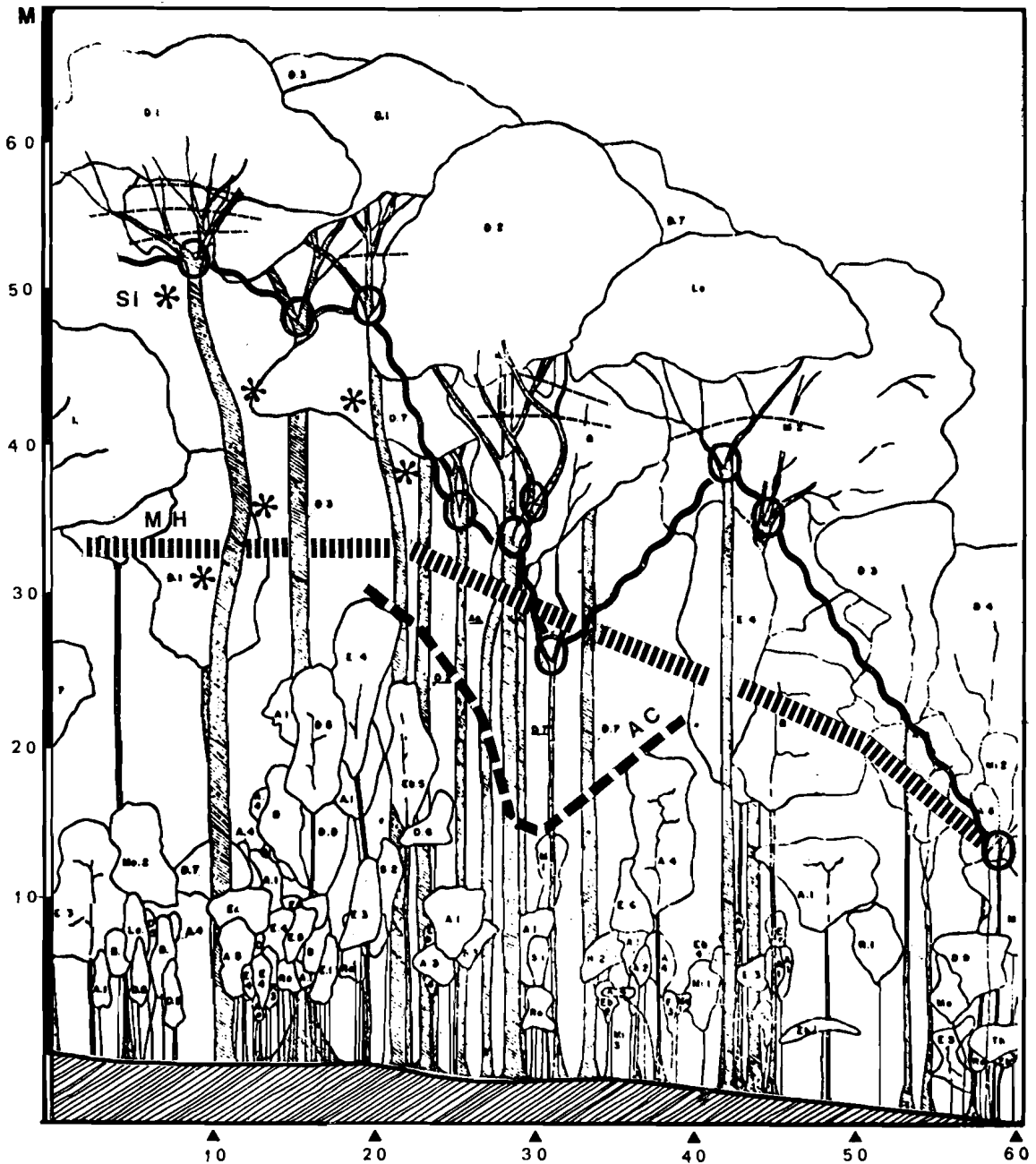


FIG. 106. — Profil d'une parcelle de  $61 \times 7,6$  m environ dans la Mixed Dipterocarp Forest sur une crête à Andulau, Brunei State, d'après ASHTON (1964). Convention comme fig. 103. Astérisques : localisation probable d'ablations. Trait épais discontinu : concentration de cimes d'avenir. Explication p. 172.

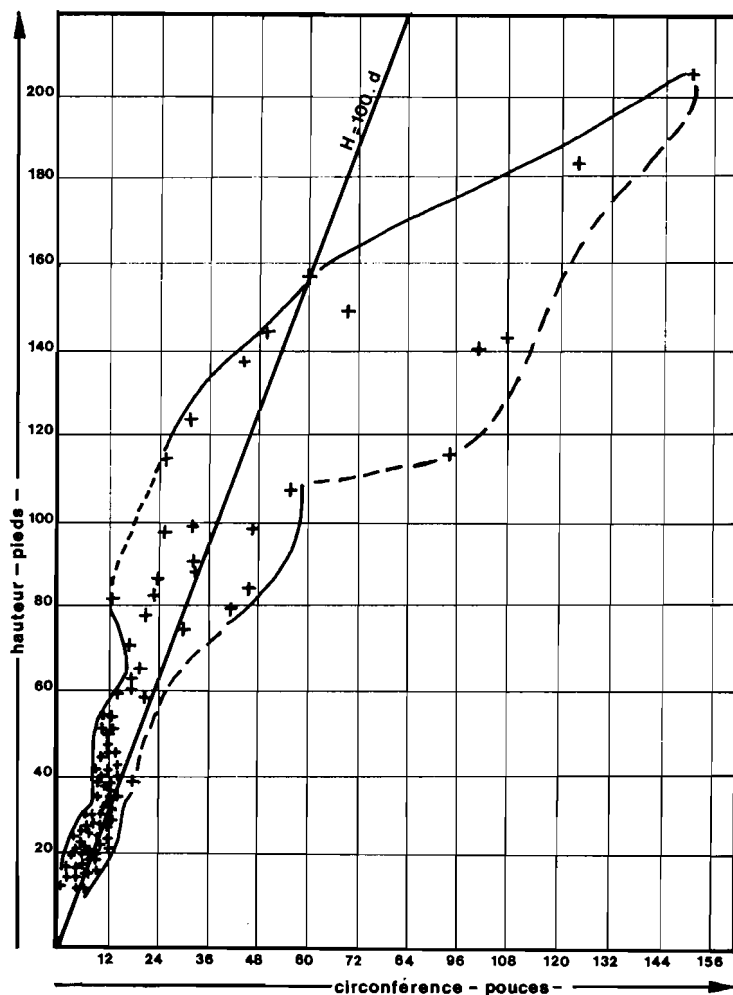


FIG. 107. — Relation entre hauteurs et diamètres des arbres d'une parcelle de 61 × 7,6 m environ dans la Mixed Dipterocarp Forest sur une crête à Andulau, Brunei State, d'après ASHTON (1964). Explication p. 172.

Nous pensons que les arbres géants, en haut et à droite du graphique, appartiennent à l'ensemble structural supérieur, dont ils sont les derniers constituants, à flanc de coteau, avant les premières zones d'imbrication (cf. fig 61).

## EXEMPLES PACIFIQUE

### Nouvelle Guinée

Le profil forestier de PAIJMANS (1970), reproduit ici, concerne une parcelle d'environ 45 × 7,6 mètres (150 × 25 pieds), située sur une pente (fig. 108). Il illustre la stratification horizontale de la forêt, le grand arbre à droite marquant peut-être une zone d'imbrication. Le caractère simplifié du dessin rend impossible la construction de surfaces d'inversion.

Notons que ce profil est le seul parmi nos exemples à montrer une Gymnosperme géante, *Araucaria hunsteinii* (Araucariaceae - marqué Ah sur le profil). Il n'est pas exclu

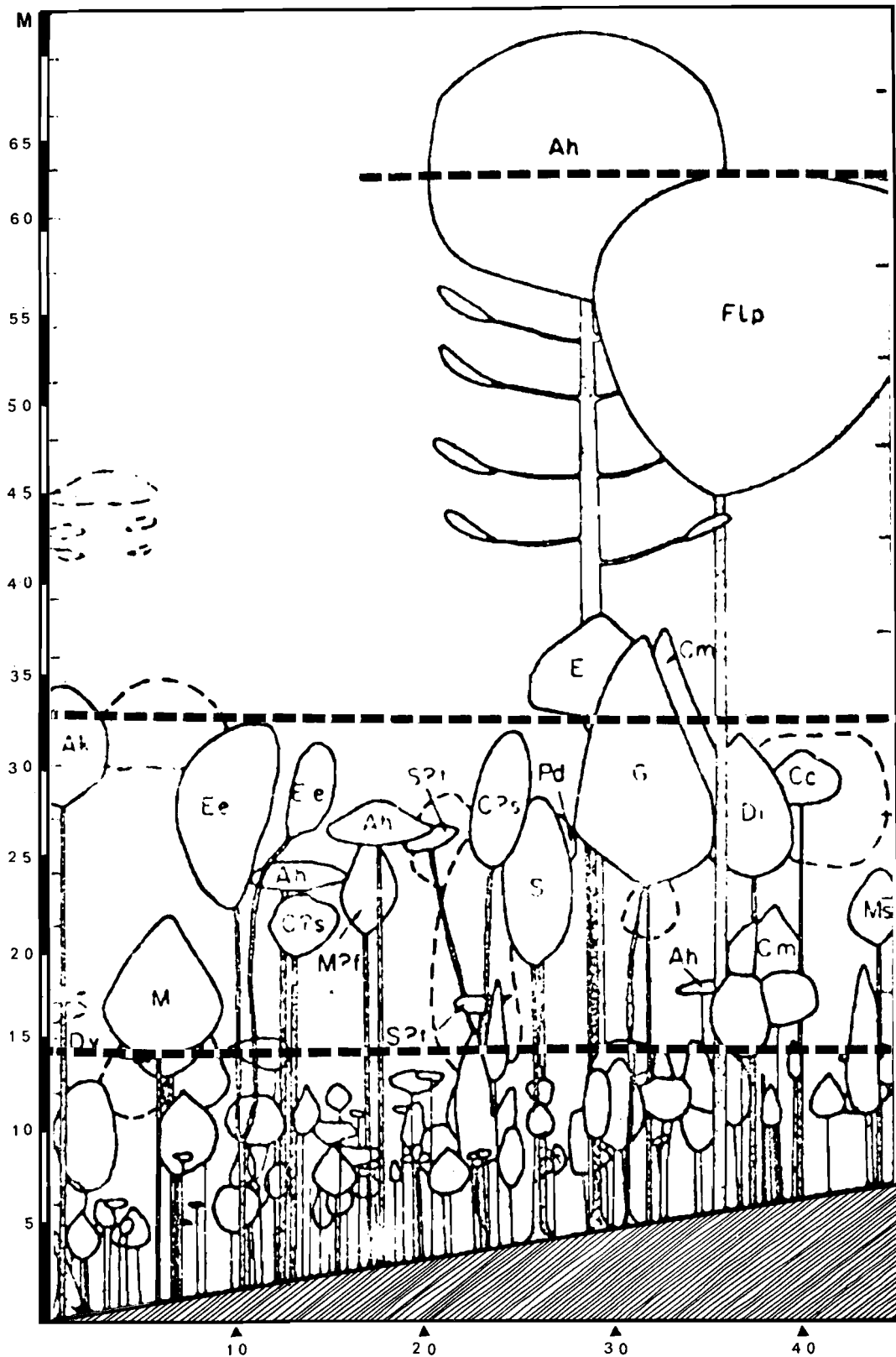


FIG. 108. — Profil d'une parcelle de 45 × 7,6 m environ dans une forêt sur pente en Nouvelle Guinée, d'après PALMANS, 1970. Trait interrompu : niveaux approximatifs des ensembles structuraux. Explication p. 175.

que la présence de Gymnospermes change les conditions forestières à un tel point que le modèle forestier doit être modifié, car l'étude architecturale de ce groupe de plantes reste à faire.

### Nouvelle Zélande

La forêt de Maungataniwha a été dessinée sur ce profil par DAWSON et SNEDDON (1969). Elle est située sur une crête à 600 mètres d'altitude, dans l'extrême Nord du pays ; la parcelle mesure environ  $37 \times 7,6$  mètres ( $115 \times 25$  pieds). Sur ce profil (fig. 109), nous avons dessiné les surfaces supérieures d'inversion et de mi-hauteur.

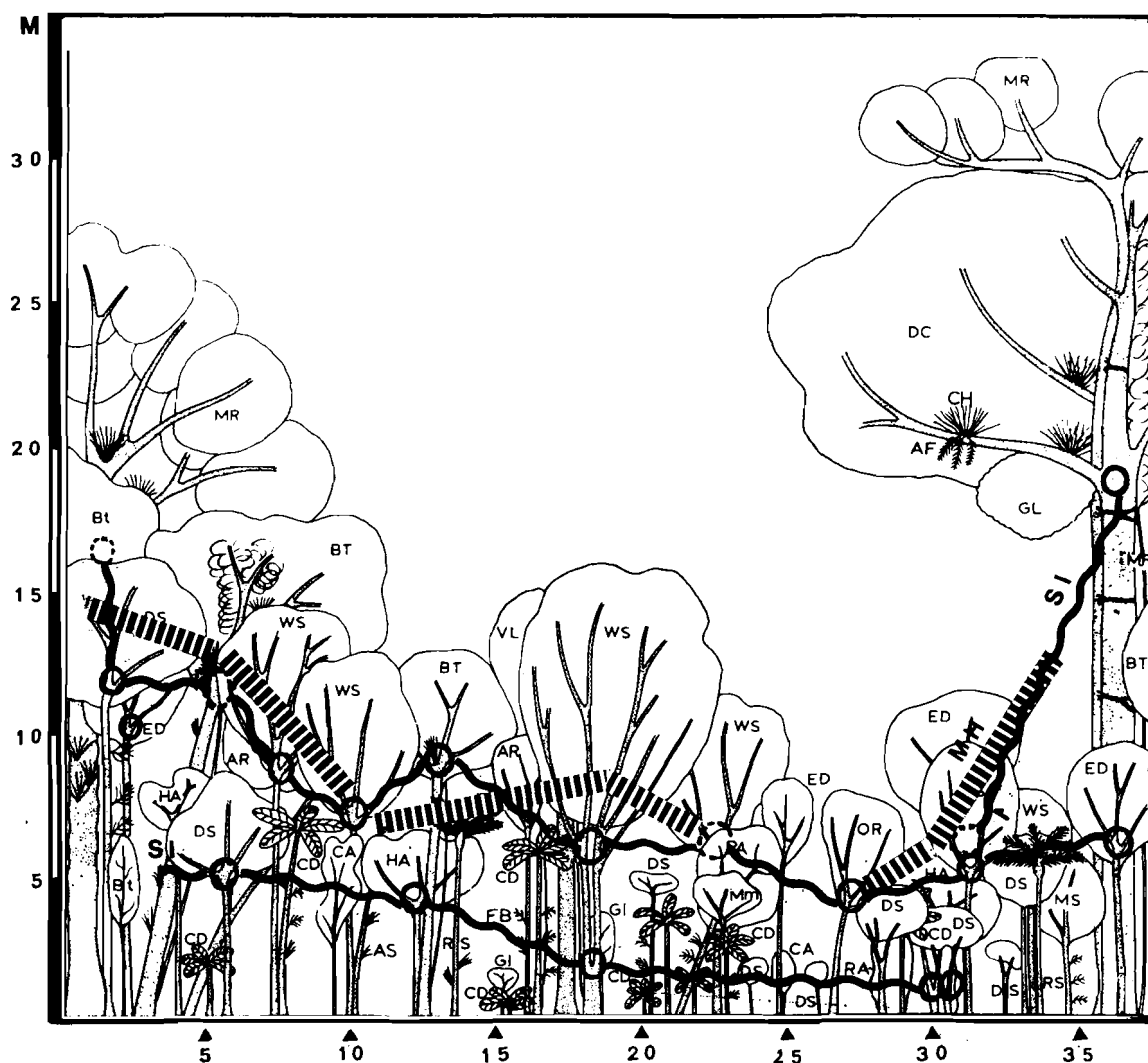


FIG. 109. — Profil d'une parcelle de  $37 \times 7,6$  m environ dans une forêt sur crête à Maungataniwha, Nouvelle Zélande, d'après DAWSON et SNEDDON (1969). Convention comme fig. 92. Explication p. 177-178.

Vers la droite, il y a eu assez récemment un chablis, vers lequel descend la surface d'inversion supérieure, en ondulant autour de la surface de mi-hauteur. Chez les arbres âgés, aux extrémités du profil, la surface d'inversion supérieure s'écarte vers le haut de la sur-

face de mi-hauteur, mais leur écart est moins important que dans les forêts de Bornéo et du Gabon, dont les profils ont été reproduits (fig. 100, 101, 103-106). A Maungataniwha, les premiers troncs réitérés visibles sont plus grands par rapport au tronc initial que chez les grands arbres des profils gabonais et asiatiques.

L'association d'épiphytes à l'ensemble structural supérieur est particulièrement nette sur le profil de DAWSON et SNEDDON. A l'extrémité droite, on remarque un arbre étrangleur qui s'est installé dans cet ensemble (MR = *Metrosideros robusta* - Myrtaceae).

## EXEMPLE EUROPEEN

### France

Il est rare de trouver des profils forestiers provenant d'Europe occidentale, et encore plus rare d'y voir représentées des forêts non perturbées pendant des siècles. On doit à HUTTEL (1967) un profil forestier relevé dans une réserve intégrale en forêt de Fontainebleau, où aucune intervention humaine n'a eu lieu depuis le XVII<sup>e</sup> siècle. La forêt en question est une hêtraie monospécifique (fig. 110).

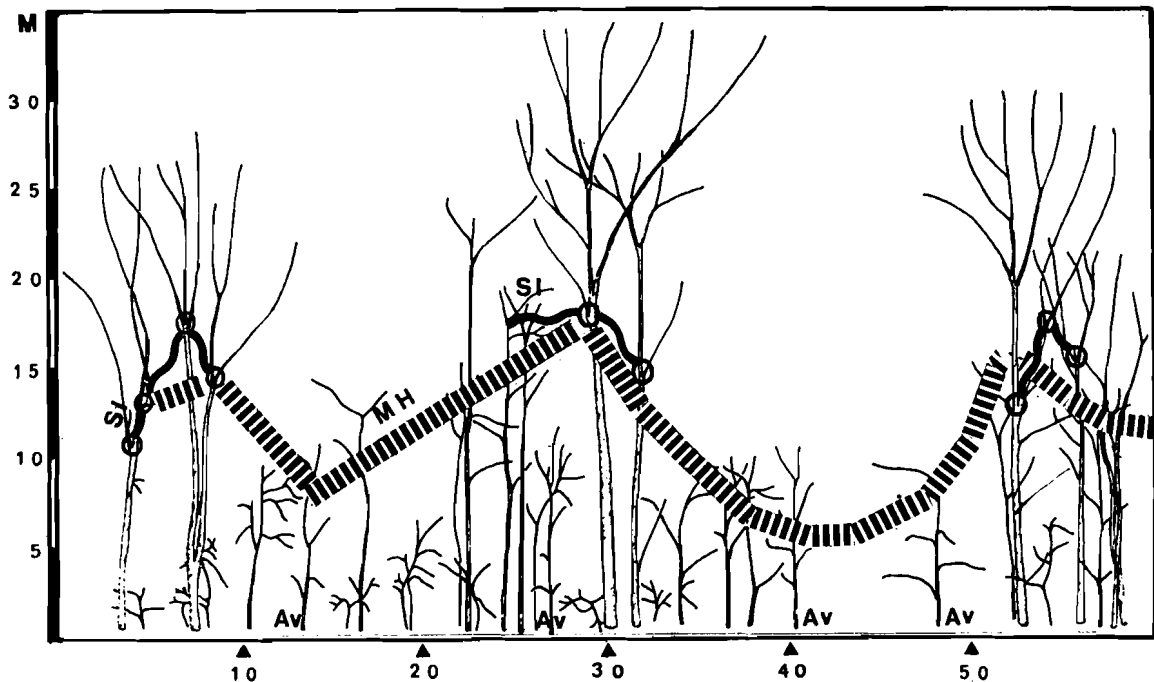


FIG. 110. — Profil d'une parcelle de 60 x 10 m dans une hêtraie en forêt de Fontainebleau, France, d'après HUTTEL (1967). Convention comme fig. 92. Explication p. 178-179.

Cette forêt est plus proche de la forêt à *Cecropia* (p. 129) que de la grande forêt tropicale sempervirente. Une différence est cependant la germination, non simultanée, et la réitération, souvent prolifique, dans cette population de *Fagus sylvatica* (Fagaceae - modèle de TROLL).

L'ensemble du présent ne contient en fait, sur toute la parcelle, qu'un seul arbre de 35 mètres de haut, tandis qu'environ 6 arbres sont en transit de l'ensemble d'avenir vers l'ensemble structural supérieur. La forêt est trouée en deux endroits ; il s'agit peut-être d'anciens chablis. L'ensemble d'avenir n'est pas toujours le plus fourni dans ces trous, et sur

leurs pourtours, les Hêtres ne montrent pas un comportement ripicole typique. Plusieurs arbres d'avenir (indiqués Av sur le profil) montrent bien le modèle initial, même en pleine lumière. Par rapport aux autres profils examinés, ce ne sont pas les chablis qui constituent un phénomène nouveau, mais le comportement des arbres impliqués dans la reconstitution, plutôt conforme à celui des espèces de végétation secondaire qu'à celui des arbres forestiers sous les Tropiques.

En dessinant la surface d'inversion morphologique supérieure et la surface à mi-hauteur de la voûte, on remarque que les deux coïncident bien sous le seul arbre du présent, et sont proches dans les zones presque reconstituées. Entre ces endroits, les surfaces n'ont pas été dessinées : il serait nécessaire d'examiner une parcelle de 20 ou 30 mètres de large, au lieu de 10 mètres, pour pouvoir compléter cette surface.

La forêt de Fontainebleau paraît surtout comparable à l'ensemble structural I, composé d'*Inga*, à Crique Douille (fig. 81), à germination non simultanée et poussant en milieu saisonnièrement lumineux.

Afin de vérifier l'architecture, nous avons compté le nombre de troncs initiaux et réitérés en fonction de la hauteur (fig. 111). L'existence d'un seul ensemble structural supérieur est nette sur ce graphique. Les légères accumulations de troncs, à 6 et 12 mètres de haut, correspondent respectivement aux trous à droite et à gauche du profil, et traduisent la luminosité de ces endroits, se manifestant morphologiquement par une réitération quelque peu accrue.

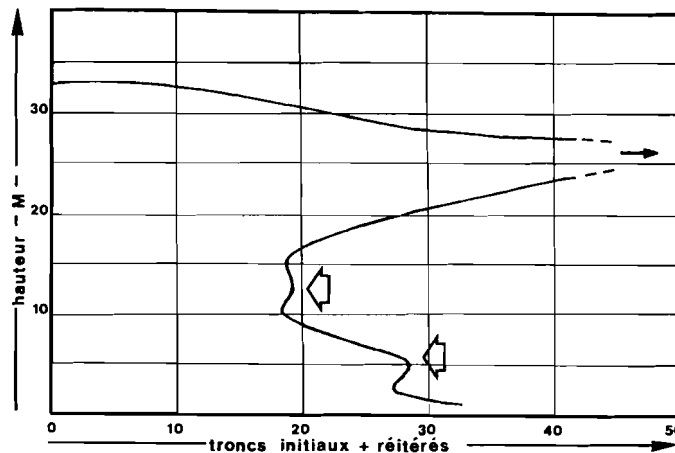


FIG. 111. — Nombre de troncs initiaux et réitérés en fonction de la hauteur, sur la parcelle de fig. 110. Convention comme fig. 95.

## RECAPITULATION ET DISCUSSION

Le contrôle du modèle forestier prouve qu'il n'est pas une simple paraphrase des résultats d'études antérieures, mais qu'il permet une analyse plus poussée de ces résultats. A l'inverse, la confrontation entre modèle et données non guyanaises permet de nuancer certains aspects du premier.

Les profils reproduits montrent que la réalisation parfaite de l'architecture forestière stratifiée est rare. Sa rareté constitue un parallèle avec celle des arbres conformes au modèle initial ; la profusion des zones de reconstitution ou d'imbrication forestière constitue l'analogue de celle des arbres à réitération. Les notions des modèles arborescents et forestiers n'en restent pas moins indispensables pour comprendre les cas plus complexes et plus fréquents.

La fréquence des zones à architecture forestière parfaite, par rapport aux endroits où se produit une reconstitution ou une imbrication de cette architecture, est un facteur qui relie le niveau d'intégration de la parcelle au niveau d'intégration de la forêt, car il faut nécessairement exprimer de telles fréquences par hectare ou par kilomètre carré.

Nous avons proposé d'utiliser la surface d'inversion supérieure comme marqueur de l'aspect architectural de la forêt sur de plus grandes surfaces que les parcelles : facile à relever, cette surface permet d'esquisser rapidement l'état d'une végétation forestière. En Guyane, la surface d'inversion morphologique supérieure se trouve le plus souvent près de la mi-hauteur de la voûte (p. 138).

Si cette position paraît être à peu près la même au Surinam, elle dévie déjà un peu vers le haut en Amazonie, tandis que la surface d'inversion supérieure montre un grand écart, vis-à-vis de la surface de mi-hauteur, dans certaines forêts africaines et dans toutes les forêts asiatiques, dont les profils ont été examinés.

Cet écart est lié aux dimensions relatives des premiers troncs réitérés visibles, chez les arbres servant à définir la surface d'inversion morphologique.

Nous avons suggéré que ces dimensions traduisent une phase de vieillissement des grands arbres, postérieure au stade d'élimination des modèles réitérés arborescents et arbus-tifs. La figure 112 résume, chez un seul arbre, les phases d'édification du modèle initial, de réitération et d'élimination, et précise le déplacement de la mi-hauteur et de la première fourche définissant la surface d'inversion. Il va de soi que la courbe des mi-hauteurs successives montre la tendance de toute courbe de production biologique en fonction du temps (cf. fig. 34).

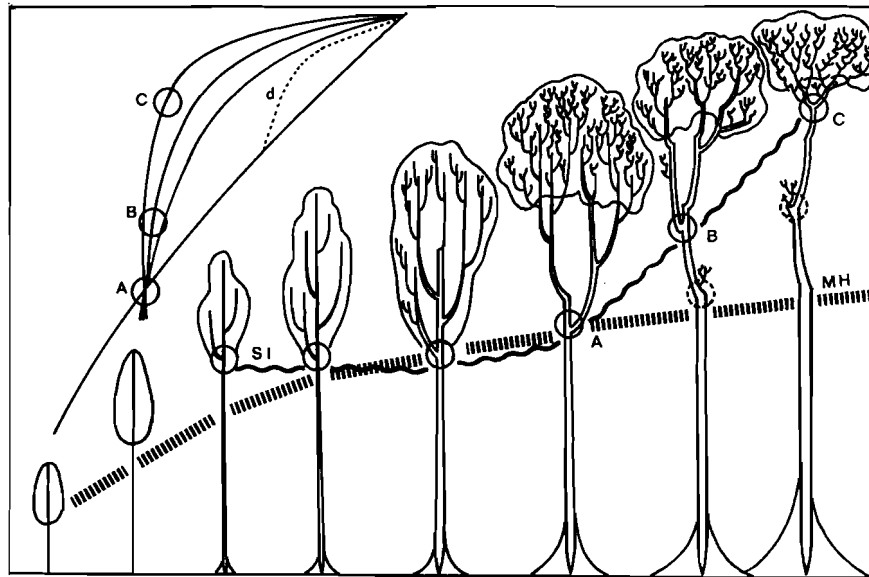


FIG. 112. — Développement, schématisé, des troncs, initiaux et réitérés, d'un arbre, de sa mi-hauteur et de la localisation de sa première fourche. L'échelle du temps est logarithmique : les phases à droite persistent très longtemps. Des exemples d'arbres à chaque phase représentée se trouvent sur les profils des pages précédentes. A gauche en haut : développement hypothétique de la modulation du gradient lumineux sous la cime de l'arbre représenté ; l'homéostasie des arbres âgés porte à croire que la modulation varie, mais non le point où elle croise le gradient moyen. *d* = courbe d'une cime dégradée.

L'écart entre cette courbe et celle qui représente le déplacement de la surface d'inversion est grand quand l'arbre, assez jeune, entre en phase de réitération, et le redevient lorsque l'arbre est très âgé. Des exemples d'arbres dans toutes les phases dessinées (fig. 112) peuvent être trouvés sur les profils des pages précédentes.



Ecologiquement, la surface de mi-hauteur peut garder sa signification comme surface d'inversion de la modulation du gradient lumineux (fig. 112). Pour que ceci soit le cas, il faut que la surface de la cime et ses propriétés d'absorption de lumière restent constantes, tandis que, seule, son épaisseur diminue. Etant donné que les arbres du présent parcourent une longue phase d'homéostasie sur le plan énergétique (cf. fig. 39), nous pensons que la surface d'inversion écologique reste effectivement constante plus longtemps que la surface d'inversion morphologique. Lorsque, enfin, la cime commence à se dégrader fortement, la surface d'inversion écologique monte aussi, traduisant un déplacement vers le haut de la zone où l'intensité lumineuse est supérieure à la tendance moyenne. Cet influx d'énergie déclenche alors les réactions de l'ensemble infrastructural schématisées sur la figure 67 B.

Le retard morphogénétique par rapport à l'inversion écologique, évoqué au chapitre VI pour expliquer l'écart entre les deux surfaces d'inversion, existe donc en effet chez les jeunes arbres (fig. 112, à gauche). Chez les arbres âgés, cet écart se produit, comme on vient de le voir, d'une autre manière (fig. 112, à droite). Chez les arbres d'âge intermédiaire, débutant dans l'ensemble du présent, les deux surfaces coïncident (fig. 112, au milieu).

Si, en Guyane, les deux surfaces d'inversion coïncident généralement assez bien, c'est que les arbres forestiers y atteignent un âge moyen moins avancé que les grands arbres d'autres continents. En effet, les botanistes ayant surtout étudié les forêts africaines ont l'impression, en Guyane, de se trouver en « forêt secondaire âgée » (NORMAND, 1965, comm. pers.) où les arbres sont remarquablement minces et droits ; en Amazonie, la forêt paraît se développer « avec une durée de révolution naturelle relativement brève » (LEDoux, 1965, comm. pers.).

Complétée, la conception de la surface d'inversion morphologique permet de décrire une forêt avec deux données habituellement relevées par les forestiers : la hauteur de tronc libre et la hauteur totale. Il faut cependant ajouter, à ces paramètres très simples, la localisation de chaque arbre, portée sur une carte détaillée, pourvue de courbes de niveau. Cette carte ne devrait pas être établie sur photographie aérienne (cf. fig. 62), car cette méthode relève la hauteur de la voûte forestière qui, souvent, n'est pas parallèle au sol.

Ces données, hauteur totale, hauteur de tronc libre et niveau du sol, permettent de dessiner un graphique à trois courbes, l'abscisse se situant au niveau le plus bas du terrain et l'ordonnée indiquant la hauteur par rapport à ce niveau. La courbe inférieure représente le sol ou, biologiquement, les bases des troncs ; les courbes suivantes réunissent respectivement les points de mi-hauteur et les hauteurs de troncs libres qui égalent celles des premières fourches. Le relevé devrait comprendre une bande de forêt dont la largeur excède l'espacement moyen des grands arbres.

Le graphique, dont un exemple théorique est donné sur la figure 113, permet d'obtenir les renseignements ci-dessous.

*LE NIVEAU MOYEN SUPERIEUR* de la voûte en dehors des chablis est calculé d'après la surface de mi-hauteur.

*UN ORDRE DE GRANDEUR DE L'AGE DE LA FORET* est obtenu en considérant, en dehors des chablis, l'écart entre la surface d'inversion morphologique et la surface de mi-hauteur.

*LA FREQUENCE DES CHABLIS* peut être comptée en observant les ondulations des surfaces de mi-hauteur et d'inversion par rapport à la surface du sol.

Si l'on appelle cycle sylvigénétique le processus qui mène du chablis à l'architecture stratifiée, puis ramène au chablis, *LE RYTHME DU CYCLE SYLVIGENETIQUE* s'exprime par le nombre moyen de chablis par hectare durant la vie des plus grands arbres ; ce rythme peut être entièrement quantifié si l'on connaît l'âge réel que peuvent atteindre ces végétaux.

Il va de soi que l'on peut nuancer le graphique à loisir, par exemple en y portant les surfaces d'inversion et de mi-hauteur des ensembles structuraux inférieurs. D'après ce que

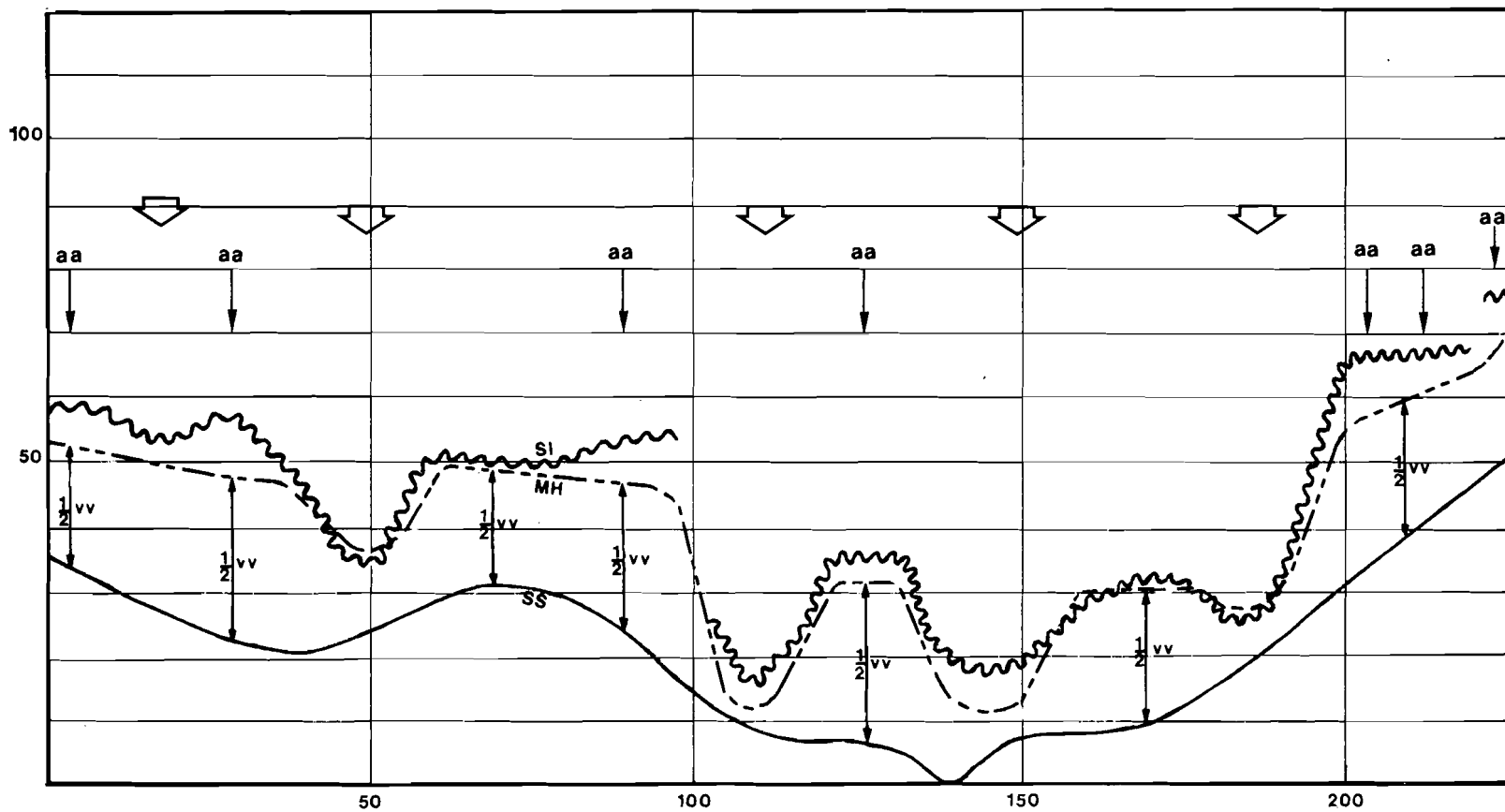


FIG. 113. — Graphique théorique caractérisant la forêt par la surface du sol, la surface d'inversion supérieure et la surface de mi-hauteur de la voûte. La figure intègre des éléments provenant des profils cités. On peut calculer la hauteur moyenne en dehors des chablis (vv), trouver les positions des arbres âgés (aa) et compter les chablis et les zones d'imbrication (flèches ouvertes), à l'aide d'un graphique de ce type.

nous savons de la sylvigénèse, il est probable que la densité de l'ensemble d'avenir peut être mise en corrélation avec les formes de ces surfaces (*cf.* fig. 106), mais une vérification approfondie reste à faire sur le terrain.

En tout cas, le relevé de la surface d'inversion morphologique, de la surface de mi-hauteur et des courbes de niveau topographiques nous paraît être une méthode qui peut valablement compléter la normalisation statistique des « strates » forestières, préconisée par GODRON (1971) comme méthode indispensable pour tout relevé phyto-écologique. Nous comparerons les deux méthodes dans la conclusion générale.

Les diamètres des arbres, en combinaison avec les hauteurs totales, permettent de constituer le graphique de la relation (H/d). Comme le démontrent les exemples amazoniens et asiatiques (fig. 97, 107), la forme de tels nuages de points est une indication de l'existence d'ensembles structuraux à certains niveaux. Il faut cependant souligner que ce graphique ne comporte ces renseignements que s'il concerne une parcelle réduite, parce qu'il suffit d'inclure, sur une surface plus importante, des parcelles sur un sol particulier ou sur une pente, pour que les points représentant les arbres de ces zones brouillent l'image de la stratification.

En superposant, par exemple, les graphiques (H/d) provenant de Crique Grégoire (fig. 51) et de Montagne la Fumée (fig. 87), toute la netteté de la stratification disparaît : il en serait de même sur un seul graphique représentant une bande de forêt de  $20 \times 1\,000$  mètres, qui, en Guyane, inclurait presque toujours un sommet, une pente et un bas-fond.

Le présent chapitre confirme que le modèle forestier développé ici caractérise la sylvigénèse et l'architecture des forêts d'Angiospermes en général, mais que leurs modalités varient quantitativement d'un continent à l'autre. Une forêt analysée selon ce modèle peut être à la fois comprise en elle-même et séparée d'autres forêts selon des critères précis.



## Quelques perspectives en guise de conclusion générale

*Nous voici arrivés à la fin du livre, comme le voyageur arrive le soir à l'auberge. Que faire pour conclure ce voyage, qui n'est qu'une étape : écrire le journal de bord ? Faire l'inventaire des bagages ? S'endormir sur un bref adieu ? Accoudons-nous plutôt un instant à la fenêtre et faisons un petit tour d'horizon, afin de découvrir les perspectives du lieu que nous venons d'atteindre.*

Les résultats du présent travail permettent de comprendre les liens entre l'architecture des plantes et celle de la végétation, cette dernière étant ici provisoirement limitée à la forêt tropicale humide, à l'exception de ses couches basses et souterraines. La rareté des données concernant l'architecture des plantes non arborescentes nous empêche, pour l'instant, d'analyser les végétations non forestières d'après une méthode comparable.

Appuyée sur le plus solide des critères qui soit, la forme, la mise en évidence d'une stratification forestière s'est avérée possible ; cette stratification n'est cependant nullement une superposition régulière de couches horizontales simples. Si notre analyse de la forêt a été complexe, elle a mené néanmoins à la notion simple de surface d'inversion, reflétant, dans des paramètres faciles à relever, l'architecture réelle de la végétation. Cette notion permet de dépasser le compromis formulé par RICHARDS (1969) : « Without begging the much debated question whether storeys (strata) exist objectively or not, it is convenient to regard the trees as belonging to three storeys... »

Notons que ce compromis était inévitable tant qu'il n'existait pas de moyen simple de tenir compte de l'architecture de tous les arbres de la forêt ; nous avons nous-même spécifié, en 1970, que les grands arbres et ceux qui vivent dans des biotopes non forestiers — bref, tous les arbres en contact direct avec le macroclimat — montraient une forme « complexe et spécialisée, qui les rend peu propices à l'analyse ». Le modèle arborescent se fondait pour nous, à cette époque, sur la propriété héréditaire d'édifier certaines formes structurales ; mais ces formes ne se réaliseraient pleinement que sous des conditions écologiques favorables, comme celles qui prévalent en sous-bois équatorial. Tant que l'analyse de l'architecture arborescente en restait là, la situation était proche de celle que désigne GODRON (1971) : « La structure au niveau des individus n'est qu'exceptionnellement observable. » Si nous avions dû formuler, en 1970, une telle proposition, le mot analysable aurait remplacé le mot observable.

Sur ces bases, la meilleure approche du problème de la stratification était une normalisation de la description des « strates », approfondie et systématisée par GODRON (l.c.). Cet auteur préconise, lors de tout relevé phyto-écologique dans une végétation quelconque

du globe, une localisation des couches de densité maximale de la végétation à l'aide d'une trame de hauteurs normalisées, situées à 0,05 m (ou 0,10 m), 0,25 m, 0,50 m, 1 m, 2 m, 4 m, 8 m, 16 m, 32 m. Pour chaque paire de hauteurs successives, la supérieure représente le « plafond » et l'inférieure le « plancher » d'une « strate ».

« Ces dix classes de hauteur », précise GODRON, « ne sont pas un carcan qui oblige l'observateur à découper dans la végétation des « tranches » imaginaires. Il faut, au contraire, commencer par voir *in situ* comment les masses végétales s'agglomèrent par strates, et chercher les *niveaux de densité maximale*. Il est même souvent préférable de regrouper des strates un peu anarchiques, et c'est seulement dans les végétations très nettement stratifiées qu'il est utile de distinguer de nombreuses strates. »

Les limites citées ont été judicieusement choisies, si nous en jugeons d'après notre expérience de terrain en Guyane. Leur application, avec la souplesse recommandée, permet certainement de nuancer au maximum l'analyse phyto-écologique d'une végétation, dont l'architecture des constituants est inconnue, à l'aide de critères qui, de ce fait, gardent un caractère artificiel intrinsèque. Néanmoins, il reste à trouver « un dispositif d'observation qui soit capable de donner déjà une première mesure de la structure en un quart d'heure ou une demi-heure, mais qui puisse aussi être « démultiplié » pour servir de base à des études plus approfondies » (GODRON, l.c.).

C'est en tant que complément de la méthode préconisée par cet auteur que nous voyons l'utilité du présent travail. En effet, notre analyse de la forêt équatoriale aboutit, sur le plan écologique, aux descriptions des surfaces d'inversion et de mi-hauteur. Avec celle du sol, ces surfaces, faciles et rapides à localiser, permettent de caractériser l'architecture et, dans une certaine mesure, l'histoire de la forêt, tout en constituant un cadre de référence pour des études plus approfondies.

L'analyse à l'aide de ces surfaces est quantifiable et rapide ; elle permet également de faire varier l'échelle d'observation en fonction de la forêt, ou de la partie de forêt, étudiée. Ainsi, elle se conforme à trois des quatre « nécessités primordiales » pour le « type d'observation qui peut servir de base à une étude de la structure dans chacune des strates de la végétation » (GODRON, l.c.).

Notre méthode n'est pas, pour l'instant, applicable « aux types de végétation les plus divers, sans éluder le cas des végétaux dont les individus ne sont pas dénombrables », quatrième « nécessité primordiale ». Nous pensons cependant que cette déficience n'est pas inhérente à la méthode elle-même, mais à l'insuffisance des données concernant l'architecture des plantes autres que les Angiospermes arborescentes. Il nous paraît probable que, lorsque ces végétaux seront mieux étudiés, notre approche aura ses équivalents pour d'autres types de végétation, car ses critères — forme, masse et énergie — nous paraissent fondamentaux pour toute étude biologique.

Dans la pratique, nos critères peuvent être comparés avec ceux de GODRON sur les bases suivantes. Le plafond de chaque « strate » est le niveau supérieur de chaque ensemble structural. Son plancher peut être assimilé, soit à la surface du sol, soit à la surface d'inversion morphologique. Dans le premier cas, on conçoit les ensembles structuraux en tant que forêts enfermant chacune une forêt plus basse. Dans le second cas, les « strates » sont des couches de cimes ; la comparaison entre les surfaces d'inversion et la surface de mi-hauteur a probablement une signification analytique, car plusieurs données portent à croire que la surface de mi-hauteur est proche de la surface d'inversion écologique. Il est possible, pensons-nous, de traduire les positions relatives des trois surfaces considérées par un nombre réduit d'options binaires, susceptibles d'être incorporées dans un programme d'ordinateur.

Si nous avons consacré quelques pages à cette comparaison entre méthodes, c'est que nous sommes convaincus que ces deux approches ne s'excluent nullement, mais qu'elles peuvent, au contraire, se compléter et s'équilibrer.

La constatation objective, que la végétation tend à une architecture stratifiée, contraste avec l'opinion de plusieurs chercheurs (cf. RICHARDS, 1952), et notamment avec les conclusions de ROLLET (1969), qui admet une « structure équilibrée », homogène et sans stratifi-

cation, réalisée par des vieilles forêts sempervirentes arrivées au stade climacique. Voici posé le problème de l'origine de la stratification, que nous avons mise en évidence, dont nous avons décrit les mécanismes, mais dont l'histoire à long terme n'a pas été évoquée.

A notre avis, l'architecture homogène, si elle existe, est un état hautement instable. Imaginons une forêt sans stratification : la population d'arbres s'éclaircit graduellement du sol vers la voûte, les cimes deviennent progressivement plus grandes de bas en haut et le gradient vertical de lumière est une courbe simple, non modulée. Introduisons maintenant un mutant à potentialité accrue de réitération. Celui-ci restera conforme à son modèle jusqu'à ce qu'il atteigne un niveau où l'éclairement n'est plus limitant. A partir de là, il montre une très forte expansion de sa cime, par des vagues successives de réitération ; la cime agrandie provoque une modulation du gradient lumineux.

Cette modulation se traduit par une zone sombre sous la cime en question ; les arbres qui se trouvent dans cette zone voient leur entrée d'énergie rayonnante diminuer ; leur croissance stagne. La stagnation s'accompagne d'un sous-développement de leurs houppiers, entraînant une diminution de leur puissance d'interception de lumière, dont ils finissent par moduler le gradient dans le sens opposé de la modulation induite, au-dessus d'eux, par la cime du mutant.

La modulation du gradient lumineux due aux arbres stagnants implique, plus bas, une augmentation de l'intensité de la lumière, de sorte qu'une ou plusieurs cimes à ce niveau peuvent réaliser une phase de réitération, par laquelle elles modulent de nouveau le gradient lumineux. Une fois le processus déclenché, la modulation de ce gradient se renforce de plus en plus au lieu de s'affaiblir, ce qu'elle devrait faire lors d'un développement architectural aboutissant à la « structure équilibrée » dans le sens de ROLLET.

La stratification établie exerce une pression de sélection sur les mutants qui, s'ils ne s'adaptent pas aux gradients écologiques modulés allant de pair avec une architecture forestière stratifiée, finissent toujours par être surcimés. Ne pouvant former une puissante cime et n'atteignant jamais un stade d'expansion maximale, ces arbres se reproduisent également moins bien, parce que les floraisons abondantes sont liées à la phase de réitération abondante, mais partielle ou miniaturisée, chez les arbres âgés en milieu riche en énergie.

Ainsi, la stratification porte en elle une définition de la niche écologique en forêt. L'image classique de couches simples et horizontales — mais qui étaient le plus souvent mesurées parallèlement au sol — est en elle-même une simplification excessive qui barre la route à une définition précise de ces niches. Cette image a mené FEDOROV (1969) à considérer des espèces comme sympatriques, seulement parce qu'elles cohabitent dans un même « stratum », et à fonder sur cette conception une défense de la persistance de mutations sans utilité adaptative.

En considérant l'architecture forestière complètement réalisée, sur plaine horizontale, rien ne paraît s'opposer à un tel point de vue. Mais, en tenant compte des chablis, des zones d'imbrication sur pente et des biotopes entravant la sylvigénèse, par exemple à cause de freins pédologiques, il devient clair que la situation est plus complexe. La disposition des ensembles structuraux dans de telles zones montre une succession de niches végétales les plus diverses — dans le sens initial, géométrique, de « niche », presque synonyme de « alcôve » —, de hauteurs et de formes différentes.

La situation est encore plus complexe quand, abandonnant le sens initial, on accorde à la notion de niche une valeur abstraite, dynamique donc historique. S'il est possible de réserver, chez les animaux, le terme de niche à leur « profession » et celui d'habitat à leur « adresse » (ODUM, 1959), nous pensons que, chez les végétaux, ces deux aspects sont inséparables. En poursuivant l'analogie, la niche d'une plante serait son « adresse professionnelle ». Le point d'origine de chaque niche végétale est celui de la germination, autour duquel la niche s'étend, avec le temps, dans les biotopes aériens et souterrains.

La description des ensembles forestiers devient ainsi l'image instantanée de la situation de ces diverses niches, tandis que le modèle de la sylvigénèse permet de capter leur aspect dynamique, déjà suggéré par les qualificatifs des ensembles : du présent, d'avenir,

et du passé. La surface d'inversion morphologique est le marqueur de la géométrie des niches qui existent à un moment donné ; la surface d'inversion écologique, provisoirement assimilée à la surface de mi-hauteur, permet de définir la modulation des facteurs physiques du milieu dans les niches, par les plantes qui les occupent.

La surface du sol sépare la partie aérienne de la partie souterraine de chaque niche végétale. Le biotope sol nous paraît un domaine extrêmement prometteur pour de nouvelles recherches ; notre modèle forestier actuel recélant une définition de la partie supérieure des niches, son perfectionnement par l'analyse des appareils racinaires représente une perspective très intéressante, dont nous comptons favoriser la réalisation.

L'affinement de plus en plus poussé de la définition des niches écologiques est une nécessité pour qui veut comprendre la « structure spécifique » de la végétation, résultat de la distribution et de la fréquence des *espèces végétales* ; la description de cette structure a été d'emblée le but de l'école de Zürich-Montpellier.

Suivant notre modèle forestier, la forêt équatoriale s'avère recéler un très grand nombre de niches, ce qui confirme l'opinion de ASHTON (1969), qui écrit : « Even if the physical macro-environment is assumed to be uniform, a variety of different climates exist within the forest canopy into which plants can become adapted. This variety of micro-habitat could provide greater opportunities for speciation than are available in simpler ecosystems, and this applies to the environment below as well as above the ground. »

Si l'on ajoute, l'un après l'autre, des critères plus classiquement taxonomiques aux caractères architecturaux et biologiques ayant servi à l'établissement de notre modèle forestier, une voie est ouverte à l'insertion graduelle de tous les détails nécessaires à l'affinement de la définition de la niche végétale, jusqu'au niveau de l'espèce.

De telles recherches s'enchaîneraient sans effort à l'analyse architecturale, parce que l'on arrive au stade inflorescentiel par la séquence de différenciations aussi bien qu'en suivant les vagues de réitération du modèle architectural arborescent. Le stade de maturité sexuelle a été souvent associé, comme il est habituel en zoologie, à l'état « adulte ». Ce concept nous paraît sujet à caution dans le Monde végétal, où la sexualité n'est pas obligatoirement liée à l'approche ou à l'existence d'une homéostasie de biomasse.

La prise en considération du stade sexuel, par exemple en évaluant le nombre de méristèmes inflorescentiels actifs dans différentes zones ou couches de la forêt, pourrait éventuellement mener à la définition d'un cinquième ensemble forestier. Une subdivision de cet ensemble pourrait ensuite rendre compte des caractères biologiques des fleurs et des fruits, jusqu'au niveau de l'espèce : forme, couleur, odeur, goût, mode de fécondation et de dispersion des diaspores seraient des critères qui permettraient une telle analyse, d'ailleurs incluse dans le programme de recherches de la section de Botanique du Centre O.R.S. T.O.M. de Cayenne.

La floraison et la fructification sont des phénomènes éphémères par rapport à la durée de vie de la plupart des arbres : un ensemble forestier défini selon de tels éléments serait fluctuant dans le temps, caractère qui le rend propre à la définition des niches de certains animaux. A propos de la niche zoologique, DUBOST (1968) remarque qu'elle « peut être considérée comme efficacement « remplie » lorsque à chacune de ses caractéristiques écologiques correspond une particularité anatomique ou biologique d'un animal, donc un trait de spécialisation de celui-ci », tandis que JANZEN (1967) note, au sujet de la périodicité des floraisons en Amérique centrale : « Once the community evolves such a periodicity, it will presumably become increasingly difficult for an individual species to break out of the pattern, owing to its leaving the pollinator and dispersal agent complex « behind »... »

Notons, en passant, l'analogie entre notre raisonnement concernant la stratification, qui doit se renforcer, et celui de JANZEN. La périodicité évoquée correspond au caractère fluctuant, inhérent à tout ensemble forestier distingué d'après la reproduction sexuelle ; sa signification pour la définition des niches écologiques en zoologie, en tant qu'élément majeur du réseau alimentaire, a été implicitement ou explicitement admise par de nombreux auteurs, dont HLADIK et HLADIK (1969), McCLURE (1969) et McARTHUR (1969).



D'autres connexions avec l'écologie animale apparaîtraient, par exemple, lors de l'extrapolation du modèle forestier jusqu'à la phénologie des feuilles, toujours dans le contexte du réseau alimentaire et, au niveau des gîtes, en incluant dans ce modèle la production et les caractères des rhytidomes, les angles de ramification, et les zones où se concentrent les cavités dans les troncs, dues à des ablations.

Exprimons, pour conclure, l'espoir que le présent travail puisse servir aux collègues œuvrant sous les Tropiques : biologistes, zoologistes, botanistes et écologistes. Nous verrions également un vif souhait réalisé si nos notions, développées près de l'Equateur, s'avéraient être de quelque utilité aux chercheurs des régions tempérées, auxquels s'adresse CORNER en s'exclamant : « Without a tropical orientation, biology is lost. » Que surtout, nous n'hésitions pas à nous tourner, avant qu'il ne soit trop tard, vers ces prestigieuses forêts des Tropiques, les plus riches de notre globe, mais aussi les plus fragiles et les plus menacées.



## APPENDICE

Note 1, p. 37.

On pourrait même penser que, au niveau architectural, la répétition représente un phénomène analogue à la duplication, au niveau génétique, et à la division cellulaire au niveau de la cellule. Il s'agirait d'un même principe biologique se manifestant à des niveaux différents et que l'on s'attendrait à retrouver ailleurs dans le monde vivant, réalisé par des mécanismes propres à chaque niveau d'intégration (ROUX, 1972, comm. pers.).

Note 2, p. 55.

Cette conception du fonctionnement de l'arbre a certains points en commun avec le « modèle-tuyau » (*pipe model*) proposé par les écologistes SHINOZAKI *et coll.* (1964, 1964 A). Ces auteurs visent l'analyse quantitative de la forme végétale ; leur démarche, extrêmement intéressante et originale, tient cependant insuffisamment compte de la séquence de différenciations qui, déterminant l'architecture arborescente, fait d'un arbre plus qu'une population composée de feuilles, de branches, d'un tronc et de racines. Le mérite essentiel du schéma de SHINOZAKI *et coll.* est de mettre en évidence, d'une façon très parlante, les relations entre les échanges d'énergie et l'accroissement des biomasses, axiales et foliaires, de l'appareil aérien arborescent. Leur travail s'établit solidement sur un matériel statistique étendu et diversifié. Tel qu'il a été formulé, il ne se prête pourtant pas à une comparaison directe avec les figures 28 à 30 ; nous nous limitons à le signaler en tant que travail parallèle.

Note 3, p. 56.

La critique principale à propos de ce système concerne ses apparentes contradictions phylogénétiques. En effet, lorsqu'on fait « descendre » les genres de l'échelon II, comme *Casuarina*, *Fagus*, *Ilex*, *Platanus*, *Tilia* et d'autres des Conifères situés à l'échelon I, on arrive à des impossibilités évidentes (De WIT, 1972, *comm. pers.*). A notre avis, de telles remarques sont justement provoquées par la nomenclature de BRAUN, invitant à confondre les exemples et les principes qu'ils illustrent et évoquant, par le terme de « type », des idées taxonomiques s'associant à ce mot. En fait, la critique citée implique tacitement que, chez BRAUN, la définition d'un type de bois remplace la définition d'une espèce — dont l'anatomie du bois n'est qu'un caractère parmi d'autres —, implication que rien dans le texte de cet auteur ne justifie. Notre utilisation du système de BRAUN est, en tout cas, indépendante de ces controverses, parce qu'elle ne concerne que l'efficacité de différents bois et de leur production ; sous cette optique, la classification de BRAUN constitue un parallèle anatomique de nos modèles arborescents (*cf.* p. 58).

Note 4, p. 67.

Il existe également des indications pour que la cauliflorie se produise conformément à la séquence d'une branche florifère, dont les stades végétatifs sont très réduits dans le temps (ROUX, 1972, *comm. pers.*).

Note 5, p. 86.

MANGENOT (1969) stipule l'utilisation différente d'énergie par les différents types biologiques réalisés par des individus végétaux, aspect qui se retrouve ici chez les complexes réitérés analogues (*cf.* p. 66).

Note 6, p. 129.

*Cecropia* montre une croissance rythmique, qui n'implique pas nécessairement des oscillations de la vigueur globale, mais une utilisation périodiquement différente d'une même vigueur, favorisant à tour de rôle la croissance d'extension et la croissance en épaisseur des axes, réalisées respectivement par les méristèmes et le cambium (*cf.* HALLÉ et MARTIN, 1968).

Note 7, p. 138.

L'importance de ces points a été reconnue par OGAWA *et coll.* (1965), qui utilisent des courbes de profondeurs de cimes (*crown depth diagrams*), ainsi que la relation entre hauteurs totales et hauteurs de tronc libre, pour caractériser la stratification de forêts en Thaïlande et au Japon. Il est à signaler que leur approche diffère du nôtre en ce qu'elle considère la population totale des arbres forestiers, tandis que nous ne tenons compte que des seuls ensembles structuraux.

Note 8, p. 144.

Une indication pour qu'il en soit ainsi est le fait que les processus de succession forestière montrent des étapes floristiquement et physionomiquement distinctes (*cf.* SCHNELL, 1971).

## Bibliographie

- ALLEN (P. H.), 1956. — The Rain Forests of Golfo Dulce. *Un. of Florida Press*, Gainesville (Fla.) 417 p.
- ASHTON (P. S.), 1964. — Ecological studies in the Mixed Dipterocarp forests of Brunei State. *Clarendon Press*, Oxford, 75 p. + fig. + app.
- ASHTON (P. S.), 1969. — Speciation among tropical forest trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1, 155-196.
- ASIMOV (I.), 1962 (rééd. 1971). — Life and Energy. *Discus/Avon Books*, W 299 ; 378 p., New York.
- ASLYNG (H. C.), 1956. — Water consumption in plant production. *Enc. Pl. Phys.*, 3, 685-695.
- ATTIMS (Y.), 1969. — Etude de la morphogénèse dans le genre *Gossypium* L. (Malvacées). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Biol.*, 10, 95-116.
- AUBLET (F.), 1775. — Histoire des plantes de la Guiane française. 4 tomes.
- AUBRÉVILLE (A.), 1938. — La forêt coloniale ; les forêts de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sc. Colon.*, Paris, 9, 1-245.
- AUBRÉVILLE (A.), 1961. — Etude écologique des principales formations végétales du Brésil. *C.T.F.T.*, Nogent-sur-Marne, 268 p.
- AUBRÉVILLE (A.), 1965. — Principes d'une systématique des formations végétales tropicales. *Adansonia, N.S.*, 5, 2, 153-197.
- BAINBRIDGE (R.), CLIFFORD-EVANS (G.) et RACKHAM (O.), 1966 (Ed.). — Light as an ecological factor. *Brit. Ec. Soc. Symp. Vol.*, 6, 1-452.
- BAKER (H. G.), 1970. — Evolution in the Tropics. *Biotropica*, 2, 2, 101-111.
- BENOIST (R.), 1933. — Les bois de la Guyane française. *Arch. Bot.*, 5, 1, 1-292.
- BLANCANEUX (Ph.), 1971. — Notes de pédologie guyanaise. Les Djougoung-pété du bassin versant expérimental de la Crique Grégoire (Sinnamary, Guyane française). *O.R.S.T.O.M.*, Cayenne ; rapp. multigr. P. 120, 1-20.
- BLANCANEUX (Ph.), 1972. — Analyse de 11 sols dans la région de Saül. Communication personnelle.
- BONARDI (D.), 1966. — Contribution à l'étude botanique des inselbergs de Côte-d'Ivoire forestière. *D.E.S.*, Fac. Sc. Abidjan, 81 p.
- BONHOMME (R.), 1970. — Application de la technique des photographies hémisphériques *in situ* à la mesure de l'indice foliaire. *I.N.R.A. Publ.*, 70-4, 501-505.
- BRAUN (H. J.), 1963. — Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern. *Wiss. Verlagsges.*, Stuttgart, 162 p.
- BRAUN (H. J.), 1970. — Funktionelle Histologie der sekundären Sprossachse I. Das Holz. *Handb. Pfl. Anat.*, 9, 1, 1-190.
- BREMEKAMP (C. E. B.), 1936. — Over Boomen en wat daarop lijkt. *De Trop. Nat.*, 25, 1, 1-11.
- BUDOWSKI (G.), 1963. — Forest succession in tropical lowlands. *Turrialba*, 13, 1, 42-44.
- BUDOWSKI (G.), 1965. — Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba*, 15, 1, 40-42.

- CACHAN (P.), 1963. — Signification écologique des variations microclimatiques verticales dans la forêt sempervirente de basse Côte-d'Ivoire. *Ann. Fac. Sc.*, Dakar, 8, 89-155.
- CACHAN (P.) et DUVAL (J.), 1963. — Variations microclimatiques verticales et saisonnières dans la forêt sempervirente de basse Côte-d'Ivoire, *Ann. Fac. Sc.*, Dakar, 8, 5-87.
- CARR (D.J.), 1961. — Chemical influences of the environment. *Enc. Pl. Phys.*, 16, 737-794.
- CARR (D.J.) et PATE (J.S.), 1967. — Ageing in the Whole Plant. Symp. Soc. f. Exp. Biol., 21, 559-599. Cambridge, Univ. Press, G.B.
- C.F.P.I., 1971. — Fruitone. Arboriculture fruitière. *Dépl. comm.*, C.F.P.I. Asnières.
- CHAMPAGNAT (P.), 1954. — Les corrélations sur le rameau d'un an des végétaux ligneux. *Phyton*, 4, (1/2), 1-102.
- CHAMPAGNAT (P.), 1965. — Rameaux courts et rameaux longs. *Enc. Pl. Phys.*, 15, 1, 1165-1170.
- CHAPMAN (J.D.) et WHITE (F.), 1970. — The evergreen forests of Malawi. *Commonw. For. Inst.*, Univ. Oxford, 190 p.
- CHAPPUIS (C.), 1971. — Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux : l'évolution des chants en forêt équatoriale. *La Terre et la Vie*, 118, 183-202.
- CHARRIER (A.), 1969. — Contribution à l'étude de la morphogénèse et de la multiplication végétative du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.). *Café Cacao Thé*, 13, 2, 97-115.
- CORNER (E.J.H.), 1949. — The Durian Theory or the Origin of the Modern Tree. *Ann. Bot.*, N.S., 13, 52, 367-414.
- COWAN (I.R.) et MILTHORPE (F.L.), 1968. — Physiological responses in relation to the environment within the plant cover. U.N.E.S.C.O., *Rech. Res. Nat.*, 5, 107-130.
- CREMERS (G.), *en préparation*. — Architecture de quelques lianes d'Afrique tropicale. Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive.
- DARWIN (C.), 1845 (éd. 2). — Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries visited during the Voyage of H.M.S. Beagle round the world. John Murray, London, 519 p.
- DAWSON (J.W.) et SNEDDON (B.V.), 1969. — The New Zealand Rain Forest : A Comparison with Tropical Rain Forest. *Pac. Sc.*, 23, 131-147.
- DONIS (C.), 1948. — Essai d'économie forestière à Mayumbé. I.N.E.A.C., sér. sc., 37.
- DONSELAAR—ten BOKKEL HUIJINK (W.A.E. van), 1966. — Structure, root system and periodicity of savanna plants and vegetations in Northern Surinam. *North Holland Publ. Comp.*, Amsterdam. 162 p.
- DUBOST (G.), 1968. — Les niches écologiques des forêts tropicales sud-américaines et africaines, sources de convergences remarquables entre Rongeurs et Artiodactyles. *La Terre et la Vie*, 22, 3-28.
- FEDOROV (A.A.), 1966. — The structure of the tropical rain forest and speciation in the humid tropics. *J. Ecol.*, 54, 1-11.
- FORD (E.D.) et NEWBOULD (P.J.), 1971. — The leaf canopy of a coppiced deciduous woodland. *J. Ecol.*, 59, 3, 843-862.
- FRENCH (C.S.), 1960. — The chlorophylls *in vivo* and *in vitro*. *Enc. Pl. Phys.*, 5, 1, 252-297.
- FREUDENTHAL (H.), 1961. — Exacte logica. Erven Bohn, Haarlem (Pays-Bas), 117 p.
- GALSTON (A.W.), 1961. — The life of the Green Plant. Prentice-Hall, Englewood Cliffs (N.J.), U.S.A., 115 p.
- GEORGE (F.H.), 1965. — Cybernetics and Biology. Oliver & Boyd, Edinburgh. 138 p.
- GESSNER (F.), 1956. — Der Wasserhaushalt der Epiphyten und Lianen. *Enc. Pl. Phys.*, 3, 915-950.
- GILL (A.M.) et TOMLINSON (P.B.), 1971. — Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. *Biotropica*, 3, 2, 109-124.
- GODRON (M.), 1971. — Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux. Thèse, Montpellier. C.N.R.S. AO 2820, 247 p.
- GORSKI (F.), 1963. — Equation de la courbe de photosynthèse en fonction de l'intensité lumineuse. *Coll. intern. C.N.R.S.* (« La Photosynthèse »), 119, 109-112.
- GRANVILLE (J.-J. DE), 1970. — Aperçu sur la structure des pneumatophores de deux espèces de sols hydromorphes : *Mauritia flexuosa* L. et *Euterpe oleracea* Mart. Généralisation au système respiratoire racinaire d'autres palmiers. Rapp. multigr. O.R.S.T.O.M., Cayenne, B 42, 53 p.
- GUPPY (N.), 1958 (éd. Penguin 1961). — Wai-Wai ; Through the forests north of the Amazon. Penguin Books, 1650, 366 p.

- HALLÉ (F.), 1966. — Etude de la ramification du tronc chez quelques Fougères arborescentes. *Adansonia, N.S.*, 6, 3, 405-424.
- HALLÉ (F.) et MARTIN (R.), 1968. — Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. - Euphorbiacées - Crotonoïdées). *Adansonia, N.S.*, 8, 4, 475-503.
- HALLÉ (F.), et OLDEMAN (R. A. A.), 1970. — Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Masson, Paris, 178 p.
- HALLÉ (N.), LE THOMAS (A.) et GAZEL (M.), 1967. — Trois relevés botaniques dans les forêts de Bélinga (N.-E. du Gabon). *Biologia Gabonica*, 3, 1, 3-16.
- HLADIK (A.), 1970. — Contribution à l'étude biologique d'une Araliaceae d'Amérique tropicale : *Didymopanax morototoni*. *Adansonia, N.S.*, 10, 3, 383-407.
- 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*, 23, 25-117.
- HOLTUM (R. E.), 1961. — Plant life in Malaya. Longmans, Green & Co., London, 254 p.
- HOUTZAGERS (G.), 1956. — Houtteelt der gematigde luchtstreek. 1, 576 p.; 2, 438 p. Tjeenk Willink, Zwolle, Pays-Bas.
- HUGHES (A. P.), 1966. — The importance of light compared with other factors affecting plant growth. in BAINBRIDGE et coll., 1966.
- HUTTEL (C.), 1967. — Ecologie forestière en basse Côte-d'Ivoire. Rapp. multigr. O.R.S.T.O.M., Centre d'Adiopodoumé, 25 + 5 p.
- HYAMS (E.) et McQUITTY (W.), 1969. — Great Botanical Gardens of the World. Nelson & Son, London, 288 p.
- JACQUIOT (C.), 1970. — La forêt. Masson & C<sup>e</sup>, Paris, 160 p.
- JANZEN (D. H.), 1967. — Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution*, 21, 3, 620-637.
- JANZEN (D. H.), 1970. — Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The Am. Naturalist*, 104, 940, 501-528.
- JANZEN (D. H.), 1970. — *Jacquinia pungens*, a Heliophile from the Understory of Tropical Deciduous Forest. *Biotropica*, 2, 2, 112-119.
- JENIK (J.) et SEN (D. N.), 1964. — Morphology of root systems in trees: a proposal for a terminology. Abstr. 10th. Int. Bot. Congr., Edinburgh, 393-394.
- KALMUS (H.), éd., 1966. — Regulation and Control in Living Systems. John Wiley & Sons, London, 468 p.
- KERFOOT (O.), 1963. — The root systems of tropical forest trees. *Commonw. For. Rev.*, 42, 3, 19-26.
- KILLIAN (Ch.) et LEMÉE (G.), 1956. — Les Xérophytes : leur économie d'eau. *Enc. Pl. Phys.*, 3, 787-824.
- KIRA (T.) et SHIDEI (T.), 1967. — Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western pacific. *Jap. J. Ecol.*, 17, 2, 70-87.
- KOK (B.), 1960. — Efficiency of photosynthesis. *Enc. Pl. Phys.*, 5, 1, 566-633.
- KOURSANOV (A. L.), 1959. — Cité dans WARDLAW, 1968.
- KOZŁOWSKI (T. T.), 1971. — Growth and Development of Trees, vol. I. *Academic Press*, New York, 443 p.
- KUBIKOVA (J.), 1967. — Contribution to the classification of root systems in woody plants. *Prestlia* (Praha), 39, 3, 236-243.
- LAETSCH (W. M.), 1968. — Chloroplast specialization in Dicotyledons possessing the C<sub>4</sub>-dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO<sub>2</sub>-fixation. *Am. J. Bot.*, 55, 8, 875-883.
- LEEUEWENBERG (A. J. M.), 1961. — The Loganiaceae of Africa. I. Anthocleista. *Acta Bot. Neerl.*, 10, 1-53.
- LEHNINGER (A. L.), 1965, (trad. fr. 1969). — Bioénergétique. Ediscience, Paris, 238 p.
- LEOPOLD (A. C.), 1964. — Plant Growth and Development. McGraw-Hill, New York, 466 p.
- LÉVÊQUE (A.), 1967. — Les sols ferrallitiques de Guyane française. *Mém. O.R.S.T.O.M.*, 3, 4, 1-165.
- LINDEMAN (J. C.) et MENNEGA (A. M. W.), 1963. — Bomenboek voor Suriname. Ed. Dienst 'sLands Bosbeh., Paramaribo, Suriname, 312 p.
- LINDEMAN (J. C.) et MOOLENAAR (S. P.), 1959. — Preliminary survey of the vegetation types of northern Suriname. *The Veg. of Sur.*, 1, 2, 145; cf. 'sLands Bosbeheer, Paramaribo, Suriname.

- MANGENOT (G.), 1964. — Introduction (à la théorie du Durian). *Adansonia, N.S.*, 4, 1, 423-425.
- MANGENOT (G.), 1969. — Réflexions sur les types biologiques des plantes vasculaires. *Candollea*, 24, 2, 279-294.
- MARTIUS (C.F.P. von), EICHLER (A.G.) et URBAN (I.), 1840-1906. — Flora Brasiliensis. 15 t. Réimpr. (1964-1965). Stechert-Hafner, New York.
- MASSART (J.), 1923. — Recherches expérimentales sur la spécialisation et l'orientation des tiges dorsiventrals. *Mém. Acad. R. Belg., Cl. Sc.*, 5, 1-55.
- MAYER (A.M.) et POLJAKOFF-MAYBER (A.), 1963. — The germination of seeds. Macmillan, New York (et Pergamon, Oxford, G.B.), 236 p.
- McARTHUR (R.H.), 1969. — Patterns of communities in the tropics. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1, 19-30.
- McCLURE (H.E.), 1969. — An estimation of a bird population in the primary forest of Selangor, Malaysia. *Malay. Nat. J.*, 22, 179-183.
- McLEAN (R.C.) et IVIMEY-COOK (W.R.), 1967. — Textbook of theoretical Botany, 3, 3160-3206. Longmans, London.
- MENNINGER (E.A.), 1967. — Fantastic trees. *Viking Press*, New York, 304 p.
- MONOD (J.), 1970. — Le hasard et la nécessité. Seuil, Paris, 197 p.
- MONSI (M.), 1968. — Mathematical models of plant communities. U.N.E.S.C.O., *Rech. Ress. Nat.*, 5, 131-149.
- NEVILLE (P.), 1970. — « Immunité » des bourgeons de rameaux courts vis-à-vis de la sénescence chez *Maclura pomifera* (Rafin.) Schneider. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 117, 49-54.
- NEWMAN (I.V.), 1954. — Locating strata in tropical rain forests. *J. Ecol.*, 42, 1, 218-219.
- NOZERAN (R.), BANCILHON (L.) et NEVILLE (P.), 1971. — Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Advances in Morphogenesis*, 9, 1-66; Acad. Press, Inc, New York, London.
- ODUM (E.P.), 1959. — Fundamentals of Ecology. W.B. Saunders Cy, Philadelphia-London, 546 p.
- ODUM (E.P.), 1969. — The Strategy of Ecosystem Development. *Science*, 164, 262-270.
- OGAWA (H.), YODA (K.), KIRA (T.), OGINO (K.), SHIDEI (T.), RATANAWONGSE (D.) et APASUTAYA (C.), 1965. — Comparative ecological study on three main types of forest vegetation in Thailand. I. - Structure and floristic composition. II. - Plant Biomass. *Nat. and Life in Southeast Asia*, 4, 13-48, 49-80.
- OLDEMAN (R.A.A.), 1969. — Etude biologique des pinotières de la Guyane française. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol., 10, 3-18.
- OLDEMAN (R.A.A.), 1970. — Voir HALLÉ et OLDEMAN, 1970.
- OLDEMAN (R.A.A.), 1971. — Un *Eschweilera* (Lecythidaceae) à pneumatophores en Guyane Française. *Cah. O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol., 15, 21-27.
- OLDEMAN (R.A.A.), 1972. — L'architecture de la végétation ripicole forestière des fleuves et criques guyanais. *Adansonia, N.S.*, 12, 2, 253-265.
- PAIJMANS (K.), 1970. — An analysis of four tropical rain forest sites in New Guinea. *J. Ecol.*, 58, 1, 77-101.
- PAULIAN (R.), 1947. — Observations écologiques en forêt de basse Côte-d'Ivoire. Lechevalier, Paris, 146 p.
- PÉRÈS (J.-M.), 1961. — Océanographie biologique et biologie marine. *P.U.F.*, Paris, 1, 541 p.
- PHILIPSON (W.R.), WARD (J.M.) et BUTTERFIELD (B.G.), 1971. — The Vascular Cambium, its development and activity. Chapman & Hall, London, 182 p.
- PIJL (L. VAN DER), 1953. — The shedding of leaves and branches of some tropical trees. *Indon. J. for Nat. Sc.*, 109, 11-25.
- PITOT (A.), 1958. — Rhizophores et racines chez *Rhizophora* sp. *Bull. I.F.A.N.*, Dakar, 20, 4, 1103-1138.
- PRÉVOST (M.-F.), 1967. — Architecture de quelques Apocynacées ligneuses. *Mém. Soc. Bot. Fr.*, 114, 23-36.
- PRÉVOST (M.-F.), 1969. — Arrêts méristématiques chez *Tabernaemontana crassa* Benth. Rapp. multigr. O.R.S.T.O.M., Adiopodoumé, 62 p.
- RICHARDS (P.W.), 1952. — The tropical Rain Forest. Cambridge Univ. Press, 450 p.



- RICHARDS (P.W.), 1969. — Speciation in the tropical rain forest and the concept of the niche. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1, 149-153.
- RITTERBUSCH (A.), 1971. — Morphologische Untersuchungen zur Wuchsform von Philodendron. *Bot. Jb.*, 90, 4, 527-549.
- ROLLET (B.), 1969. — Etudes quantitatives d'une forêt dense humide sempervirente de la Guyane vénézuélienne. Thèse Fac. Sc. Univ. Toulouse, C.N.R.S. 2969, 1-404 (+ app.).
- ROUX (J.), 1968. — Sur le comportement des axes aériens chez quelques plantes à rameaux végétatifs polymorphes. Le concept de rameau plagiotrope. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, Paris, sér. 12, 9, 109-256.
- SAGOT (P.), 1885. — Tribus Lecythideae. (Dans : « Plantes de la Guyane française ».) *Ann. Sc. Nat.*, sér. 6, 30, 198-216.
- SALISBURY (F. B.) et PARKE (R. V.), 1965. — Vascular Plants: Form and Function. Wadsworth Inc., Belmont (Cal.), U.S.A., 184 p.
- SARLIN (P.), 1954. — Bois et Forêts de la Nouvelle Calédonie. C.T.F.T., Nogent-sur-Marne, 303 p. + 131 pl.
- SCARRONE (F.), 1969. — Recherches sur les rythmes de croissance du Manguier et de quelques végétaux ligneux malagasy. Thèse, Univ. Clermont-Ferrand, sér. E, n° 99, 438 p.
- SCARRONE (F.), 1971. — Remarques sur l'édification de la charpente d'un jeune Manguier (*Mangifera indica* L.) à Madagascar. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272, 3049-3052.
- SCHIMPER (A. F. W.), 1903. — Plant Geography (trad. angl.). Clarendon Press, Oxford, 839 p.
- SCHNELL (R.), 1965. — Aperçu préliminaire sur la phytogéographie de la Guyane. *Adansonia, N.S.*, 5, 3, 309-355.
- SCHNELL (R.), 1970-1971. — Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux (2 t.). Gauthier-Villars, Paris, 951 p.
- SCHULZ (J. P.), 1960. — Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. *Verh. Kon. Ned. Akad. Wet., afd. Natuurk.*, reeks 2, 53, 1, 1-267 (Ed. N. Holl. Uitg. Mij, Amsterdam).
- SELL (Y), 1969. — Etudes de quelques thèmes de variabilité dans la famille des Acanthacées. Thèses Fac. Sc. Univ. Strasbourg, 120 p + 120 fig + 10 pl.
- SHINOZAKI (K.), YODA (K.), HOZUMI (K.) et KIRA (T.), 1964 A. — A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. I. Basic analyses. *Jap. J. Ecol.*, 14, 3, 97-105.
- SHINOZAKI (K.), YODA (K.), HOZUMI (K.) et KIRA (T.), 1964 B. — A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Jap. J. Ecol.*, 14, 4, 133-139.
- STEENIS (C. G. G. J. VAN), 1956. — Basic principles of rain forest sociology. U.N.E.S.C.O., *Actes Coll. Kandy*, 159-165.
- STEENIS (C. G. G. J. VAN), 1956 A. — Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. U.N.E.S.C.O., *Actes Coll. Kandy*, 212-218.
- TAKEUCHI (M.), 1961. — The structure of the Amazonian Vegetation. II. Tropical Rain Forest. *J. Fac. Sc. Univ. Tokyo*, 3, 8, 1, 1-26.
- TAKEUCHI (M.), 1962. — The Structure of the Amazonian Vegetation. V. Tropical Rain Forest near Uaupés. *J. Fac. Sc. Univ. Tokyo*, 3, 8, 6, 289-296.
- THOM (R.), 1968. — Une Théorie dynamique de la Morphogénèse. I.U.B.S. Symp. « Towards a theoretical biology », 1, 152-179.
- TOMLINSON (P.B.), 1970. — Dichotomous branching in *Flagellaria indica* (Monocotyledones). *Bot. J. Linn. Soc.*, 63, suppl. 1, 1-14.
- TOMLINSON (P.B.), 1971. — The shoot apex and its Dichotomous Branching in the *Nypa* Palm. *Ann. Bot.*, 35, 865-879.
- TOMLINSON (P. B.), 1972. — Growth habits of tropical trees; some guiding principles. Smiths. Inst. Press, Washington, *Trop. For. Ecosyst. in Afr. and S. Amer.*, 129-144.
- TOMLINSON (P.B.) et ZIMMERMANN (M.H.), 1967. — The « wood » of Monocotyledons. *Bull. Int. Ass. Wood. Anat.* (Zürich, Suisse), 1967, 2, 4-24.
- VEILLON (J.-M.), 1971. — Une Apocynacée monocarpique de Nouvelle Calédonie, *Cerberiopsis candelabrum* Vieill. *Adansonia, N.S.*, 11, 4, 625-639.
- WALLACE (B.) et SRB (A. M.), 1964 (2<sup>e</sup> éd.). — Adaptation. *Found. of Mod. Biol. Ser.*, Prentice-Hall, Englewood Cliffs (N. J.), U.S.A., 115 p.

- WARDLAW (C. W.), 1968. — Morphogenesis in Plants. A Contemporary Study. Methuen & Co. Ltd., London, 451 p.
- WAREING (P. F.), 1966. — Ecological aspects of seed dormancy and germination. in *Repr. Biol. and Tax. of Vasc. Pl.* (éd. J. G. Hawkes), Pergamon, Oxford, 103-121.
- WELKIE (G. W.) et CALDWELL (M.), 1970. — Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> pathways of carbon fixation. *Canad. J. Bot.*, 48, 12, 2135-2146.
- WENT (F. W.), 1930. — Over de biologie van epiphyten. *De Tropische Natuur*, 19, 1, 1-11.
- WESTHOFF (V.), 1965. — Plantengemeenschappen. in « Uit de plantenwereld », 288-349. De Haan, Zeist, Pays-Bas.
- WHITTINGHAM (C. P.), 1964. — The Chemistry of Plant Processes. Methuen, London, 208 p.
- WIT (H. C. D. DE), 1963 (éd. franç. 1966). — Les Plantes du Monde, 1. Hachette, Paris, 333 p.
- WOOLHOUSE (H. W.), 1967. — The Nature of Senescence in Plants. *Symp. Soc. f. Exp. Biol.*, 21, 179-213. Cambridge, Univ. Press., G.B.
- ZIMMERMANN (M. H.) et BROWN (C. L.), 1971. — Trees, structure and function. Springer, Berlin, 336 p.

## Table des matières

PRÉFACE .....	5
PRÉLUDE .....	8
INTRODUCTION .....	10
<i>Historique</i> .....	10
<i>But du présent travail</i> .....	12
<i>Méthode d'analyse et de synthèse</i> .....	14

### PREMIERE PARTIE : LES ARBRES

<i>Résumé</i> .....	17
Chapitre I. — LE COMPORTEMENT FORESTIER DES ARBRES .....	19
<i>Architecture et modèle de croissance</i> .....	19
<i>La réitération du modèle</i> .....	33
<i>Relation entre hauteur et diamètre chez les arbres</i> .....	46
Chapitre II. — ESQUISSE D'UN SCHÉMA FONCTIONNEL DE L'ARBRE ....	51
<i>Schéma fonctionnel général</i> .....	52
<i>Le bois et l'hydrosystème</i> .....	56
<i>La photosynthèse</i> .....	60
<i>Courbes de production</i> .....	62
<i>Tentative de définition de la vigueur</i> .....	68

### DEUXIEME PARTIE : DESCRIPTIONS DE FORETS

<i>Résumé</i> .....	73
Chapitre III. — LA FORÊT AU PLATEAU DE LA DOUANE .....	75
<i>Techniques et méthodes</i> .....	75
<i>Quelques notes floristiques</i> .....	79
<i>Les ensembles forestiers</i> .....	80
<i>Planimétrie des projections de cimes</i> .....	83
<i>Localisation et fréquence de la réitération</i> .....	84
<i>Les lianes</i> .....	87

<i>Les mouvements forestiers de haut en bas</i> .....	89
<i>Récapitulation des faits acquis</i> .....	90
Chapitre IV. — LA FORÊT A CRIQUE GRÉGOIRE .....	91
<i>Amélioration de la méthode</i> .....	91
<i>Quelques notes floristiques</i> .....	92
<i>Les ensembles forestiers</i> .....	94
<i>La relation entre hauteurs et diamètres des arbres</i> .....	97
<i>Planimétrie des projections de cimes</i> .....	98
<i>Localisation et fréquence de la réitération</i> .....	99
<i>Les lianes, les épiphytes et les plantes mobiles</i> .....	99
<i>Récapitulation des faits acquis</i> .....	103
Chapitre V. — LA FORÊT A MONT BELVÈDÈRE .....	105
<i>Quelques notes floristiques</i> .....	105
<i>Les ensembles forestiers</i> .....	107
<i>La relation entre hauteurs et diamètres des arbres</i> .....	111
<i>L'imbrication forestière</i> .....	112
<i>Planimétrie des projections de cimes</i> .....	114
<i>Récapitulation des faits acquis</i> .....	114
TROISIÈME PARTIE : LE MODÈLE FORESTIER	
<i>Résumé</i> .....	115
Chapitre VI. — UN MODÈLE DE LA FORÊT GUYANAISE .....	117
<i>Les structures aériennes</i> .....	117
<i>Sylvigénèse, géométrie des ensembles forestiers, gradients</i> <i>écologiques</i> .....	130
<i>Les structures souterraines</i> .....	135
<i>Les surfaces d'inversion</i> .....	137
<i>L'effet de balance</i> .....	140
<i>L'effet de libération</i> .....	142
<i>Energétique de la sylvigénèse</i> .....	142
Chapitre VII. — CONTRÔLE DU MODÈLE FORESTIER .....	145
<i>Exemples guyanais</i> .....	145
<i>Exemples néotropicaux</i> .....	157
<i>Exemples africains</i> .....	165
<i>Exemples asiatiques</i> .....	170
<i>Exemples pacifiques</i> .....	175
<i>Exemple européen</i> .....	178
<i>Récapitulation et discussion</i> .....	179
QUELQUES PERSPECTIVES EN GUISE DE CONCLUSION GÉNÉRALE .....	185
APPENDICE (NOTES NUMÉROTÉES) .....	191
BIBLIOGRAPHIE .....	193
TABLE DES MATIÈRES .....	199
INDEX ALPHABÉTIQUE .....	201

## Index alphabétique

Les noms taxonomiques incluent ceux de tous les genres et espèces cités ; le nom d'auteur provient de l'Index Kewensis. Un nom de genre en romain est une mise en doute de son statut, au moins dans le contexte où il apparaît ici. En dehors des genres et des espèces, d'autres taxa ont été mentionnés seulement quand c'était indispensable.

Pour les termes et notions, un numéro de page en *italique* indique une description importante ou une définition. La mise entre parenthèses d'un numéro signifie que la page comporte des éléments se rapportant à la notion, mais sans mention du terme évoqué.

- Abuta* Aubl., 31.  
*Allamanda* L., 87.  
*Alsophila microdonta* Desv., 38.  
*Andira surinamensis* Splitg., 46.  
*Angiospermes*, 33.  
*Aniba* Aubl., 26.  
*Annona* L., 33.  
*Anthocleista procera* Leprieur, 49.  
*Aparisthmium cordatum* Baill., 24.  
*Araucaria hunsteinii* K. Schum., 175.  
architecture, 19, 71, 115, 124-126.  
architecture forestière, 73, 91, 92, 115, 116, 134, 171.  
*Aspidosperma* Mart. et Zucc., 28.  
*Aspidosperma marcgravianum* Woods, 79.  
*Astrocaryum* G.F.W. Mey, 94, 105, 157.  
*Astrocaryum paramaca* Mart., 21.
- Bagassa* Aubl., 26.  
*Bambusoidae*, 103.  
*Bauhinia* L., 88.  
biomasse, 51, 62, 66, 69, 73, 142-144.  
biomasse, jeune (libre), 62, 63, 68.  
biomasse morte (entropique), 63, 69.  
biomasse (production de), 62, 66, 71, 80, 109-110, 116, 119, 127, 142-144.  
biomasse et énergie, 62-67.  
biotope, 71, 101, 124, 126.  
biotope découvert, 48, 49, 85, 86.  
biotope forestier, 48, 49, 86.  
*Bromeliaceae*, 101.
- Brosimum* Sm., 33.  
*Brosimum paraense* Hub., 79.
- Carapa guianensis* Aubl., 21, 22, 75, 79.  
*Carica papaya* L., 21, 22.  
*Carludovica* Ruiz et Pav., 103.  
*Carpotroche* Endl., 26.  
*Carpotroche longifolium* (Poepp. et Endl.) Bth., 31.  
*Casearia* Jacq., 30, 31.  
*Casearia macrophylla* Vahl, 41.  
*Cecropia* L., 26, 31, 50, 58, 79, 115, 129-130, 150, 178.  
*Cecropia sciodaphila* Mart., 129.  
*Cedrela* L., 22.  
*Ceiba* Mill., 28, 58.  
*Ceiba pentandra* Gaertn., 28, 59, 113.  
*Cerberiopsis candelabrum* Vieill., 22.  
chablis, 73, 105, 107, 109-110, 113, 144, 150, 157, 172, 177.  
cheminées écologiques, 48, 49, 70, 84, 97, 111, 157.  
*Chytroma* Miers, 33.  
*Cinnamomum celebicum* Miq., 30.  
*Clusia* L., 89, 101, 157.  
*Coccoloba guianensis* Meissn., 31.  
*Connarus fasciculatus* (D.C.) Planch., 24.  
*Conohoria* Aubl., 25, 26.  
*Cordia* L., 25, 31.  
*Cordia nodosa* Lam., 79, 87.  
*Cordia tetrandra* Aubl., 25.

- Cordia tomentosa* Lam., 31.  
*Couepia* Aubl., 33.  
*Couma* Aubl., 26.  
*Couratari* Aubl., 28, 107, 113.  
 croissance, 51.  
 croissance stagnante, 82, 126.  
 croissance (unité de), 29, 30.  
*Croton* L., 24, 48.
- Dacryodes epiphytica* Vahl, 101.  
*Dactylis* L., 60.  
 dégénérescence architecturale, 38, 71, 80, 110, 115.  
*Desmoncus orthacanthos* Mart., 22.  
*Dicorynia* Bth., 33, 96.  
*Dicorynia guianensis* (Aubl.) Amsh., 66, 79, 94, 96, 107.  
*Didymopanax morototoni* (Aubl.) Decne et Planch., 24.  
*Diploctropis* Bth., 111.  
*Diploctropis purpurea* L.C. Rich., 79, 96.  
 Diptercarpacées, 170-175.  
*Diospyros* L., 28.  
*Diospyros sericea* A.D.C., 28, 38, 97.  
*Dipteryx odorata* (Aubl.) Willd., 27.  
 djougoung-pété, 91, 96-97, 153.  
*Duguetia* St. Hil., 50, 107.  
*Duroia* L., 25.
- effet de balance, 116, 140, 141.  
 effet de libération, (116), 142.  
 élimination, 80, 89-90, 124, 169, 172, 180.  
 énergie, 18, 63-68, 122, 129.  
 énergie (bouffée d'), 67.  
 énergie d'assimilation, 54, 55, 64, 115, 119, 142-144.  
 énergie enthalpique, 64, 66, 69, 70, 124, 126, 142-144.  
 énergie (entrée d'), 54, 70.  
 énergie entropique, 63, 65, 89, 142-144.  
 énergie d'expansion, 54, 55, 64, 90, 119, 142-144.  
 énergie (flux d'), 51, 71, 142-144.  
 énergie libre, 63, 65, 68, 142-144.  
 énergie (sortie d'), 54.  
 ensemble forestier, 73, 80, 94, 107, 115.  
 ensemble d'avenir, 73, 82, 96, 122-124, 131.  
 ensemble infrastructural, 73, 109, 110, 115, 124-127, 129, 131, 142, 144.  
 ensemble du passé, 73, 80, 110, 124, 129, 130.  
 ensemble du présent, 73, 80, 107, 117-122, 129, 130.  
 ensemble structural, 73, 82, 94, 107, 108, 129.  
 épiphytes, 73, 101, 117, 119, 120, 178.  
*Euterpe* Gaertn. emend. Mart., 46, 160.  
*Euterpe oleracea* Mart., 22.  
*Eschweilera* Mart., 33, 92, 107.  
*Eperua* Aubl., 33, 94, 96, 97.
- Fagara* L., 26.  
*Fagus sylvatica* L., 178.  
*Faramea* Aubl., 31.  
*Ficus* Tourn. ex L., 46, 89, 101.
- Ficus anguina* R. Ben., 89.  
*Ficus repens* Hook. ex Miq., 103.  
*Flagellaria indica* L., 24.  
 floristique, 73, 75, 77, 79-80, 92-94, 105-107.  
 Fougères, 101.  
*Fusaea longifolia* Aubl., 26.
- Geissospermum sericeum* (Sagot) Bth., 27, 39, 79, 80.  
*Geonoma stricta* (Poit.) Kunth., 22.  
 géotropisme positif, 89.  
 Gesneriacées, 101.  
*Gossypium hirsutum* L., 39, 40.  
*Goupia glabra* Aubl., 30, 41, 66, 67, 113.  
 gradient écologique, 92, 108, 115, 124, 130-135, 138, 169.  
 gradient modulé, 130, 132, 134, 144, 186, 187.  
 gradient morphogénétique, 29, 34.  
 Gramineae, 60.  
*Guarea* Fr. All. ex L., 89.  
*Guatteria* Ruiz et Pav., 30-31.  
*Gymnospermes*, 59, 62, 175.
- herbes, 41, 55, (86).  
*Hernandia guianensis* Aubl., 149.  
*Heteropsis* Kunth., 103.  
*Hevea* Aubl., 46.  
*Hevea brasiliensis* Muell. Arg., 24, 26.  
*Hillia* Jacq., 101.  
*Himatanthus articulatus* (Vahl) Woods., 24.  
*Hirtella* L., 31, 33.  
*Hirtella cauliflora* Hub., 31.  
 homéostasie, 65, 131, 181, 188.  
 homéorhésie, 65.  
*Hura* L., 58.  
*Hura crepitans* L., 149, 159.  
 hydrosystème, 56-59.  
*Hyphaene* Gaertn., 24.  
*Hymenaea* L., 33.  
*Hymenolobium flavum* Bth., 79, 80.
- imbrication forestière, 73, 112-113, 139-140, 153, 167, 172, 179.  
*Inga* Scop., 33, 50, 58, 149, 150, 179.  
*Inga leiocalycina* Bth., 79.  
 interception de lumière, 73, 122.  
 interception (écran d'), 73, 83, 98, 99, 114, 122, 132.  
*Iryanthera* Warb., 50, 157.  
*Iryanthera sagotiana* Warb., 50.
- Lacmellea* Karst., 28.  
*Lacmellea aculeata* (Ducke) Monach., 157.  
*Lecythis* Loefl., 33, 92, 107, 110, 113.  
 lianes, 73, 87-88, 99-101, 119, 120.  
*Licania* Aubl., 33, 92.  
*Lonchocarpus chrysophyllus* Kleinh., 88.
- Mabea piriri* Aubl., 87.  
*Mabea taquari* Aubl., 28, 87.  
*Maclura pomifera* (Rafin.) Schn., 43.  
*Mangifera indica* L., 26, 43, 46, 49, 67.

- Manilkara* Adans., 26.  
*Marantaceae*, 103.  
*Marcgravia* L., 103.  
*Metrosideros robusta* A. Cunn., 178.  
*Michelia champaca* L., 30.  
*Miconia* Ruiz et Pav., 24.  
*Minuartia guianensis* Aubl., 27, 39, 107, 110.  
 modèle arborescent, 17, 19, 71, 115, 179.  
 modèle initial, 17, 37, 43, 44, 46-50, 55, 115, 119, 122.  
 modèle intermédiaire, (22), (26), 80.  
 modèle (nomenclature), 19, 20.  
 modèle (notation symbolique), 36.  
 modèle forestier, 115, 179.  
 monopode instable, 24, 25, 32, 38.  
*Mora excelsa* Bth., 159.  
*Mouriri crassifolia* Sagot, 31-32.  
*Myrcia* D.C., 32.  
*Myrcia bracteata* (Rich.) D.C., 22.  
  
*Nannorrhops* H. Wendl., 24.  
*Newtonia suaveolens* (Miq.) Brennan, 94.  
 niche, 187-189.  
*Nypa* Steck, 24.  
  
*Ocotea* Aubl., 28.  
*Ocotea oblonga* Mez, 79.  
*Ocotea rubra* Mez, 79.  
*Oenocarpus oligocarpa* (Griseb.) W. Boer, 20-21.  
*Orchidaceae*, 101-103.  
  
*Pachira insignis* Sav., 26.  
*Pachira aquatica* Aubl., 26.  
*Palmae*, 20, 21, 22, 24, (59), 62, 94, 105, 157, 160.  
*Pandanus* Rumph. ex L., 46.  
*Parinari* Aubl., 33.  
*Peltogyne* Vogel, 33.  
*Peperomia* Ruiz et Pav., 103.  
*Perebea* Aubl., 31.  
*Persea americana* L., 67.  
*Phenakospermum guianense* Endl., 22.  
*Philodendron* Schott, 103.  
*Philodendron guttiferum* Kunth, 103.  
*Philodendron surinamense* Schott, 103.  
*Philodendron linnaei* Kunth, 103.  
*Phyllanthus amarus* Schum. et Thonn., 34, 39, 41.  
*Phyllanthus urinaria* L., 41.  
 physionomie, 17, 31, 43, 82, 113, 145.  
*Piper* L., 26.  
*Piratinera* Aubl., 33.  
*Piratinera guianensis* Aubl., 79.  
*Pithecellobium* Mart., 79, 107.  
 plantes mobiles, 73, 101-103, 122, 124, 167.  
 plantes nomades, 80, 129, 150, 157.  
 plantes sciaphiles, 75, 129, 150, 157.  
*Polyalthia* Blume, 167.  
*Potalia amara* Aubl., 22.  
*Pourouma* Aubl., 27, 129.  
*Pouteria* Aubl., 26, 79.  
 préséances, 34.  
*Priourella* Pierre, 26.  
  
*Protium* Burm. f., 26, 79, 80, 87, 89.  
*Protium neglectum* Burm. f., 79.  
*Psychotria* L., 24.  
*Pterocarpus* L., 33.  
  
*Quararibea guianensis* Aubl., 25.  
*Quararibea turbinata* Poir. in Lam., 25, 46, 48, 49, 79, 87.  
*Quercus* L., 60.  
  
 rajeunissement, 65, 68, 69, 116, 120, 127, 144.  
 rameaux courts, 26, 39, 43.  
 ramification, 17, 22, 37.  
 ramification continue, 27, 29, 31.  
 ramification diffuse, 27, 29, 31.  
 ramification rythmique, 27, 28, 29.  
 ramification séquentielle, 17, 22, 37, 38.  
 reconstitution forestière, 127, 129, 179.  
 régénération, 17, 38-39, 97, 122.  
 répétition du modèle, 17, 21, 22, 31, 34, 37, 38, 44, 55, 67, 71, 115.  
 répétition (révélation expérimentale), 39-43.  
 répétition (vagues de), 43-44, 80, 84-87, 99.  
 répétition déficiente, 50, 69, 87.  
 relation (H/d), 17, 46-50, 73, 97, 111, 112, 132, 142, 150, 153, 157, 162-165, 172, 183.  
*Rhizophora* L., 27.  
*Rhizophora mangle* L., 27, 29, 37, 68.  
*Rhodospatha* Poepp. et Endl., 103.  
*Rinorea* Aubl., 25.  
 ripicole, 86, 109, 111, 112.  
*Rollinia* St. Hil., 33, 79.  
*Ryania* Vahl, 31.  
*Ryania speciosa* Vahl, 22, 31.  
  
*Sagotia racemosa* Baill., 96.  
*Sambucus* Tourn. ex L., 22.  
*Sclerolobium* Vog., 89, 157.  
*Sclerolobium paraense* Hub., 79.  
 sénescence, 65, (103), 126, 129.  
 séquence de différenciations, 29, 33, 34.  
 séquence de différenciations floue, 26, 37-38.  
 séquence de différenciations éphémère, 38.  
 séquence de différenciations latente, 34-39, 40-41, 71.  
 sève, 46, 52-55, 119.  
*Simarouba amara* Aubl., 97.  
*Siparuna* Aubl., 31.  
 sol, 75, 91, 96, 105, 119, 120, 129, 145, 150, 153.  
 sous-bois, 75-77, 82, 94, 130, 134, 150, 157.  
*Spatanthus unilateralis* Desv., 96.  
 spectre lumineux, 133-134.  
*Spondias* L., 26.  
*Sterculia* L., 27.  
 stratification forestière, 73, 107, 115, 117, 130, 131, 175, 179, 185, 186-187.  
 stratification (brouillage de), 73, 84, 117.  
 succession forestière, 67, 127, 144.  
 surface délaminée, 150.  
 surface d'inversion, 116, 137, 138, 150, 157, 167-169, 171-172, 177, 179-183.

- surface de mi-hauteur, 167-169, 171-172, 177, 179-183.  
 surface du sol, 179-183.  
*Swartzia* Schreb., 33, 79, 87, 94, 105.  
*Swartzia prouacensis* (Aubl.) Amsh., 94.  
 sylvigénèse, 115, 126, 129, 130, 134, 139, 142, 181.  
*Symphonia globulifera* L. f., 30, 96.  
 systèmes (de production), 17-18, 51, 53-55, 119, 120.  
 système foliaire, 17-18, 52, 53, 60-62, 119-120.  
 système cambial, 17-18, 52, 53, 56, 59, 120.  
 système racinaire, 17-18, 22, 26, 46, 52-53, 89, 99, 120, 135, 136, 137.
- Tabernaemontana* L., 24.  
*Tabernaemontana crassa* Bth., 23.  
*Talisia* Aubl., 22.  
*Tapura* Aubl., 31.  
*Tecoma* Juss., 87.  
*Terminalia* L., 26, 43, 58, 113.  
*Terminalia amazonia* Exell, 75, 79, 80.  
*Terminalia catappa* L., 39.  
*Tetragastris* Gaertn., 26.  
*Theobroma cacao* L., 39, 41.  
*Theobroma speciosum* Spreng., 27, 28, 41.
- Topobea parasitica* Aubl., 101.  
 topographie, 77, 92, 94, 105, 113, 139-140, 153, 181.  
*Tovomita* Aubl., 96.  
*Trattinickia* Willd., 26.  
*Trema micrantha* Blume, 30, 38.  
*Triplaris surinamensis* Cham., 26.  
 types biologiques, (101), (108), (116), 119.  
 types biologiques et réitération, 86-87.
- Vanilla* Mill., 103.  
 végétation à *Cecropia*, 129, 130, 178.  
 vigueur végétale, 34, 36-37, 38, 39, 51, 67, 68, 69, 69-71.  
 vigueur (niveaux de), 70-71, 80, 82, 89, 99.
- Violaceae*, 25.  
*Viola* Aubl., 28, 43.  
*Viola melinonii* A.C. Smith, 79, 90.  
*Viola surinamensis* (Rol.) Warb., 28, 40.  
*Vismia* Vand., 31, 32.  
*Vouacapoua* Aubl., 33.  
*Vouacapoua americana* Aubl., 94.
- Zea mais* L., 61.  
*Zingiberaceae*, 103.



B I S C A Y E FRÈRES  
I M P R I M E U R S  
22, RUE DU PEUGUE  
BORDEAUX (FRANCE)

Les Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer tendent à constituer une documentation scientifique de base sur les zones intertropicales et méditerranéennes, les pays qui en font partie et sur les problèmes posés par leur développement.

## CAHIERS ORSTOM.

### — Séries périodiques :

- **entomologie médicale et parasitologie** : systématique et biologie des arthropodes d'intérêt médical et vétérinaire, parasitologie, épidémiologie des grandes endémies tropicales, méthodes de lutte contre les vecteurs et les nuisances ;
- **géologie** : études sur les trois thèmes suivants : altération des roches, géologie marine des marges continentales, tectonique de la région andine ;
- **hydrologie** : études, méthodes d'observation et d'exploitation des données concernant les cours d'eau intertropicaux et leurs régimes.
- **océanographie** :  
Sud-Ouest du Pacifique  
Canal de Mozambique et environs  
Atlantique Tropical Est...  
hydrologie, physico-chimie, hydrodynamique, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, niveaux de production, dynamique des stocks, prospection faunistique.
- **hydrobiologie** :  
Bassin Tchadien  
Nouvelle-Calédonie...
- **pédologie** : problèmes soulevés par l'étude des sols : morphologie, caractérisation physico-chimique et minéralogique, classification, relations entre sols et géomorphologie, problèmes liés aux sels, à l'eau, à l'érosion, à la fertilité ;
- **sciences humaines** : études géographiques, sociologiques, économiques, démographiques et ethnologiques.

### — Séries non périodiques :

- **biologie** : études consacrées à diverses branches de la biologie végétale et animale ; agronomie.
- **géophysique** : données et études concernant la gravimétrie, le magnétisme et la sismologie.

**MEMOIRES ORSTOM** : consacrés aux études approfondies (synthèses régionales, thèses...) dans les diverses disciplines scientifiques (75 titres parus).

**ANNALES HYDROLOGIQUES** : depuis 1959, deux séries sont consacrées : l'une, aux Etats africains d'expression française et à Madagascar, l'autre aux Territoires et Départements français d'Outre-Mer.

**FAUNE TROPICALE** : collection d'ouvrages principalement de systématique, couvrant ou pouvant couvrir tous les domaines géographiques où l'ORSTOM exerce ses activités (19 titres parus).

**INITIATIONS/DOCUMENTATIONS TECHNIQUES** : mises au point et synthèses au niveau, soit de l'enseignement supérieur, soit d'une vulgarisation scientifiquement sûre (22 titres parus).

**TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM** : cette collection, diverse dans ses aspects et ses possibilités de diffusion, a été conçue pour s'adapter à des textes scientifiques ou techniques très variés quant à leur origine, leur nature, leur portée dans le temps ou l'espace, ou par leur degré de spécialisation (34 titres parus).

**L'HOMME D'OUTRE-MER** : cette collection, publiée chez Berger-Levrault, est exclusivement consacrée aux sciences de l'homme, et maintenant réservée à des auteurs n'appartenant pas aux structures de l'ORSTOM (9 ouvrages parus).

De nombreuses **CARTES THEMATIQUES**, accompagnées de **NOTICES**, sont éditées chaque année, intéressant des domaines scientifiques ou des régions géographiques très variées.

**BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MEDICALE ET VETERINAIRE** (périodicité mensuelle ; ancienne dénomination jusqu'en 1970 : Bulletin signalétique d'entomologie médicale et vétérinaire) (XXI<sup>e</sup> année).

O. R. S. T. O. M.

*Direction Générale :*

24, rue Bayard, 75008 PARIS

*Services Scientifiques Centraux*

*Service Central de Documentation :*

70-74, route d'Aulnay, 93140 BONDY (France)