Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 42 (1987)

Heft: 1

Artikel: Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental) : structure, composition floristique et régénération naturelle : comparaison entre la forêt primaire et la forêt sélectivement exploitée

Autor: Stutz de Ortega, Liliane C.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-879944

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental)
Structure, composition floristique et régénération naturelle: comparaison entre la forêt primaire et la forêt sélectivement exploitée

LILIANE C. STUTZ DE ORTEGA

RÉSUMÉ

STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1987). Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental). Structure, composition floristique et régénération naturelle: comparaison entre la forêt primaire et la forêt sélectivement exploitée. *Candollea* 42: 205-262. En français, résumés français et anglais.

L'analyse de sa structure et de sa flore a révélé la forêt du Haut Parana comme une formation mixte saisonnière semi-décidue. Nous avons comparé deux types de forêts primaires et un type de forêt sélectivement exploitée et partiellement reconstituée. La composition floristique globale de la forêt exploitée montre des différences importantes avec celle de la forêt primaire. En conséquence, il existe, entre ces deux formations, des dissemblances structurelles et physionomiques tout à fait remarquables; en particulier, la stratification et l'état de la régénération de la forêt exploitée apparaissent très influencées par la grande quantité de *Cecropia pachystachya* Trécul.

ABSTRACT

STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1987). Floristic study of various secondary states of forests in Alto Parana (Eastern Paraguay). Structure, floristic composition and natural regeneration: comparison between primary and selectively exploited forests. *Candollea* 42: 205-262. In French, French and English abstracts.

After an analysis of its structure and flora, Alto Parana's forest has appeared to be a semi-evergreen seasonal mixed forest. We have compared two examples of primary forests growing on distinct types of soils and one example of selectively exploited and partly regenerated forest. The total floristic composition of the selectively exploited forest shows important differences in comparison to the primary forest. In consequence, there are some notable structural and physiognomical dissimilarities. Among them, we observe that the stratification and the state of the trees regeneration in the selectively exploited forest are strongly influenced by the great amount of *Cecropia pachystachya* Trécul.

Le cadre naturel

La région extrême-orientale du Paraguay fait partie du bassin d'un des plus importants fleuves d'Amérique latine: le Parana. Cette partie du pays est divisée politiquement en trois départements, dont celui du Haut Parana, qui occupe une position médiane entre 54°30' et 56° de longitude ouest et 24°30' et 26°20' de latitude sud. La superficie du Haut Parana est de 14.130 km^2. L'altitude moyenne est de 250 m s.n.m. avec des extrêmes altitudinaux de 150 m et 300 m s.n.m. Le relief est celui d'une plaine vallonnée, sillonnée par de nombreux cours d'eau s'écoulant d'ouest en est en direction du fleuve Parana (fig. 1). Certains de ces cours d'eau, comme les rio Monday et rio Acaray, sont d'importantes rivières ayant joué un rôle prépondérant dans le développement de la région. Le Haut Parana offre naturellement le paysage forestier caractéristique de la région paranéenne.

CODEN: CNDLAR
ISSN: 0373-2967
42(1) 205 (1987)

© CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 1987

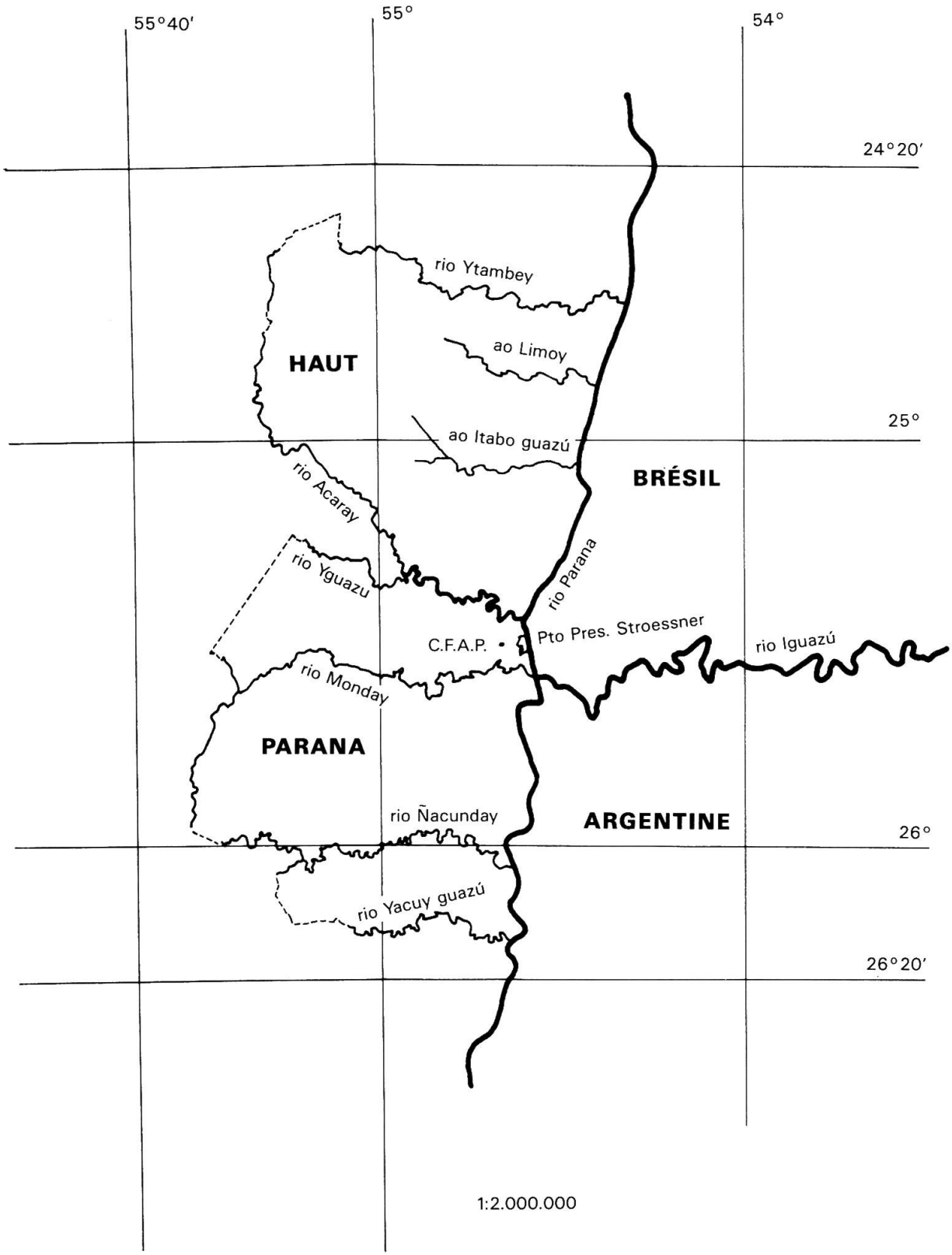


Fig. 1. — Carte du Haut Parana montrant ses principales rivières ainsi que la position du C.F.A.P.

Développement régional

Ce n'est que vers le début des années 60 que cette partie du pays a commencé à être massivement colonisée par des immigrants venus surtout du Paraguay central. La population recensée pour les départements du Haut Parana et de Canindeyu ensemble[1] s'élevait à 9531 habitants en 1950, puis à 24.067 habitants en 1962. Le seul département du Haut Parana comptait environ 199.644 habitants en 1982 (Ministerio de Hacienda, 1985). L'installation des colons suivit le déroulement habituel en zone forestière: abattage de la forêt, brûlis et mise en culture ou création de pâturages artificiels. L'agriculture était limitée, au début, à certaines cultures vivrières, puis les colons se mirent à produire du coton sur de petites surfaces. La pratique de cultures d'exportation se développa rapidement, si bien qu'actuellement dans la bande de territoire qui jouxte le Parana entre Salto del Guaira et Presidente Stroessner, d'immenses parcelles sont déjà transformées en cultures de soja. Il n'existe pas à notre connaissance de référence pour le seul Haut Parana, mais les estimations de la FAO pour l'ensemble du Paraguay oriental sont de l'ordre de 70.000 ha de forêt abattue par année, entre 1965 et 1970, et davantage pour les années suivantes (FAO, 1981).

Le bois est une des premières richesses naturelles du Paraguay. L'expansion du réseau routier du Paraguay oriental, par exemple, doit beaucoup à l'exploitation forestière. Dans le Haut Parana, le massif forestier est à ce jour passablement exploité; quelques espèces forestières particulièrement appréciées en charpenterie, comme le *Tabebuia heptaphylla*, se font déjà très rares. D'autre part, le déboisement progresse rapidement. Enfin, la construction du grand barrage d'Itaipu a été une cause supplémentaire de diminution de forêt dans le département. Ce barrage entre le Brésil et le Paraguay, permet d'utiliser la puissance colossale du Parana à la hauteur de Puerto Presidente Stroessner. La superficie de forêt inondée en amont du barrage a été évaluée à 40.000 ha.

Face à l'évolution de la situation forestière dans le Haut Parana, la FAO initia une aide au Ministère de l'agriculture et de l'élevage (MAG) en aménageant, en 1965, une pépinière de reforestation, à 12 km à l'ouest de Presidente Stroessner. Grâce à un accord d'aide technique et financière avec la DDA (Direction de la coopération suisse au développement et à l'aide humanitaire), connue localement comme COSUDE, cette pépinière devint en 1973 un centre forestier équipé d'une école professionnelle de foresterie. Le Service forestier national, SFN, fut créé en 1975 et assuma dès lors la codirection de ce qui devint le "Centro Forestal Alto Parana" (C.F.A.P.). La superficie totale du C.F.A.P. est de 164 ha, dont 114 ha sont recouverts de forêt naturelle portant des marques très visibles d'une exploitation sélective modérée. L'absence, dans cet endroit, de massif vierge d'intervention humaine, nous a obligé à choisir des parcelles de forêt primaire ailleurs, soit dans un domaine privé situé à 4 km du C.F.A.P.

Climat

Le département du Haut Parana occupe une position médiane dans la zone subtropicale. Selon les auteurs, son climat fait partie, soit des climats continentaux tropicaux, soit des climats continentaux subtropicaux (STUTZ DE ORTEGA, 1986). D'après une adaptation de la classification de KÖPPEN, RUDLOFF (1981) indique pour la région de Presidente Stroessner un climat de type Cral, c'est-à-dire un climat subtropical pluvieux (subtropical "C", rain "r" climate), dont le mois à la température moyenne la plus élevée est chaud (hot, 23°C to 27°C, "a") et le mois le plus froid est doux (mild, 10°C to 17°C, "l").

Sol

Le substrat géologique de la région orientale du Paraguay, c'est-à-dire du territoire délimité d'ouest en est par les fleuves Paraguay et Parana, est très ancien (TERRUGI, 1970). On retrouve dans les deux tiers de cette région la continuation du plateau central brésilien, soit un fragment du Gondwana. Celui-ci fut formé par les dépôts du Pennsylvanien glaciaire et fluvioglaciaire suivis par ceux du Permien. La roche issue de ces dépôts paléozoïques est composée surtout de gneiss

[1] Le département de Canindeyu fut séparé du Haut Parana en 1973.

et de micaschistes avec intrusion de granit (BERTONI & GORHAM, 1973). Cette roche fut ensuite recouverte par les grès du Trias puis par les basaltes de plateau issus des mouvements magmatiques de la période post-triasique. Ces basaltes, qui inondèrent à la suite d'une gigantesque éruption fissurale, un immense territoire au cœur de l'Amérique latine, sont responsables de la formation des sols rouges caractéristiques de la région paranéenne (BERTONI & GORHAM, 1973). Actuellement, la roche-mère est affleurante dans divers endroits, mais très rare dans le Haut Parana.

Les études pédologiques conduites par diverses organisations internationales montrent la présence, dans le Haut Parana, de sols argileux rouges appartenant principalement à deux classes: les sols ferrugineux et les sols ferrallitiques (classification française CPCS, 1967), c'est-à-dire aux ordres des ultisols et des oxisols (U.S. Soil Taxonomy, 1975) ou à ceux des acrisols, des nitosols et des ferralsols (FAO, 1973).

L'étude effectuée par la FAO et l'UNESCO (1971) précise l'existence, dans le Haut Parana, de trois unités-sols caractéristiques.

— Les *orthic acrisols*, sols ferrugineux acides lessivés, profonds, à profils de type A1, Ae, Bt, ce dernier horizon de couleur vive (rubéfaction); en profondeur, on note souvent des traces d'hydromorphie. La kaolinite de néoformation est l'espèce minérale argileuse dominante mais on trouve également des argiles micacées 2:1 et des minéraux primaires peu altérables comme l'orthose. Il n'y a pas de gibbsite libre.
— Les *dystric nitosols*, ferrisols tropicaux plus profondément altérés que les précédents et très proches, morphologiquement, des ferralsols (FAO) ou sols ferrallitiques: on constate que la partie inférieure du profil est une zone d'altération très typique, bariolée de blanc, d'ocre et de rouge, appelée saprolithe ou zone tachetée et pouvant même parfois prendre l'aspect de plinthite lorsque le taux d'humidité augmente. L'altération est forte dans les horizons de surface (disparition des argiles 2: 1 et des minéraux primaires peu altérables, persistance de la kaolinite, néoformation de gibbsite) plus faible dans les horizons profonds et comparable à celle notée pour les acrisols.
— Les *rhodic ferralsols*, sols ferrallitiques caractérisés par l'altération complète des minéraux primaires et la présence d'argiles de type kaolinite. Les oxydes de fer (goethite et hematite) sont abondants.

La localisation de ces trois unités-sols est très spécifique. Les *orthic acrisols* sont répartis le long d'une bande étroite de l'ouest du Haut Parana, les *dystric nitosols* en occupent le centre et le sud, tandis que les *rhodic ferralsols* sont principalement localisés dans le nord-est du département.

La colonie Presidente Stroessner se trouve dans la zone de *dystric nitosols*. Une étude plus particulière de la couverture pédologique de cet endroit a montré sa sensibilité aux processus d'érosion en l'absence de végétation. En outre, ce sol s'est avéré d'une fertilité très moyenne, ce qui le rend peu propice à la mise en valeur agricole (KUGLER, 1982).

La topographie joue un rôle très important pour la qualité du sol. En position de haut de pente, le drainage est bon ce qui assure une aération favorable au sol et une biodégradation rapide de la matière organique. Son pH est de 5.0. La description du profil est la suivante (tiré de FAO/UNESCO, 1971):

A	0-15 cm.	Horizon humifère brun-rouge foncé (2.5 YR 3/4) humide, argileux. Structure à grumeaux polyédriques cohérente, très dure, ferme, plastique et peu poreuse. Racines abondantes. Transition progressive.
BA	15-40 cm	Rouge foncé (2.5 YR 3/5) humide, argileux. Structure polyédrique moyenne faiblement développée, très dure, ferme à friable, plastique, collante et poreuse. Quelques cutanes autour des mottes. Racines communes. Transition progressive.
B_1	40-70 cm	Rouge foncé (2.5 YR 3/5) humide, lourdement argileux. Structure polyédrique fine et moyenne modérément développée, dure, ferme, plastique, collante et peu poreuse. Quelques cutanes autour des mottes. Peu de racines. Transition progressive.

B_2	70-160 cm	Rouge foncé (2.5 YR 3/6) humide, lourdement argileux. Structure polyédrique fine modérément développée, dure, ferme et peu poreuse. Peu de cutanes. Transition graduelle.
B_3	160-190 cm	Rouge foncé (2.5 YR 3/6) humide, argileux. Aucune structure n'est visible dans une masse faiblement cohérente qui se brise en blocs anguleux, dure, ferme, collante et plastique mais peu poreuse. Quelques fragments de roche-mère.

En position de bas-fond, des phénomènes d'engorgement temporaires par l'eau apparaissent. L'hydromorphie qui en découle affecte la genèse et le fonctionnement du pédosystème dans un sens défavorable au plan de la mise en valeur. Nous ne possédons pas de description détaillée de cette unité pédologique. Nous pouvons cependant donner quelques caractéristiques principales.

L'horizon humifère (0-10 cm) est gris-brun et un peu sableux; les racines sont abondantes. Jusqu'à 30 cm, l'horizon est gris-brun, argileux avec beaucoup de racines; on note la présence de processus d'oxydo-réduction attestés par la juxtaposition de fer ferreux, de teinte grise, et de concrétions de fer ferriques, de teinte ocre ou rouge. A partir de 30 cm, l'horizon est gris clair avec les mêmes taches de couleur; le niveau de la nappe phréatique fut observé à 90 cm de profondeur (août). Le pH mesuré varie entre 4.8 et 5.0. Enfin, caractéristique importante de cette unité pédologique, la décomposition de la matière organique est ralentie par le long déficit en oxygène conséquent à la saturation temporaire des pores par l'eau (DUCHAUFOUR, 1976).

Végétation

Les rives du Parana sont naturellement colonisées par de la forêt de type dense humide semi-caducifoliée. Cette formation se distingue de la forêt tropicale humide ou ombrophile tropicale, "rain forest", par une moins grande humidité, ce qui comporte un caractère plus xérophytique et par une différenciation saisonnière plus accentuée, ce qui implique la présence d'un certain nombre d'arbres à feuilles caduques. Selon la classification proposée par BEARD (1944) pour les formations végétales d'Amérique tropicale, cette forêt appartient au groupe des "seasonal formations". Rappelons que les forêts dont la production est limitée par le facteur eau sont dites tropophiles (SCHNELL, 1971). La classification de l'UNESCO (1973) propose, sous le nom de "forêt dense semi-décidue subtropicale", la description d'un type de forêt semblable à celle du Haut Parana. HUECK (1978), dans son ouvrage sur les forêts d'Amérique latine, propose la dénomination "forêts subtropicales décidues et mésophytiques du Brésil oriental et méridional, comprenant parfois une forte proportion d'espèces sempervirentes" et spécifie que le Haut Parana appartient à la zone de dispersion de l'*Ilex paraguariensis*. Cette dénomination est reprise dans HUECK & SEIBERT (1981).

Cet article étant consacré surtout à la description floristique de la forêt primaire du Haut Parana, il semble bon de rappeler ici qu'il n'existe à ce jour que fort peu de travaux offrant une description architecturale et botanique de la forêt paranéenne en territoire paraguayen. Ce sont CHODAT & HASSLER (1908), qui furent les premiers à présenter un inventaire des espèces forestières en les regroupant par strate de végétation et en faisant part de leurs observations phénologiques. HOCHREUTINER (1923) propose à son tour une énumération floristique et des commentaires descriptifs précieux. Cet auteur fait, en outre, remarquer que la composition floristique de la forêt paranéenne est un mélange subtil entre des espèces et des formes biologiques caractéristiques de forêts tropicales humides (orchidées épiphytes, bambous) et de représentants de genres et de familles (cactées), qui indiquent clairement la nature xérophytique de cette formation. Selon lui, cette mixité découle non seulement de causes climatiques mais aussi du rôle de vecteur joué par le Parana lui-même; la remarquable pénétration méridionale de la flore tropicale brésilienne jusqu'au sud du Paraguay, et même au-delà, suit très étroitement le cours du Parana. Plus de trente ans après ce travail, la FAO établit quelques inventaires forestiers où les espèces ligneuses sont énumérées par strate de végétation (FAO, 1958). Le manuel de dendrologie de LOPEZ (1979) fournit aussi une brève description structurelle et floristique de la forêt du bassin du Parana.

Hors du Paraguay, la forêt paranéenne s'étend sur une partie du territoire septentrional de l'Argentine, soit la province de Misiones et le nord-est de celle de Corrientes, et du territoire brési-

lien, soit une petite fraction occidentale des états de Parana et de Santa Catarina. En Argentine, CABRERA (1971) décrit en détail la composition floristique de la forêt de Misiones qu'il définit comme "selva de laurel y guatambu", c'est-à-dire une formation dominée en importance par des *Nectandra megapotamica* et des *Balfourodendron riedelianum*. L'ouvrage de DIMITRI (1974), consacré au parc national de Iguazu, offre une liste descriptive des espèces forestières les plus communes. Au Brésil, KLEIN (1978), dans son inventaire des formations végétales de l'état de Santa Catarina, fournit une description botanique et architecturale de la "floresta subtropical do rio Uruguai", qui rappelle celle de la forêt du Haut Parana. Il est intéressant de noter que cette forêt est aussi appelée "mata branca" en brésilien par opposition à la "mata preta", où les *Araucaria angustifolia* sont nombreux parmi les arbres émergents. Dans le Haut Parana, nous avons observé une petite station d'*Araucaria angustifolia* toute proche du fleuve; l'origine de leur présence reste à éclaircir.

Description générale des forêts étudiées

Forêt primaire

Les deux parcelles de forêt primaire examinée dans ce travail ont été choisies dans un massif appartenant à un domaine privé qui comprend 12 hectares. La forêt recouvrant le domaine nous a été certifiée par son propriétaire comme n'ayant jamais subi d'exploitation ou d'intervention humaine connue. Ce massif s'étend sur les deux côtés d'un petit vallon. Cinq hectares sont occupés par de la forêt primaire sur sol drainé et quatre hectares par de la forêt de bas-fond, de part et d'autre du ruisseau. Cette seconde partie, topographiquement plus basse que la moyenne dans le Haut Parana, est périodiquement inondée par les fortes pluies de printemps et d'automne. La forêt qui pousse dans ce milieu est d'une composition floristique différente de celle de la forêt de haut de pente (STUTZ, 1983). Afin d'examiner de près cette différence, nous avons analysé une parcelle dans chacune de ces forêts.

La reconnaissance de l'état primaire de ce massif tient à plusieurs raisons. En effet, il ressort de nos observations que ce massif ne recèle ni tronc coupé par des bûcherons, ni reste de plantes cultivées (bananes, oranges, "yerba maté" en ligne, etc), en revanche il possède de nombreux arbres de grands (> 80 cm) et de moyens (40 — 80 cm) diamètres. Les espèces connues comme pionnières dans cette région comme les *Cecropia pachystachya* et *Trema micrantha* sont quasiment absentes, alors que les espèces qui survivent mal lorsque l'écosystème forestier est perturbé, comme les sapotacées, les myrtacées et les rubiacées arbustives, sont fréquentes. Le sous-bois n'est pas très dense, jamais enchevêtré ni difficile à traverser, hormis les châblis de la forêt de bas de pente dans lesquels les bambous se multiplient rapidement. Les lianes sont modérément abondantes et on en remarque peu d'espèces, au contraire des multiples épiphytes.

La forêt primaire de haut de pente est localement nommée "monte alto" ou "monte de suelo alto". La parcelle d'analyse délimitée dans cette formation enregistre une pente de 5‰. A l'intérieur de cette forêt le couvert est peu ouvert. Les trouées dans la canopée ne sont pas rares. Elles sont peut être plus fréquentes que lorsque ce domaine était encore partie tenante de l'immense massif forestier originel. En effet, ces clairières sont formées naturellement par la chute de grands arbres mourants. Or, l'état presque vestigial de ce massif, aujourd'hui environné de zones défrichées, le soumet à un maltraitement accrû par les vents soufflant sur cette région. Les raffales de vent du sud en juillet et août aussi bien que les vents du nord-ouest durant les violents orages d'été ont une prise directe sur cette petite population d'arbres. De la sorte, les émergents qui sont affaiblis par la sénescence et les arbres malades auront davantage de chances d'être abattus par le choc.

La forêt primaire de bas de pente est appelée "monte de suelo bajo". Les caractéristiques édaphiques du milieu où elle se développe nous incite à penser que ce type de forêt n'est qu'un stade de la colonisation forestière d'un sol anciennement submergé; un cas de ce que RICHARDS (1952) appelle "succession primaire". Le couvert est peu ouvert et quelques châblis sont envahis par les bambous *Merostachys multiramea*. Dans cette formation, la chute des grands arbres est provoquée par un enracinement trop peu profond. La nappe phréatique étant très haute, les racines ne peuvent pousser qu'horizontalement et très près de la surface afin de ne pas être asphyxiées. La parcelle d'analyse est située au milieu de la formation et sa pente est nulle.

Forêt exploitée

Jusque vers 1965, l'ampleur du massif forestier primaire était encore telle, dans le Haut Parana, que le choix des arbres pour la production de bois d'œuvre et surtout pour l'exportation satisfaisait de hautes exigences de rendement et de qualité. A cette époque, seuls les géants de la forêt étaient abattus; les bûcherons ne considéraient que les arbres dont le diamètre variait entre 80 et 150 centimètres. En outre, les exploitants ne dirigeaient leur action que vers les espèces forestières les plus appréciées. Si bien que, peu à peu, les immenses quantités de très grands *Cedrela fissilis, Tabebuia heptaphylla*, puis *Cordia trichotoma, Balfourodendron riedelianum* et *Peltophorum dubium*, qui peuplaient le massif primitif, diminuèrent. La forêt du Haut Parana perdit ainsi ses plus beaux représentants, qui s'en furent dériver le long des berges du Parana jusque dans les ports argentins où ils étaient négociés. Cette première phase d'exploitation n'appauvrit ni n'endommagea beaucoup la forêt primaire; son dynamisme naturel et les conditions ombrothermiques favorables de la région auraient probablement suffit à restaurer rapidement sa structure initiale. Mais la brutale immigration à laquelle dû faire face le département du Haut Parana en deux décennies mis très fortement ses ressources forestières à contribution. Afin de satisfaire la demande accrue de bois d'œuvre, des arbres de diamètres de plus en plus modestes furent touchés par l'exploitation. De plus, face à la raréfaction des espèces de valeur citées plus haut, d'autres espèces telles que les *Ocotea puberula, Piptadenia rigida* et *Pterogyne nitens* furent prises en considération pour la production de bois. Actuellement, la forêt du Haut Parana présente tous les degrés d'intensité d'exploitation; les massifs où ce degré est moyen constituent une majorité.

RICHARDS (1939) emploie le terme "depleted forest" (forêt épuisée) pour la forêt demeurant après une exploitation sélective. Ainsi que cet auteur le décrit, la "depleted forest" a un aspect caractéristique différent à la fois de celui de la forêt primaire et de celui de la vraie forêt secondaire. Sa structure est extrêmement irrégulière et de vastes clairières envahies de buissons et de lianes souvent épineux s'y rencontrent fréquemment entre les arbres du peuplement primaire. Ce type de formation est en fait une mosaïque de fragments de forêt primaire et secondaire; il donne l'impression souvent d'une masse chaotique de végétation. Floristiquement, la forêt exploitée est encore proche de la forêt primaire. Toutefois, certaines espèces héliophiles, habituellement confinées dans les lisières et d'autres stations ouvertes, viennent coloniser les places nouvellement laissées libres. Ces héliophiles parviennent parfois à un tel envahissement que la repousse des espèces forestières s'en trouve perturbée. Quelques données floristiques avaient déjà été fournies au sujet de la recolonisation végétale après le passage actif de l'homme dans la forêt primaire du Haut Parana (STUTZ DE ORTEGA, 1984). Afin d'analyser spécifiquement et structurellement la repousse d'une forêt sélectivement exploitée, nous avons délimité une parcelle d'analyse dans un site dont l'exploitation a été abandonnée depuis près de vingt ans.

La forêt que nous avons choisie couvre 5 hectares; elle est entourée de trois côtés de "chacras" plantées de coton et de manioc, le quatrième côté étant limité par une route forestière peu fréquentée. La parcelle d'analyse est située à l'intérieur dans un secteur où la pente est nulle. Le nom localement attribué à ce type de forêt est "monte alto entresacado", ce qui résume sa qualité de forêt de haut de pente sélectivement exploitée. Le couvert y est peu ouvert, car, si l'extraction des grands arbres a, autrefois, rompu le couvert forestier initial, une nouvelle pénombre au sol a été restaurée par de très nombreux *Cecropia pachystachya*, qui forment une frange de feuillage quasi continue à une hauteur moyenne de 10 m. Notons qu'à l'intérieur de la parcelle d'analyse, un seul arbre dont le diamètre était supérieur à 50 cm fut épargné. Il s'agit d'un *Piptadenia rigida* dont le diamètre atteint aujourd'hui 80 cm.

Echantillonnage et prise de données

Dans chacune des trois forêts étudiées, nous avons délimité une parcelle carrée de 50 m de côté, soit 1/4 d'hectare. La parcelle est traitée en 25 sous-unités de 10 m sur 10 m. Pour les arbres et les arbustes, nous avons relevé 4 mesures, soit: le diamètre à 1.30 m du sol "D", le diamètre à la première fourche "d", la hauteur totale "H", et la hauteur sous couronne "h". Nous n'avons pas pris en compte de manière précise une donnée souvent relevée par les forestiers, soit le diamètre du houppier ∅. Cette mesure ne fut qu'estimée lors de la réalisation des profils.

Tableau 1A. — Inventaire des arbres et arbustes, forêt primaire de haut de pente.

	Diamètre												*Hauteur totale*							*Total arbres vivants*	*Arbres cassés*	*Arbres morts*
	<1	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25 <35	≥35 <45	≥45 <60	≥60 <80	≥80	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25			
ANNONACEAE																						
Annona amambayensis	2	1	1	—	2	1	—	—	—	—	—	—	1	—	2	1	1	—	—	5	—	—
Annona squamosa	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	2	—	—
APOCYNACEAE																						
Peschiera australis	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—
AQUIFOLIACEAE																						
Ilex brevicuspis	2	5	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	4	1	—	—	—	10	—	—
ARALIACEAE																						
Didymopanax longepetiolata	—	—	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	1	—	—	4	—	—
BOMBACACEAE																						
Chorisia speciosa	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	2	—	—
BORAGINACEAE																						
Cordia ecalyculata	2	1	2	3	—	1	—	—	—	—	—	—	1	2	3	1	—	—	—	7	—	—
Cordia trichotoma	—	—	1	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	4	—	—
Patagonula americana	4	6	3	19	4	—	1	—	—	—	—	1	4	6	22	1	—	—	1	34	—	—
CARICACEAE																						
Carica papaya	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—
Jacaratia spinosa	—	1	1	2	2	4	4	2	2	—	—	—	1	2	3	8	4	—	—	18	—	—
EUPHORBIACEAE																						
Sebastiania brasiliensis	—	—	—	—	1	2	3	2	—	—	—	—	—	—	—	4	3	1	—	8	—	—
Sebastiania klotzschiana	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
FLACOURTIACEAE																						
Banara tomentosa	17	3	2	6	2	1	1	—	—	—	—	—	2	2	5	6	—	—	—	15	—	—
Casearia decandra	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	2	—	—
Casearia sylvestris	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	2	—	—
Prockia crucis	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	2	—	—
ICACINACEAE																						
Citronella paniculata	—	—	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	4	—	—
LAURACEAE																						
Nectandra lanceolata	19	1	—	1	—	—	—	1	3	—	—	—	1	1	—	—	2	1	—	5	—	1
Nectandra megapotamica	127	49	18	25	14	—	1	3	1	—	—	—	31	36	30	10	2	—	—	109	2	2
Ocotea puberula	108	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—	—	2	—	3	—	—
Ocotea spectabilis	23	1	1	7	4	2	—	—	1	3	—	—	1	2	6	6	—	—	4	19	—	—
LEGUMINOSAE																						
Acacia polyphylla	—	—	3	5	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	4	—	—	—	10	—	—
Albizia hassleri	2	9	1	5	—	—	—	—	—	—	—	—	4	6	4	1	—	—	—	15	—	—
Apuleia leiocarpa	25	7	1	2	—	—	—	—	—	—	—	1	5	3	1	1	—	1	—	11	—	—
Bauhinia forficata var. *pruinosa*	12	2	1	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	2	3	2	—	—	—	7	—	—
Holocalyx balansae	—	8	—	4	1	1	—	—	—	1	—	1	4	5	3	1	1	2	—	16	—	—
Inga marginata	42	10	4	2	—	—	—	—	—	—	—	—	8	5	3	—	—	—	—	16	—	—
Inga uragüensis	2	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	2	—	—
Lonchocarpus leucanthus	4	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	2	—	—

Tableau 1A (suite). — Inventaire des arbres et arbustes, forêt primaire de haut de pente.

	Diamètre												*Hauteur totale*							*Total arbres vivants*	*Arbres cassés*	*Arbres morts*
	<1	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25 <35	≥35 <45	≥45 <60	≥60 <80	≥80	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25			
Lonchocarpus muehlbergianus	42	13	6	11	2	1	—	—	—	—	—	—	8	10	14	1	—	—	—	33	3	—
Machaerium paraguariense	12	5	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	3	3	2	—	—	—	—	8	—	—
Machaerium stipitatum	54	11	3	5	—	—	—	1	—	—	—	—	5	5	9	—	—	1	—	20	—	—
Myrocarpus frondosus	2	2	1	5	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	5	—	—	—	—	8	—	—
Peltophorum dubium	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1	—	—	—	—	—	1	—	2
Piptadenia rigida	52	10	2	6	—	—	—	—	—	—	—	—	3	11	3	1	—	—	—	18	—	—
LOGANIACEAE																						
Strychnos brasiliensis	4	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	2	—	—	—	—	4	—	—
MALVACEAE																						
Bastardiopsis densiflora	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	2	—	—
MELIACEAE																						
Cabralea canjerana	25	5	3	10	7	3	2	—	—	—	—	—	4	6	10	8	2	—	—	30	1	—
Cedrela fissilis	2	2	1	16	8	15	6	4	1	—	—	1	2	3	17	20	6	2	1	51	4	3
Trichilia catigua	10	2	2	7	4	1	—	—	—	—	—	—	2	4	7	3	—	—	—	16	—	—
Guarea macrophylla subsp. *spicaeflora*	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
MORACEAE																						
Cecropia pachystachya	2	—	1	—	3	2	2	—	—	—	—	—	—	1	—	5	2	—	—	8	—	—
Ficus citrifolia	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
Sorocea bonplandii	90	26	5	13	4	2	—	—	—	—	—	—	16	20	12	2	—	—	—	50	—	—
MYRSINACEAE																						
Rapanea umbellata	33	7	2	2	2	—	—	—	—	—	—	—	4	3	5	1	—	—	—	13	—	—
MYRTACEAE																						
Campomanesia xanthocarpa	8	14	3	9	2	—	—	—	—	—	—	—	6	10	11	1	—	—	—	28	—	—
Eugenia burkartiana	21	8	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	2	—	—	—	—	10	—	—
Eugenia vs beaurepaireana	50	6	3	1	1	1	1	—	—	—	—	—	3	4	4	—	1	1	—	13	—	—
Myrciaria rivularis var. *baporeti*	8	6	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	3	5	2	—	—	—	—	10	—	—
PALMAE																						
Arecastrum romanzoffianum	46	2	—	—	—	3	16	7	—	—	—	—	2	—	—	4	11	7	—	24	1	4
RUTACEAE																						
Balfourodendron riedelianum	137	77	34	72	21	2	3	—	2	1	—	1	48	64	73	19	3	3	1	211	1	2
Citrus aurantium	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Fagara chiloperone var. *angustifolia*	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Fagara hyemalis	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	2	—	—
Fagara riedeliana	—	1	—	1	2	1	—	—	—	—	—	—	1	—	1	2	1	—	—	5	—	—
Helietta apiculata	2	1	1	6	3	—	1	1	—	—	—	—	1	—	4	3	1	2	—	11	—	2
ROSACEAE																						
Prunus subcoriacea	2	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	—	3	—	—

Tableau 1A (suite et fin). — Inventaire des arbres et arbustes, forêt primaire de haut de pente.

	Diamètre												*Hauteur totale*							*Total arbres vivants*	*Arbres cassés*	*Arbres morts*
	<1	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25 <35	≥35 <45	≥45 <60	≥60 <80	≥80	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25			
SAPINDACEAE																						
Allophylus edulis	169	1	1	2	4	5	11	4	—	—	—	—	1	1	4	12	9	—	—	27	5	1
Cupania vernalis	23	7	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	3	6	1	2	—	—	—	12	—	—
Diatenopteryx sorbifolia	15	5	2	5	3	—	2	2	—	—	—	—	3	6	4	2	2	2	—	19	1	—
Matayba eleagnoides	217	26	4	10	1	—	1	—	—	—	—	—	70	10	9	3	—	—	—	92	—	—
SAPOTACEAE																						
Chrysophyllum gonocarpum	35	23	8	8	8	5	5	1	1	—	—	—	16	11	13	15	3	1	—	59	—	—
Chrysophyllum marginatum	42	4	—	3	1	1	—	—	—	—	—	—	1	3	4	1	—	—	—	9	—	—
SIMARUBACEAE																						
Picrasma crenata	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	2	—	—
SOLANACEAE																						
Cestrum intermedium	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—
Cestrum strigilatum	2	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	1	—	—	—	—	5	—	—
Solanum citrifolium	—	—	—	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	2	1	1	—	—	4	—	—
STYRACACEAE																						
Styrax leprosum	2	—	—	1	3	2	2	—	—	—	—	—	—	2	3	1	1	2	—	8	—	—
TILIACEAE																						
Luehea divaricata	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—
ULMACEAE																						
Trema micrantha	—	—	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	4	—	—
URTICACEAE																						
Urera caracasana	6	1	3	6	3	4	—	—	—	—	—	—	1	5	9	2	—	—	—	17	1	—
VERBENACEAE																						
Aegiphila sellowiana	—	1	1	1	2	—	1	—	—	—	—	—	1	—	2	2	1	—	—	6	—	—

Tableau 1B. — Inventaire des arbres et arbustes, forêt primaire de bas de pente.

	Diamètre												*Hauteur totale*							*Total arbres vivants*	*Arbres cassés*	*Arbres morts*
	<1	⩾1 <2	⩾2 <3	⩾3 <5	⩾5 <10	⩾10 <15	⩾15 <25	⩾25 <35	⩾35 <45	⩾45 <60	⩾60 <80	⩾80	⩾1 <2	⩾2 <3	⩾3 <5	⩾5 <10	⩾10 <15	⩾15 <25	⩾25			
ANNONACEAE																						
Annona squamosa	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	2	—	—
APOCYNACEAE																						
Peschiera australis	4	3	2	3	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	4	—	—	—	—	8	—	—
AQUIFOLIACEAE																						
Ilex brevicuspis	17	6	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	5	1	1	1	—	—	—	8	—	1
BIGNONIACEAE																						
Jacaranda micrantha	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—
BORAGINACEAE																						
Cordia ecalyculata	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—
Cordia trichotoma	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
Patagonula americana	38	—	—	5	4	2	1	—	1	—	—	—	—	—	5	5	2	1	—	13	—	—
CARICACEAE																						
Jacaratia spinosa	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	2	—	—
ERYTHROXYLACEAE																						
Erythroxylon deciduum	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—
EUPHORBIACEAE																						
Sebatiania brasiliensis	4	—	1	—	1	5	1	1	—	—	—	—	—	—	2	3	4	—	—	9	1	—
FLACOURTIACEAE																						
Banara tomentosa	27	3	3	5	1	1	—	—	—	—	—	—	1	6	3	3	—	—	—	13	1	—
Casearia decandra	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	2	—	—
Xylosma ciliatifolium	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	3	—	—
ICACINACEAE																						
Citronella paniculata	4	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	—	—	—	4	—	—
LAURACEAE																						
Nectandra lanceolata	8	—	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	4	—	—
Nectandra megapotamica	81	19	12	23	6	2	—	—	—	—	—	—	14	13	25	8	2	—	—	62	1	—
Ocotea puberula	15	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	2	—	—
Ocotea spectabilis	8	1	2	4	8	2	3	1	—	—	—	—	1	3	7	6	2	2	—	21	—	—
LEGUMINOSAE																						
Acacia polyphylla	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Albizia hassleri	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—
Apuleia leiocarpa	—	4	1	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	4	1	—	—	2	—	7	—	—
Holocalyx balansae	42	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	2	—	—
Inga marginata	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—
Inga uragüensis	8	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Lonchocarpus leucanthus	269	9	4	1	1	—	1	1	2	—	—	—	6	5	3	1	—	4	—	19	1	—
Lonchocarpus muehlbergianus	4	2	1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	2	—	—	—	6	—	—
Machaerium paraguariense	40	—	—	2	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	1	1	—	4	—	6	—	—
Machaerium stipitatum	35	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	2		
Myrocarpus frondosus	2	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	3	—	—
Piptadenia rigida	104	17	4	4	—	—	1	2	—	1	—	—	8	13	4	—	—	4	—	29	—	—

Tableau 1B (suite). — Inventaire des arbres et arbustes, forêt primaire de bas de pente.

	Diamètre												*Hauteur totale*							*Total arbres vivants*	*Arbres cassés*	*Arbres morts*
	<1	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25 <35	≥35 <45	≥45 <60	≥60 <80	≥80	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25			
LOGANIACEAE																						
Strychnos brasiliensis	4	—	1	—	1	5	1	1	—	—	—	—	—	4	8	3	2	—	—	17	—	—
MALVACEAE																						
Bastardiopsis densiflora	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	2	—	—
MELIACEAE																						
Cabralea canjerana	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—
Trichilia catigua	23	1	7	8	1	1	—	—	—	—	—	—	—	3	13	2	—	—	—	18	—	—
MORACEAE																						
Cecropia pachystachya	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—
Sorocea bonplandii	44	13	7	5	—	—	—	—	—	—	—	—	7	13	5	—	—	—	—	25	—	—
MYRSINACEAE																						
Rapanea paulensis	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	2	—	—
Rapanea umbellata	4	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
MYRTACEAE																						
Campomanesia xanthocarpa	54	8	3	6	8	—	—	—	—	—	—	—	4	4	13	4	—	—	—	25	—	—
Eugenia burkartiana	100	16	7	14	2	—	—	—	—	—	—	—	11	10	17	1	—	—	—	39	—	—
Eugenia vs beaurepaireana	17	2	—	1	—	1	2	1	—	—	—	—	—	2	1	—	2	2	—	7	—	—
Myrciaria rivularis var. *baporeti*	165	18	21	24	5	—	—	—	—	—	—	—	9	23	34	2	—	—	—	68	—	—
PALMAE																						
Arecastrum romanzoffianum	12	—	—	—	1	10	41	—	—	—	—	—	—	—	1	11	21	17	—	50	—	2
POLYGONACEAE																						
Enneatypus tenuiflorus	2	2	2	7	3	4	—	—	—	—	—	—	1	5	5	4	—	4	—	19	—	—
PROTEACEAE																						
Roupala meisneri	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—
ROSACEAE																						
Prunus subcoriacea	6	3	2	6	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	4	6	—	—	—	12	—	—
RUBIACEAE																						
Randia armata	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
RUTACEAE																						
Balfourodendron riedelianum	12	7	7	14	7	—	—	1	—	—	—	—	3	7	19	6	—	1	—	36	—	—
Fagara naranjillo	—	—	1	4	—	2	2	1	—	—	—	—	—	—	2	5	1	2	—	10	—	—
Helietta apiculata	44	4	9	12	12	2	—	1	1	—	—	—	1	6	13	14	4	3	—	41	—	—
SAPINDACEAE																						
Allophylus edulis	48	4	5	5	5	2	3	—	—	—	—	—	3	1	11	8	1	—	—	24	—	—
Cupania vernalis	60	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	3	—	—	—	—	—	7	—	—
Diatenopteryx sorbifolia	244	31	22	33	13	8	8	4	—	—	—	—	7	28	52	16	7	7	—	117	—	2
Matayba eleagnoides	225	16	2	1	1	1	16	10	7	—	—	—	12	5	3	1	12	20	—	53	—	1
SAPOTACEAE																						
Chrysophyllum gonocarpum	13	7	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2	5	3	—	—	—	—	10	—	—
Chrysophyllum marginatum	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	1	1	—	—	—	4	—	—

Tableau 1B (suite et fin). — Inventaire des arbres et arbustes, forêt primaire de bas de pente.

	Diamètre												*Hauteur totale*							*Total arbres vivants*	*Arbres cassés*	*Arbres morts*
	<1	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25 <35	≥35 <45	≥45 <60	≥60 <80	≥80	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25			
SIMARUBACEAE																						
Picrasma crenata	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	2	—	—
SOLANACEAE																						
Cestrum strigilatum	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—
STYRACACEAE																						
Styrax leprosum	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—
SYMPLOCACEAE																						
Symplocos celastrinea	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—
TILIACEAE																						
Luehea divaricata	2	—	—	—	—	3	3	4	3	3	1	1	—	—	—	5	3	10	—	18	—	—
URTICACEAE																						
Urera caracasana	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	2	2	—
VERBENACEAE																						
Vitex cymosa	—	—	—	—	—	1	6	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	—	—	6	1	1

Tableau 1C. — Inventaire des arbres et arbustes, forêt exploitée.

	Diamètre												Hauteur totale							Total arbres vivants	Arbres cassés	Arbres morts
	<1	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25 <35	≥35 <45	≥45 <60	≥60 <80	≥80	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25			
ANNONACEAE																						
Annona amabayensis	1	1	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	—	—	—	4	—	—
APOCYNACEAE																						
Aspidosperma australe	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	2	—	—
Peschiera australis	38	1	2	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2	1	2	—	—	—	5	—	—
ARALIACEAE																						
Gilibertia cuneata	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—
Pentapanax warmingianus	2	—	1	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	—	—	—	4	—	—
BIGNONIACEAE																						
Tabebuia heptaphylla	3	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	2	—	—
BOMBACACEAE																						
Chorisia speciosa	12	1	3	1	—	—	—	1	2	—	—	—	—	3	1	1	2	1	—	8	—	—
BORAGINACEAE																						
Cordia ecalyculata	20	5	4	5	4	1	—	—	—	—	—	—	2	3	10	4	—	—	—	19	—	—
Cordia trichotoma	38	2	4	5	3	—	3	—	—	—	—	—	1	4	3	5	4	—	—	17	—	—
CARICACEAE																						
Carica papaya	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
Jacaratia spinosa	4	—	1	4	4	2	3	1	—	—	—	—	—	2	3	9	1	—	—	15	2	—
EUPHORBIACEAE																						
Alchornea iricurana	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—
Alchornea triplinervia	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	2	—	—
Tetrorchidium rubrivenium	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—
FLACOURTIACEAE																						
Banara tomentosa	23	4	4	2	2	—	—	—	—	—	—	—	1	2	6	3	—	—	—	12	—	—
Casearia decandra	2	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	3	—	—
Casearia sylvestris	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—
Prockia crucis	8	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	—	—	—	—	4	—	—
LAURACEAE																						
Nectandra lanceolata	75	—	2	1	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	4	3	—	—	—	7	—	—
Nectandra megapotamica	1123	7	5	2	—	—	—	3	2	2	—	—	3	6	4	2	1	4	—	20	1	—
Ocotea puberula	38	1	1	7	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	6	3	—	—	—	10	2	—
Ocotea spectabilis	25	3	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1	1	—	—	—	6	—	—
LEGUMINOSAE																						
Acacia polyphylla	1	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—
Holocalyx balansae	61	1	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	3	—	—
Inga marginata	97	8	7	7	3	—	—	—	—	—	—	—	2	7	10	5	—	—	—	24	—	1
Inga uragüensis	8	—	—	1	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	1	—	4	—	—
Lonchocarpus leucanthus	1245	10	3	1	—	—	—	4	—	2	—	—	3	6	4	1	1	5	—	20	1	—
Lonchocarpus muehlbergianus	113	2	8	1	3	—	—	1	2	—	—	—	—	3	11	—	—	1	2	17	1	—
Machaerium paraguariense	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	3	—	—
Machaerium stipitatum	170	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	3	—	—
Myrocarpus frondosus	2	2	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	3	1	—	1	—	—	5	—	—

Tableau 1C (suite). — Inventaire des arbres et arbustes, forêt exploitée.

	Diamètre												*Hauteur totale*							*Total arbres vivants*	*Arbres cassés*	*Arbres morts*
	<1	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25 <35	≥35 <45	≥45 <60	≥60 <80	≥80	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25			
Peltophorum dubium	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—
Piptadenia rigida	35	3	—	—	—	—	—	2	—	—	—	1	—	2	1	—	1	1	1	6	—	—
MELIACEAE																						
Cabralea canjerana	168	5	2	3	2	2	3	2	—	1	—	—	2	5	1	5	4	4	—	21	1	—
Cedrela fissilis	45	5	2	2	3	—	1	4	—	1	—	—	2	5	1	4	1	5	—	18	—	—
Guarea kunthiana	4	2	3	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	4	2	1	—	—	—	7	—	—
Trichilia catigua	42	2	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	1	—	3	—	—
Trichilia clausseni	22	—	—	—	—	—	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	3	1	—	4	—	—
MORACEAE																						
Castilla elastica	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
Cecropia pachystachya	20	6	9	37	101	45	19	1	—	—	—	—	2	11	15	107	78	1	—	214	8	4
Chlorophora tinctoria	—	3	1	5	4	3	1	1	—	—	—	—	—	3	4	8	3	—	—	18	—	—
Sorocea bonplandii	180	8	3	2	2	—	—	—	—	—	—	—	6	7	1	4	—	—	—	18	1	—
MYRSINACEAE																						
Rapanea umbellata	16	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	3	—	—
MYRTACEAE																						
Campomanesia xanthocarpa	17	4	—	1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	4	1	3	—	—	—	8	—	—
Eugenia sp.	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
Myrciaria rivularis var. *baporeti*	20	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
PALMAE																						
Euterpe edulis	60	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	2	—	—
POLYGONACEAE																						
Enneatypus tenuiflorus	—	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	2	—	—
RUTACEAE																						
Balfourodendron riedelianum	765	38	13	8	4	—	2	—	1	1	—	—	18	23	14	8	2	2	—	67	—	—
Citrus aurantium	5	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
Fagara chiloperone var. *angustifolia*	68	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	2	—	—
Fagara hyemalis	1	—	1	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	—	—	—	5	—	—
Fagara rhoifolia	1	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	—	—	—	4	—	—
SAPINDACEAE																						
Allophylus edulis	38	2	4	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	3	2	1	—	—	7	—	—
Diatenopteryx sorbifolia	827	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	2	1	—	3	—	—
Matayba eleagnoides	12	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	—	1	1	—	—	—	3	—	—
SAPOTACEAE																						
Chrysophyllum gonocarpum	32	—	—	—	—	—	—	2	1	2	—	—	—	—	—	3	—	2	—	5	—	—
Chrysophyllum marginatum	647	2	4	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	4	1	1	—	2	—	8	—	—
SOLANACEAE																						
Cestrum intermedium	5	—	2	1	9	3	—	—	—	—	—	—	—	1	1	12	1	—	—	15	—	—
Cestrum strigilatum	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	—
Solanum citrifolium	—	—	—	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	4	—	—

Tableau 1C (suite et fin). — Inventaire des arbres et arbustes, forêt exploitée.

	Diamètre												*Hauteur totale*							*Total arbres vivants*	*Arbres cassés*	*Arbres morts*
	<1	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25 <35	≥35 <45	≥45 <60	≥60 <80	≥80	≥1 <2	≥2 <3	≥3 <5	≥5 <10	≥10 <15	≥15 <25	≥25			
Solanum inequale	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—
Solanum nudum var. *pseudo-indigoferum*	45	2	7	25	19	—	—	—	—	—	—	—	1	2	29	20	—	—	—	52	—	—
TILIACEAE																						
Luehea divaricata	6	—	—	5	3	1	—	—	—	—	—	—	—	1	4	4	—	—	—	9	1	—
ULMACEAE																						
Trema micrantha	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	2	—	—
URTICACEAE																						
Urera caracasana	16	1	10	20	21	1	—	—	—	—	—	—	3	13	32	5	—	—	—	53	—	—
VERBENACEAE																						
Aegiphila sellowiana	10	1	5	3	1	—	1	—	—	—	—	—	—	2	7	1	1	—	—	11	—	—
Vitex cymosa	22	2	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	5	—	—	—	—	6	—	—

Pour chaque parcelle, nous disposons de l'inventaire suivant:

— tous les arbres et arbustes pour lesquels D $\geqslant$ 1 cm et H $\geqslant$ 1 m sont mesurés (D et H) avec quatre mesures pour les tiges dont D $\geqslant$ 5 cm (D, d, H et h);
— tous les arbres et arbustes dont D < 1 cm (plantules) sont comptés;
— les espèces du sous-bois, herbacées, sous-arbustes et lianes, sont évaluées à l'aide d'indices de fréquence. Les épiphytes ne sont qu'inventoriés spécifiquement.

Les arbres et arbustes vivants dont D $\geqslant$ 10 cm sont représentés sur des profils levés à raison de 5 bandes de 10 m sur 50 m. Cette mesure inspirée du travail de ROLLET (1968) correspond à peu près à celle qui est recommandée par RICHARDS & al. (1940), soit 200' sur 25' (61 m sur 7.6 m). Le dessin présente des formes légèrement stylisées selon ce qui est proposé dans RICHARDS & al. (1940).

ROLLET (1979a) fait remarquer qu'un inventaire d'une fraction d'hectare ne peut prétendre à la représentativité de surfaces importantes ni montrer les phénomènes qui se manifestent à partir d'une certaine surface, comme le grégarisme ou la concurrence. Cette réserve fut cependant formulée à propos de l'analyse de forêts denses en zones intertropicales proches de l'équateur, où la richesse spécifique est très élevée. Après une considération approfondie de la flore forestière régionale, nous sommes arrivés à la conclusion que 1/4 ha est un échantillon représentatif de la forêt naturelle de cette partie du Haut Parana.

Structure

Parmi les diverses significations que l'on a données au mot "structure", nous retiendrons ici, à l'instar de RICHARDS & al. (1940), celle d'organisation architecturale de la forêt. D'autres auteurs ont également accepté cette signification (TAKEUCHI, 1961; GRUBB & al., 1963). ROLLET (1979a; 1979b) remarque que, dans la littérature consacrée à la description de populations végétales, le mot structure fut employé dans des sens très divers; de nombreux auteurs l'on utilisé afin de désigner la distribution des fréquences d'arbres par classe de diamètre ou la répartition de la surface terrière par classe de diamètre. D'autres, comme RICHARDS (1939) l'ont adopté dans le sens de répartition en types biologiques et en strates. Enfin, la richesse et la diversité floristiques peuvent être aussi appréciées comme des structures. En réalité ce sont tous ces aspects qui doivent être considérés ensemble afin de décrire l'architecture d'une forêt. D'autre part, HALLÉ & al. (1978) ont avancé que le modèle architectural d'une forêt dépend aussi de l'interaction entre les arbres.

Les données structurelles habituellement comparées sont la densité, le diamètre D, la hauteur H et la stratification des arbres. Le tableau 1 donne, pour chaque espèce d'arbres et d'arbustes, le nombre de plantules ainsi que leur nombre de tiges dans 11 classes de diamètre et 7 classes de hauteur totale.

Distribution des diamètres

En milieu tropical, il est connu que tout peuplement forestier non perturbé montre une distribution de diamètres à tendance exponentielle (ROLLET, 1979a). Cette tendance semble très générale, de sorte qu'elle se manifeste déjà sur de petites surfaces inférieures à 1 ha. ROLLET (1979a) y voit un caractère intrinsèque des forêts primitives. D'autre part, il fut souvent constaté que le nombre d'arbres double quand on passe d'une classe de diamètre à la classe immédiatement inférieure, pour un intervalle de classe de 10 cm. Cette progression géométrique disparaît avec les très gros diamètres (D $\geqslant$ 100 cm), pour lesquels le nombre d'arbres est presque égal d'une classe à l'autre, et pour les petits diamètres inférieurs à 20 cm; dans ce dernier cas la progression s'accélère et dépasse largement le rapport 2 (ROLLET, 1979a & b). D'après les histogrammes de distribution diamétrique représentés à la figure 2, on peut constater que si les effectifs décroissent assez régulièrement dans la forêt primaire de haut de pente, il n'en va pas de même dans les deux autres formations. Les rapports calculés entre les effectifs des classes de diamètre voisines varient anarchiquement, laissant entrevoir l'état non climacique respectif de la forêt de bas de pente et de la forêt exploitée. Les ruptures dans la courbe diamétrique de chacune de ces parcelles laissent supposer une présence importante d'espèces héliophiles.

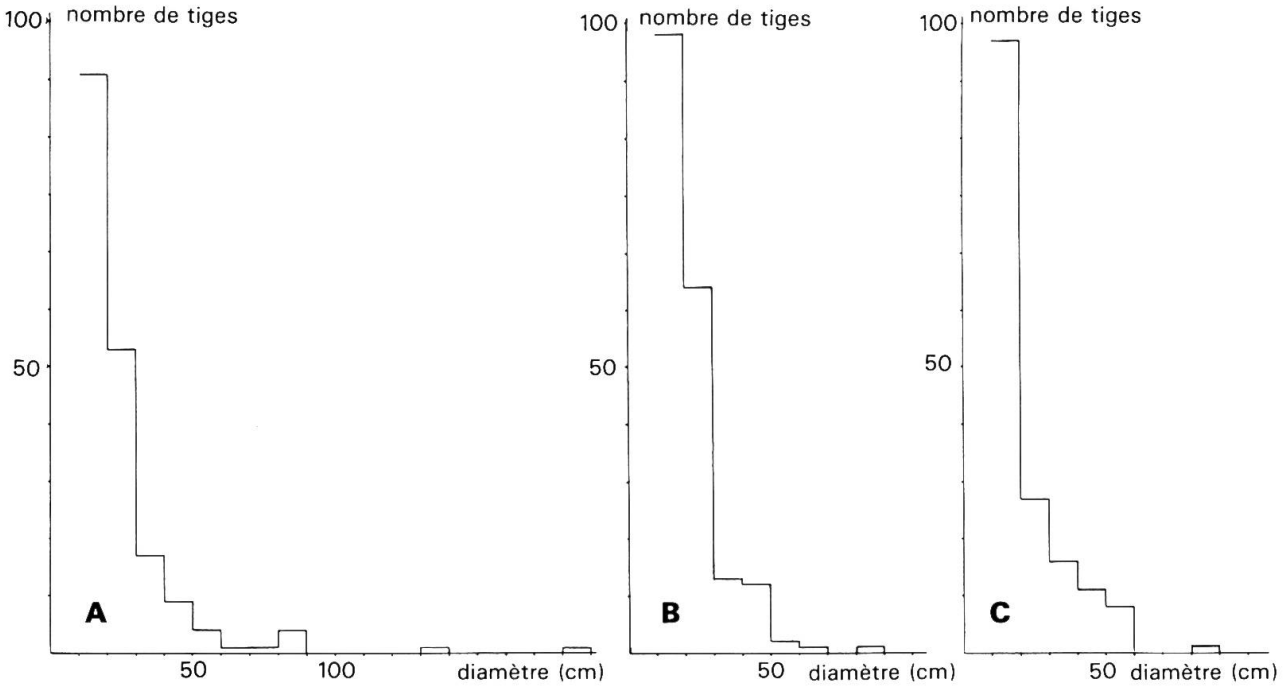


Fig. 2. — Histogrammes des distributions diamétriques des arbres et arbustes (D ⩾ 10 cm); **A:** forêt primaire de haut de pente; **B:** forêt primaire de bas de pente; **C:** forêt exploitée.

Densité des arbres et surface terrière

Le nombre d'arbres à l'hectare et la surface terrière sont des caractéristiques de la densité des peuplements.

Pour les trois parcelles, nous avons calculé le nombre d'arbres dont le D ⩾ 10 cm, celui dont D ⩾ 20, ainsi que le rapport entre ces deux nombres (tab. 2). On s'aperçoit immédiatement d'une différence notable des valeurs de densité des arbres et de leur rapport a/b entre la forêt primaire et la forêt exploitée. Il est facile de déduire comment l'exploitation sélective passée est à l'origine de cet écart. L'exploitation provoque à la fois une réduction de l'effectif des gros diamètres et la rupture du couvert forestier, ce qui donne lieu à une croissance activée par l'entrée brusque de lumière. Ainsi, l'augmentation soudaine de la quantité d'énergie lumineuse disponible aura permis à de jeunes plants d'arbres de pousser très rapidement. Ces jeunes arbres ont aujourd'hui atteint un diamètre supérieur à 10 cm, mais encore inférieur à 20 cm.

	Diamètre ⩾ 10 cm *a*	*Diamètre ⩾ 20 cm* *b*	*a/b*
Forêt primaire de haut de pente	169	78	2.16
Forêt primaire de bas de pente	190	88	2.16
Forêt exploitée	165	61	2.70

Tableau 2. — Densité des arbres: nombre d'arbres sur 2500 m^2.

Sur le plan floristique, on constate que les espèces présentes dans la classe diamétrique 10-20 cm sont multiples. Il s'avère cependant que certaines espèces sont privilégiées lors de cette phase de la reconquête du milieu forestier. En effet, aujourd'hui la forêt exploitée possède de nombreux jeunes exemplaires des espèces forestières communes, toutefois une revue rapide des espèces dont les tiges mesurent de 10 à 15 cm de diamètre fait apparaître que sur 73 tiges, 46 sont des *Cecropia*

pachystachya (tab. 1). Cette espèce est un petit arbre typique des formations secondaires jeunes et des lisières dans cette partie du Paraguay. Dans notre parcelle, 65 *Cecropia* ont un diamètre ⩾ 10 cm, dont 3 avec un diamètre > 20 cm. Le quotient a/b du *Cecropia pachystachya* est proche de 22. Cette observation suggère que la haute valeur du quotient a/b en forêt exploitée provient surtout de la présence de petits arbres pionniers.

	Forêt primaire haut de pente	*Forêt primaire bas de pente*	*Forêt exploitée*
Diamètre (cm)			
⩾ 1	10.3	9.0	8.9
⩾ 10	9.9	8.7	8.2
⩾ 40	5.1	2.9	4.0
Surface terrière pour 1 ha			
⩾ 10	39.4	34.8	32.7
⩾ 40	20.2	11.8	16.0

Tableau 3. — Valeurs de surface terrière en m^2 sur 2500 m^2 et 10.000 m^2.

Les valeurs exprimées au tableau 3, ainsi que la distribution de la surface terrière par classe de diamètre (fig. 8a) font apparaître qu'en forêt primaire de haut de pente, ce sont les arbres de diamètre compris entre 20 et 30 cm, et, entre 80 et 90 cm qui contribuent le plus au recouvrement basal. Deux types d'espèces forestières sont représentées dans ces deux classes diamétriques. D'une part, les arbres des plus grandes espèces habitant cette forêt, qui sont représentés dans deux classes de diamètre et donc d'âge (20-30 cm et 80-90 cm) et, d'autre part, les espèces du sous-étage (classe 20-30 cm). A cet égard, en comparant l'état de la forêt primaire de haut de pente et celui des deux autres formations, on remarque des différences importantes et tout à fait significatives. En forêt primaire de bas de pente, la classe diamétrique fournissant la plus forte participation au recouvrement basal total est celle des 20-30 cm. Le recouvrement dû aux gros arbres (D ⩾ 70 cm) est très faible. C'est vraisemblablement en raison de ses conditions précaires d'enracinement que la forêt de bas de pente ne contient que très peu d'arbres de grande taille. Les valeurs du tableau 1 révèlent que la classe diamétrique 20-30 cm n'est occupée que par des espèces arborescentes capables d'atteindre des dimensions importantes, comme: *Piptadenia rigida, Helietta apiculata, Luehea divaricata, Matayba eleagnoides, Patagonula americana* et *Lonchocarpus leucanthus*. La plupart du temps, ces espèces figurent déjà dans des classes diamétriques supérieures et, à l'exception de *Luehea divaricata*, toutes ont une importante régénération. Enfin, la distribution des valeurs de surface terrière de la forêt exploitée ne comporte guère de valeur qui permette de distinguer une ou plusieurs classes diamétriques plus directement responsable du recouvrement basal de cette parcelle.

Dans la forêt primaire de haut de pente, les valeurs de densité et de surface terrière à l'hectare, pour D ⩾ 10 cm, sont respectivement de 676 arbres et 39,6 m^2. A partir de la même limite diamétrique, les valeurs citées par GRUBB & al. (1963), pour diverses stations de forêt de plaine (env. 380 m s.n.m.) en Equateur, varient entre 590 et 880 arbres à l'hectare. Ces auteurs, citant les valeurs de BEARD, avancent les chiffres de 312 à 580 arbres à l'hectare dans diverses forêts d'altitudes comparables en Amérique centrale. Lors d'une analyse comparative de trois forêts tropicales, ROLLET (1979a) cite pour deux forêts sempervirentes de plaine (entre 250 et 500 m s.n.m.): 435 arbres et 23.1 m^2 (Guyane) et 563 arbres et 26.9 m^2 (Thaïlande); son exemple de forêt d'altitude (1500-1900 m, à Java) présente des valeurs de 620 arbres et 50.1 m^2. LAMPRECHT (1962), au Vénézuela, a mesuré 284 arbres pour 29.16 m^2, tandis que CAIN & al. (1956), en Amazonie brésilienne (30 m s.n.m.) ont compté 620 arbres pour 32.6 m^2. SCHULZ (1967), au Surinam, avance une valeur comprise entre 27 et 32 m^2, valeur qui, selon lui, correspond à toute forêt tropicale de plaine. Enfin, ROLLET (1979b) cite plusieurs exemples de forêts denses humides et de forêts marécageuses; leurs valeurs de surface terrière varient entre 15.3 et 41 m^2 à l'hectare. A la lumière de ces quelques exemples extraits des nombreuses références existant sur cet aspect des forêts tropicales humides, il est évident que la forêt naturelle de la région paranéenne possède une densité et un recouvrement basal élevés.

Stratification

Il est souvent admis que les forêts tropicales denses humides sont organisées verticalement en niveaux de présence des houppiers ou strates. L'origine des strates dans la masse des feuillages a été analysée par SMITH (1973); cet auteur propose de reconnaître l'implication de plusieurs facteurs biotiques liés à la physiologie des arbres (utilisation de la lumière, concentration de CO_2), à leur modèle architectural (établissement d'une structure équilibrée) ainsi qu'aux animaux qui en dépendent pour leur alimentation (pollinisation, prédation des fleurs, feuilles et fruits). Bien que les points de vue soient nombreux quant à l'existence et aux nombres de ces strates, RICHARDS & al. (1940) affirment que même si les niveaux d'une forêt sont difficilement discernables, il y a toujours une stratification. Habituellement on reconnaît 3 strates d'arbres et une strate d'arbustes. Ainsi RICHARDS (1936) propose de reconnaître dans une forêt dense de montagne à Bornéo, 3 strates aux niveaux 8 m, 18 m et 34 m et une strate d'arbustes subordonnée à la première. Le même auteur indique pour la forêt du sud Nigéria, la présence de 3 strates arborescentes: 7.6-15 m, 15-37 m et 37-46 m; il observe un couvert fermé, canopée, à 9-12 m de hauteur (RICHARDS, 1939). WYATT-SMITH (1963) reconnaît en Malaisie 4 strates distinctes. Au Surinam, SCHULZ (1960) propose de diviser les espèces ligneuses en 4 groupes: un étage arbustif (undergrowth species) 3-10 m, un sous-étage (lower storey) 8-18 m, un étage moyen (middle-storey) 18-28 m et un étage supérieur ou d'émergents (upper storey) 28-45 m; cet auteur insiste, par ailleurs, sur le caractère arbitraire d'une telle division. GRUBB & al. (1963) soutiennent qu'il n'y a nulle part dans le monde d'évidence de l'existence de trois strates d'espèces arborescentes avec des discontinuités bien marquées entre elles et que la reconnaissance de strates dans le peuplement ligneux procède d'un jugement subjectif. Cette opinion rejoint celle de HALLÉ & al. (1978), qui ne voient pas dans la forêt de "strates en tant que subdivisions de la population totale"; ce point de vue amène ces auteurs à employer le terme "layer" au lieu de celui de strate. Après de nombreuses mesures dans les forêts de la Guyane vénézuélienne ainsi que dans plusieurs stations d'Amérique, d'Asie et d'Afrique tropicales, il s'est avéré que dans la majorité des forêts denses humides sempervirentes de plaine, on ne trouve pas d'architecture en strates, mais on remarque une diminution très progressive du nombre de tiges quand la hauteur totale augmente et une densification maximale du feuillage à une distance plus ou moins égale à la moitié des plus grandes hauteurs mesurées (ROLLET, 1979b). Enfin, le même auteur précise qu'il n'existe aucune raison pour que les différentes espèces arborescentes d'un peuplement concentrent leurs houppiers à des niveaux privilégiés; les graphiques (h, H) d'Ogawa, établis dans de nombreux cas de forêts tropicales non perturbées n'ont jamais révélé les vides qui distingueraient des strates dans la masse des feuillages (ROLLET, 1979a). Par ailleurs, la distribution diamétrique à tendance exponentielle et la relation naturelle entre D et H permettent, en les considérant ensemble, de déduire une absence de strates dans la forêt primaire (ROLLET, 1968).

Dans un article décrivant une parcelle de forêt exploitée dans le Haut Parana, une division en strates inspirée de EMBERGER (1968) avait été proposée (STUTZ DE ORTEGA, 1984). En plus de deux strates herbacées et d'une strate sous-arbustive atteignant 4 m de hauteur, on avait reconnu: une strate arbustive et trois strates arborescentes distinctes entre 8-16 m, 16-32 m et plus de 32 m. Afin de nommer précisément les divers phanérophytes formant ces strates, on reconnaîtra au-dessus des arbustes, respectivement, les petits arbres, les arbres et les grands arbres (AUBRÉVILLE, 1963).

La stratification de la forêt peut être mise en évidence au moyen de l'histogramme des classes de hauteur. Les pics, éventuellement séparés par des abscences d'arbres dans certaines classes de hauteur, indiquent la vraisemblance de strates dans la couverture arborée. La courbe obtenue pour la parcelle de forêt primaire de haut de pente ne laisse supposer aucune stratification (fig. 3a); pas plus que celle obtenue pour la forêt de bas de pente (fig. 3b). Dans les deux cas, on observe une légère supériorité du nombre de tiges mesurant entre 7 et 9 m par rapport à celui des tiges mesurant entre 6 et 7 m. Toutefois, on ne peut guère qualifier ces discontinuités de pics marqués. En revanche, la parcelle de forêt exploitée présente un histogramme plus accidenté, révélant peut être la présence d'un étage dense formé par des arbustes et des petits arbres de 7 à 9 m de hauteur (fig. 3c).

De manière à voir si ces observations sont tout de même révélatrices d'une stratification, nous avons établi, selon la méthode décrite par OGAWA & al. (1965), le graphique des hauteurs totales en fonction des hauteurs sous couronne (fig. 4). L'examen des graphiques pour les trois parcelles

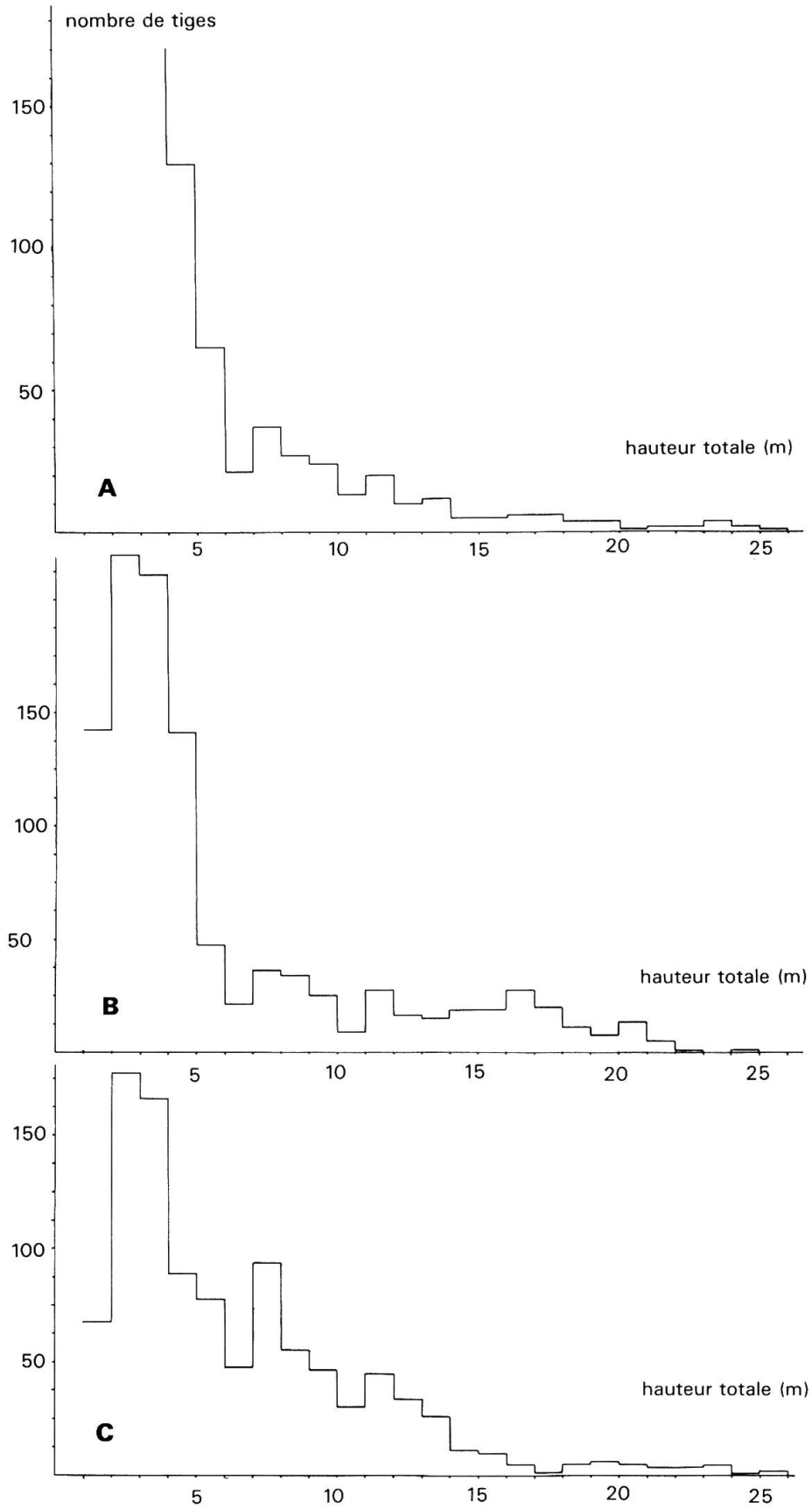


Fig. 3. — Histogrammes des distributions des arbres et arbustes vivants par classe de hauteur totale (H $\geqslant$ 1 m); **A:** forêt primaire de haut de pente; **B:** forêt primaire de bas de pente; **C:** forêt exploitée.

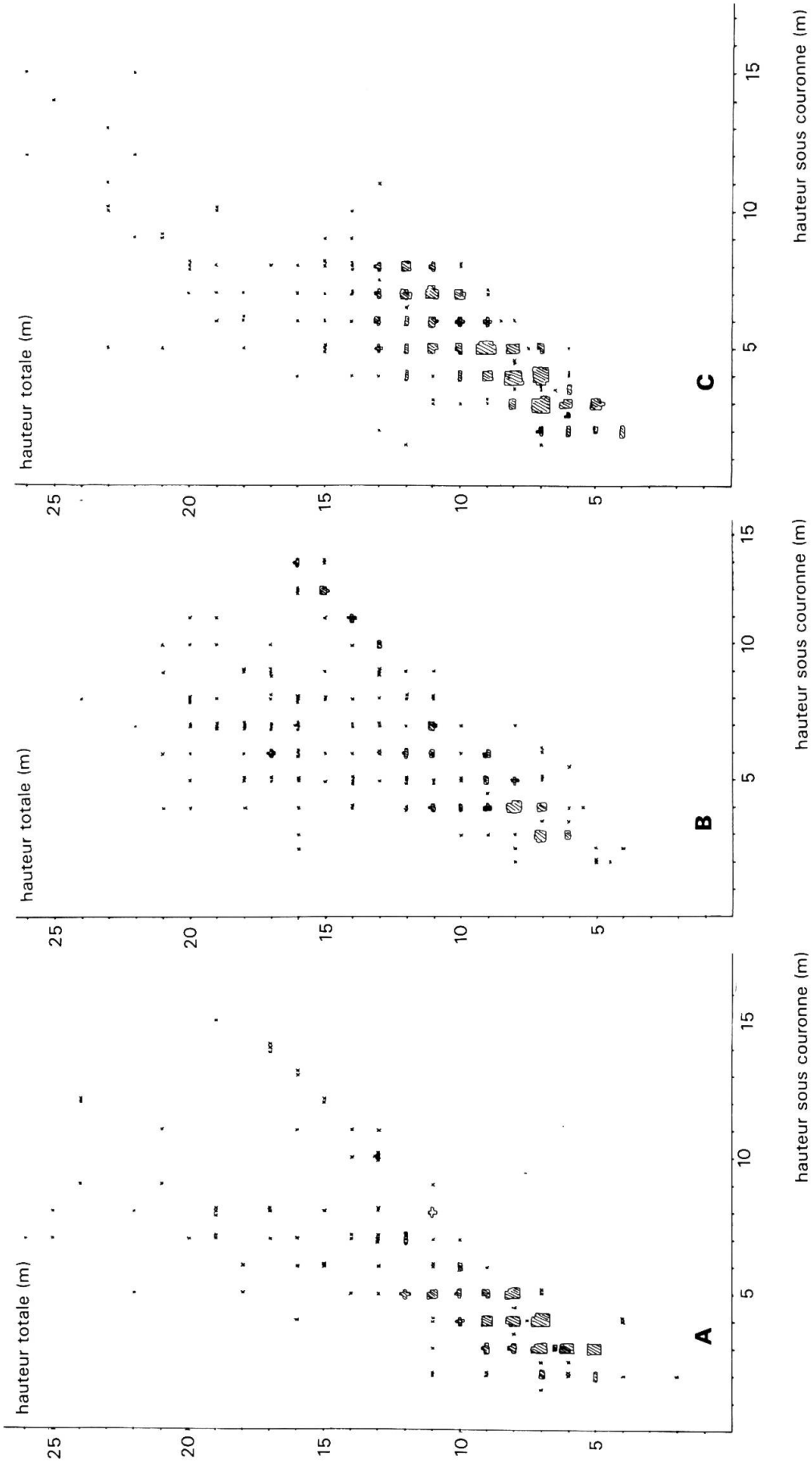


Fig. 4. — Relation entre la hauteur totale H et la hauteur sous couronne h; **A**: forêt primaire de haut de pente; **B**: forêt primaire de bas de pente; **C**: forêt exploitée.

confirme l'absence de discontinuités notables dans la masse des feuillages. Cependant quelques éléments contenus dans ces graphiques permettent une comparaison de la structure verticale entre les trois types de forêt observés. Premièrement, la forêt de bas de pente se révèle être la plus homogène en étagement des houppiers. Alors que dans les deux autres forêts on distingue une densification du feuillage à différentes hauteurs, la forêt de bas de pente ne présente apparemment aucune accumulation de houppiers à un niveau quelconque. En second lieu, on remarque dans les deux forêts primaires un groupe d'arbres d'une hauteur totale variant entre 13 et 17 m, pour des troncs assez longs, soit 10 à 13 m (fig. 4a et b); ce groupe, absent de la forêt exploitée, est dû au palmier *Arecastrum romanzoffianum*. Enfin, il s'avère que la composition floristique compte beaucoup dans la différence d'étagement des deux forêts primaires. On remarque que les plus grands arbres de la forêt de bas de pente ont souvent des troncs très courts, ce qui suppose des houppiers allongés occupant verticalement l'espace, parfois entre 4 et 21 m. Les espèces concernées par ce type de forme sont les *Matayba eleagnoides* et *Luehea divaricata*, soit les arbres les plus "importants" de cette forêt (voir sous "Composition floristique"). En haut de pente, les arbres fréquents sont *Cedrela fissilis* et *Balfourodendron riedelianum*, surtout, donc des espèces aux troncs élevés et aux houppiers triangulaires, plus larges que longs.

Les profils représentés aux figures 5, 6 et 7 confirment la plupart des observations graphiques. Bien que l'approche soit réduite aux arbres dont le diamètre est $\geqslant$ 10 cm, la vision plus naturelle offerte par les profils permet les distinctions suivantes. Dans les deux formations de haut de pente, on observe sans problème les niveaux où les houppiers sont plus nombreux. Par ailleurs, le peu de stratification déjà remarqué dans la forêt de bas de pente est bien illustré par les profils; dans ce cas, seule une diminution progressive du nombre des arbres occupant les étages supérieurs est réellement discernable. Malgré cela, nous avons tenté de délimiter des étages dans la masse des feuillages de chaque parcelle, étages qu'il serait peut être exagéré de qualifier de strates.

On distingue un premier étage dense ou canopée entre:

— 6 et 12 m pour la forêt primaire de haut de pente;
— 6 et 14 m pour la forêt primaire de bas de pente;
— 8 et 15 m pour la forêt exploitée.

Au-dessus de ce niveau, les arbres sont étagés d'une manière assez semblable dans les trois forêts. Jusqu'à 20 m, les arbres sont encore assez nombreux, au-dessus de 20 m, les émergents sont nettement plus rares. Le tableau 4 indique les effectifs d'arbres et d'arbustes occupant ces différents étages. Bien que dans ce tableau nous ayions compté séparément les arbres supérieurs à 20 m, le doute persiste quant à l'existence de deux étages distincts au-dessus de la canopée.

Les profils levés dans la forêt exploitée rendent parfaitement compte de la frange plus ou moins continue formée par le feuillage des *Cecropia pachystachya*. Cette frange qui constitue parfois à elle seule le premier étage de la frondaison n'est pas sans rappeler les strates localisées que l'on rencontre souvent après un certain temps de repousse dans les châblis naturels de la forêt. De telles strates localisées ne sont d'ailleurs pas toujours dûes à des facteurs naturels; GRUBB & al. (1963) font remarquer qu'un abattage ponctuel dans une forêt peut très bien permettre la formation de strates localisées.

Forêt primaire de haut de pente			
niveau (m)	$6 \leqslant H \leqslant 12$	$12 < H \leqslant 20$	$20 < H$
nombre de tiges	153	43	10
Forêt primaire de bas de pente			
niveau (m)	$6 \leqslant H \leqslant 14$	$14 < H \leqslant 20$	$20 < H$
nombre de tiges	163	79	6
Forêt exploitée			
niveau (m)	$8 \leqslant H \leqslant 15$	$15 < H < 20$	$20 < H$
nombre de tiges	206	18	13

Tableau 4. — Nombre d'arbres par niveau de houppiers sur 2500 m^2.

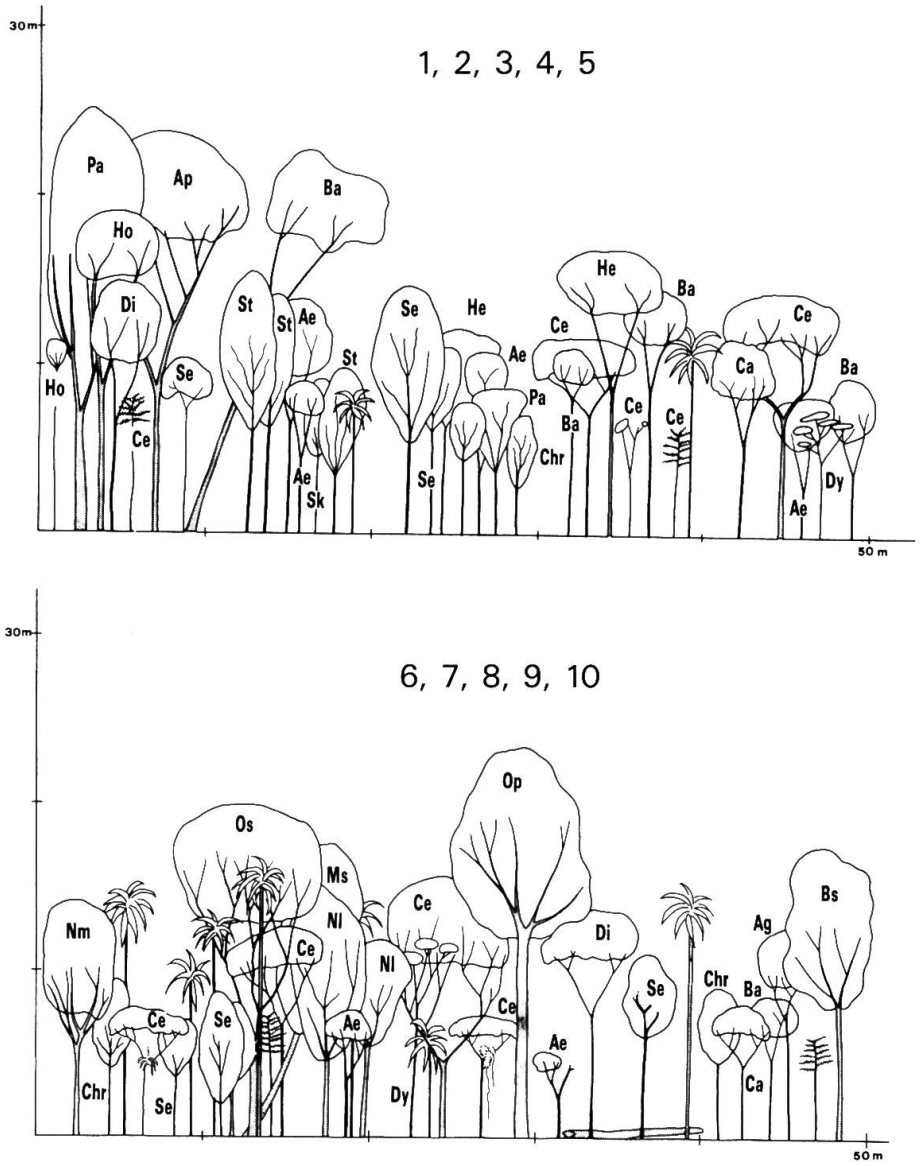
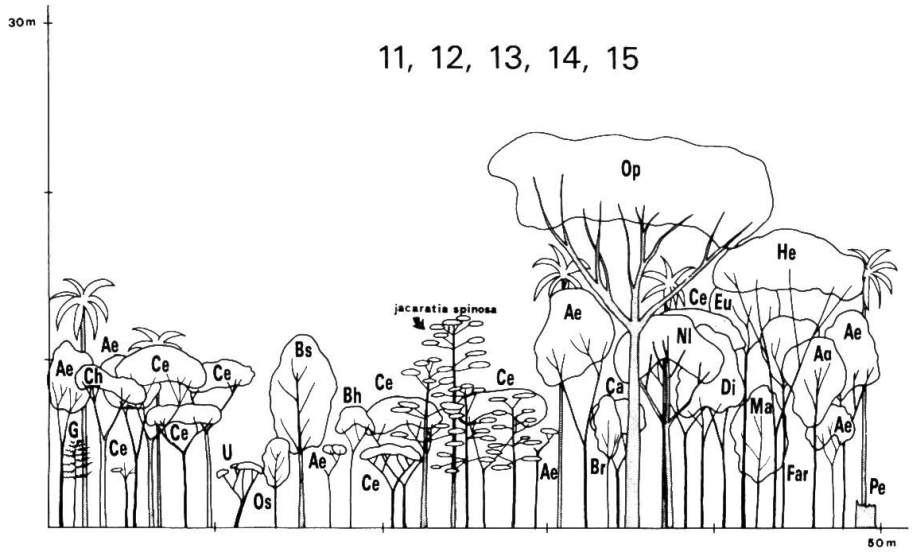
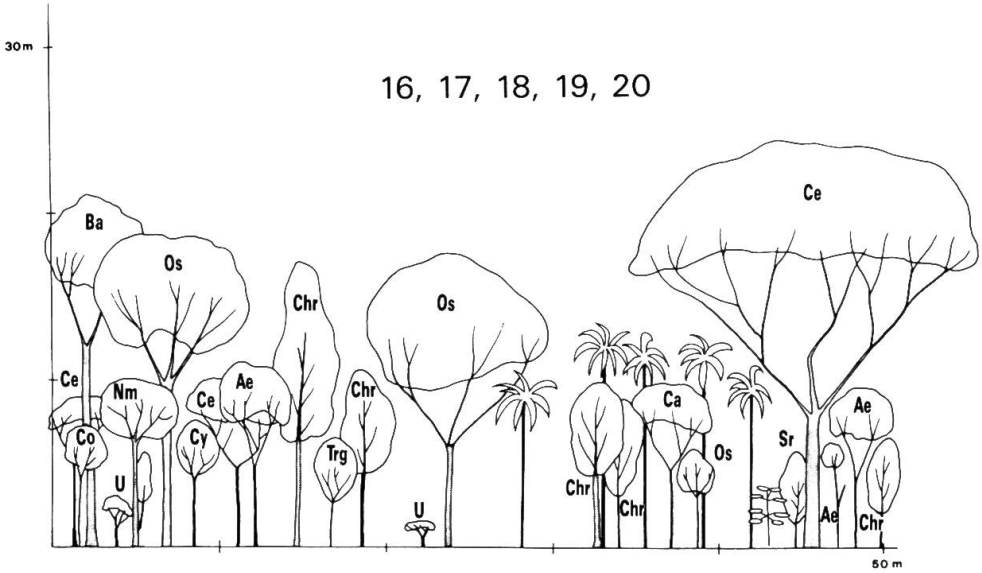
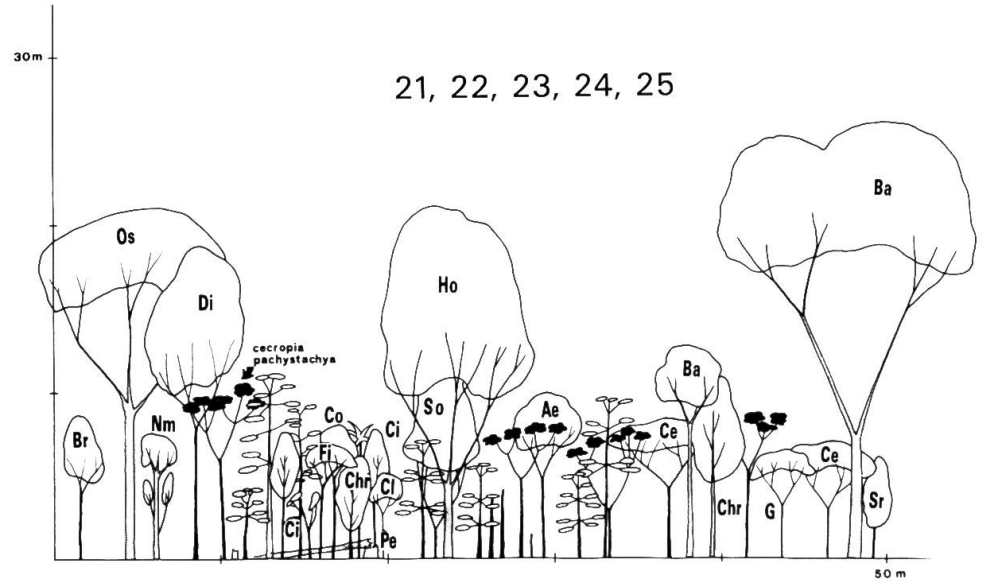


Fig. 5. — Diagrammes des profils de la forêt primaire de haut de pente; ordre des sous-unités: 1, 2, 3, 4, 5; 6, 7... 25. **Aa:** *Annona amambayensis;* **Ae:** *Allophylus edulis;* **Ag:** *Aegiphila sellowiana;* **Ap:** *Apuleia leiocarpa;* **Ba:** *Balfourodendron riedelianum;* **Bh:** *Bauhinia forficata;* **Br:** *Banara tomentosa;* **Bs:** *Bastardiopsis densiflora;* **Ca:** *Cabralea canjerana;* **Ce:** *Cedrela fissilis;* **Cl:** *Cordia ecalyculata;* **Ch:** *Chorisia speciosa;* **Chr:** *Chrysophyllum gonocarpum;* **Ci:** *Citronella paniculata;* **Co:** *Cordia trichotoma;* **Cy:** *Chrysophyllum marginatum;* **Di:** *Diatenopteryx sorbifolia;* **Dy:** *Didymopanax longepetiolata;* **Eu:** *Eugenia* vs *beaurepaireana;* **Far:** *Fagara riedeliana;* **Fi:** *Ficus citrifolia;* **G:** *Guarea macrophylla;* **He:** *Helietta apiculata;* **Ho:** *Holocalyx balansae;* **Ma:** *Matayba eleagnoides;* **Ms:** *Machaerium stipitatum;* **Nl:** *Nectandra lanceolata;* **Nm:** *Nectandra megapotamica;* **Op:** *Ocotea puberula;* **Os:** *Ocotea spectabilis;* **Pa:** *Patagonula americana;* **Pe:** *Peltophorum dubium;* **Se:** *Sebastiania brasiliensis;* **Sk:** *Sebastiania klotzschiana;* **So:** *Solanum citrifolium;* **Sr:** *Sorocea bonplandii;* **St:** *Styrax leprosum;* **Trg:** *Trichilia catigua;* **U:** *Urera caracasana.*


30m
11, 12, 13, 14, 15
Op
He
jacaratia spinosa
Ae
Ce
Eu
Nl
Ae
Ch
Ce
Ce
Bs
Bh
Ce
Ce
Ca
Di
Ma
Ae
G
Ce
Ce
U
Ae
Ce
Ae
Br
Far
Pe
Os
50m


30m
16, 17, 18, 19, 20
Ce
Ba
Os
Chr
Os
Ce
Nm
Ce
Ae
Chr
Ca
Ae
Co
Cy
Trg
Os
Sr
U
U
Chr
Chr
Ae
Chr
50m


30m
21, 22, 23, 24, 25
Ba
Os
Ho
Di
cecropia pachystachya
Ba
So
Ae
Co
Ci
Nm
Br
Ce
Fi
Ce
Chr
Cl
Chr
G
Sr
Ci
Pe
50m

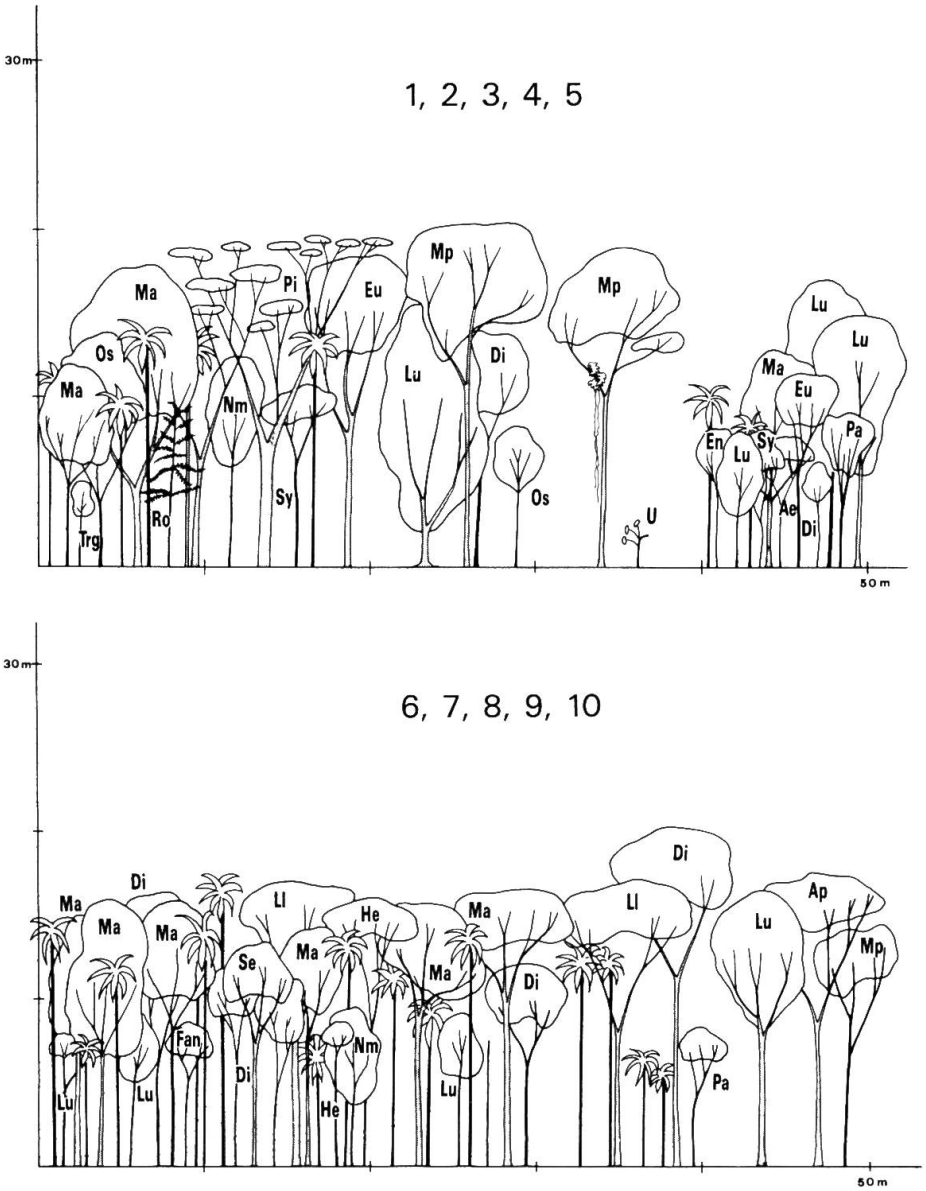
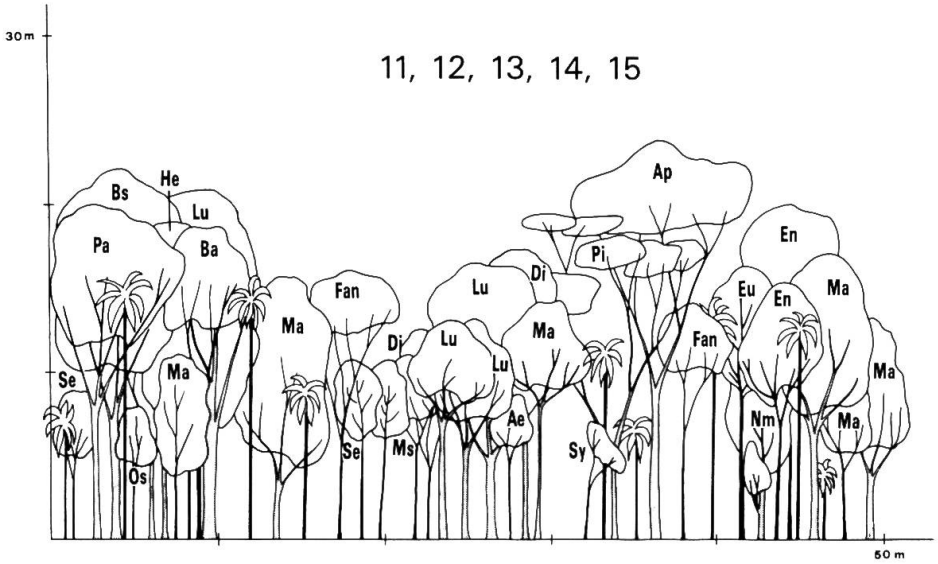
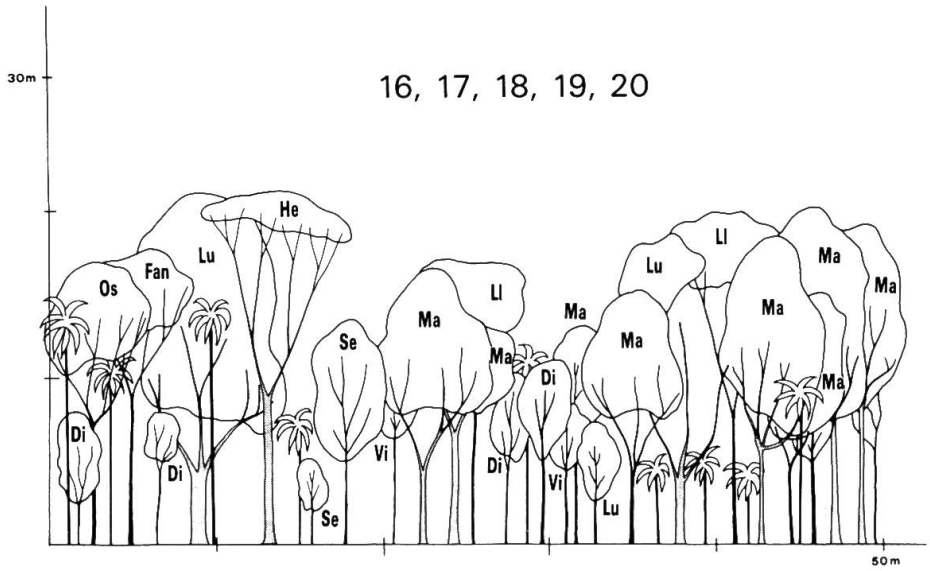
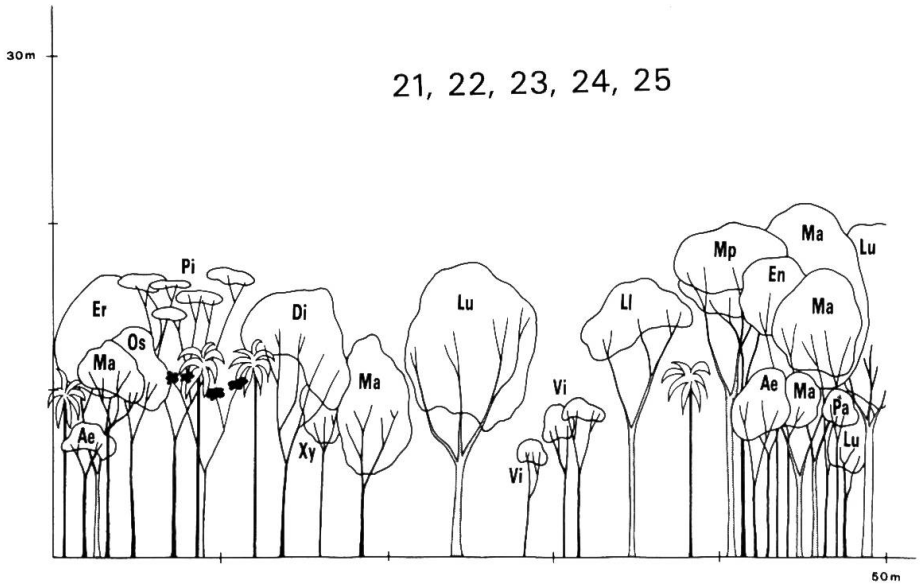


Fig. 6. — Diagrammes des profils de la forêt primaire de bas de pente; ordre des sous-unités: 1, 2, 3, 4, 5; 6, 7... 25. **Ae:** *Allophylus edulis;* **Ap:** *Apuleia leiocarpa;* **Ba:** *Balfourodendron riedelianum;* **Bs:** *Bastardiopsis densiflora;* **Di:** *Diatenopteryx sorbifolia;* **En:** *Enneatypus tenuiflorus;* **Er:** *Erythroxylon deciduum;* **Eu:** *Eugenia* vs *beaurepaireana;* **Fan:** *Fagara naranjillo;* **He:** *Helietta apiculata;* **Ll:** *Lonchocarpus leucanthus;* **Lu:** *Luehea divaricata;* **Ma:** *Matayba eleagnoides;* **Mp:** *Machaerium paraguariense;* **Ms:** *Machaerium stipitatum;* **Nm:** *Nectandra megapotamica;* **Os:** *Ocotea spectabilis;* **Pa:** *Patagonula americana;* **Pi:** *Piptadenia rigida;* **Ro:** *Roupala meisneri;* **Se:** *Sebastiania brasiliensis;* **Sy:** *Strychnos brasiliensis;* **Trg:** *Trichilia catigua;* **U:** *Urera caracasana;* **Vi:** *Vitex cymosa;* **Xy:** *Xylosma ciliatifolium.*


30m
11, 12, 13, 14, 15
Bs
He
Lu
Pa
Ba
Ap
Pi
Di
Lu
Fan
Ma
En
Eu
En
Ma
Fan
Ma
Di
Lu
Lu
Ma
Se
Ma
Ae
Nm
Ma
Ma
Se
Ms
Sy
Os
50 m


30m
16, 17, 18, 19, 20
He
Lu
Os
Fan
Ll
Lu
Ma
Ma
Ll
Ma
Ma
Ma
Se
Ma
Ma
Di
Ma
Di
Di
Vi
Di
Vi
Lu
Se
50m


30m
21, 22, 23, 24, 25
Ma
Lu
Mp
Pi
En
Er
Di
Lu
Ll
Ma
Os
Ma
Ma
Vi
Ae
Ma
Pa
Ae
Xy
Lu
Vi
50m

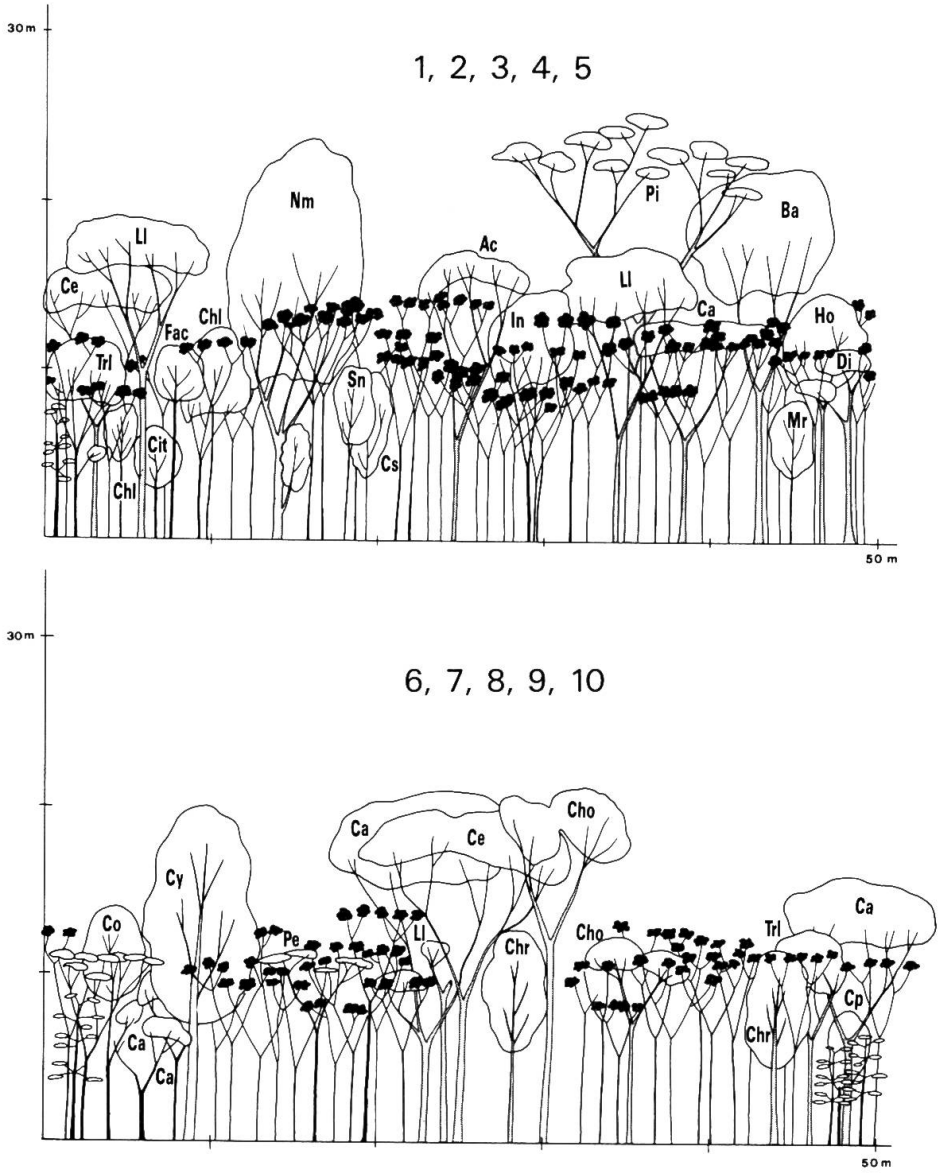
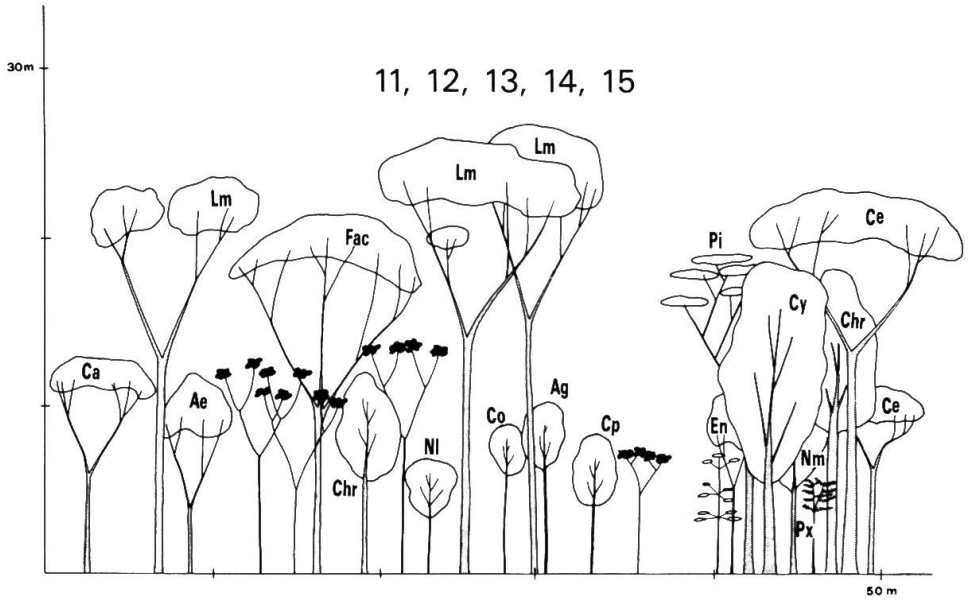
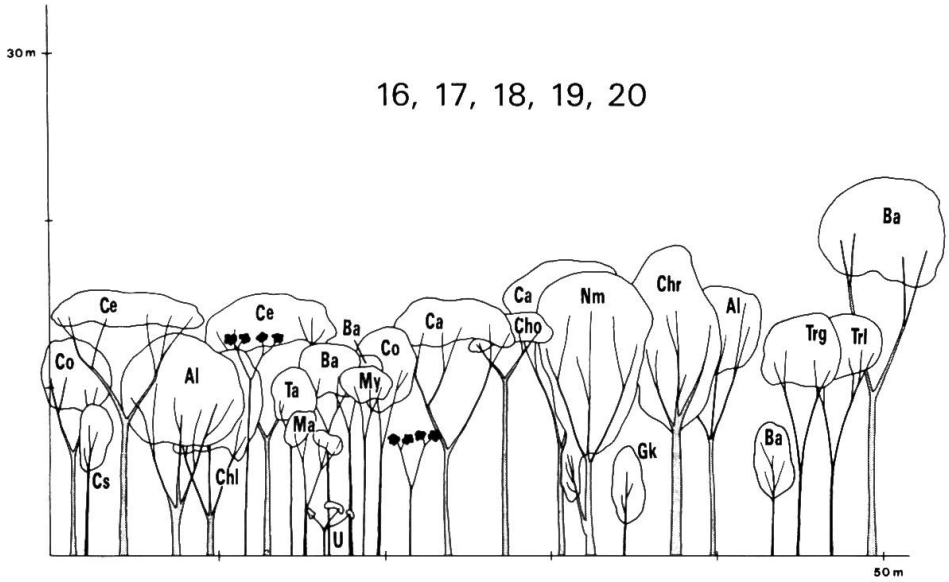
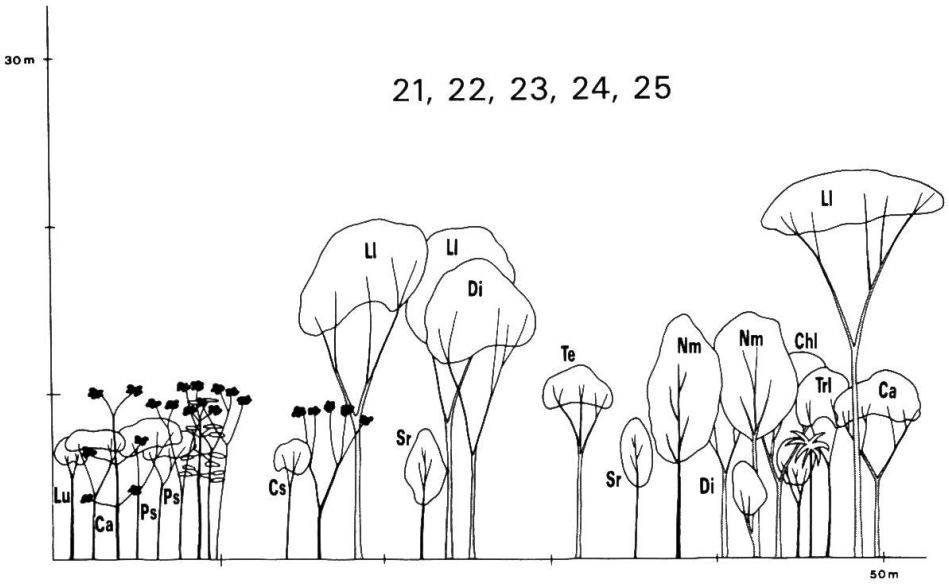


Fig. 7. — Diagrammes des profils de la forêt exploitée; ordre des sous-unités: 1, 2, 3, 4, 5; 6, 7... 25.
Ae: *Allophylus edulis;* **Ag:** *Aegiphila sellowiana;* **Al:** *Alchornea triplinervia;* **Ac:** *Acacia polyphylla;* **Ba:** *Balfourodendron riedelianum;* **Ca:** *Cabralea canjerana;* **Ce:** *Cedrela fissilis;* **Chl:** *Chlorophora tinctoria;* **Cho:** *Chorisia speciosa;* **Chr:** *Chrysophyllum gonocarpum;* **Cit:** *Citrus aurantium;* **Co:** *Cordia trichotoma;* **Cp:** *Campomanesia xanthocarpa;* **Cs:** *Cestrum intermedium;* **Cy:** *Chrysophyllum marginatum;* **Di:** *Diatenopteryx sorbifolia;* **E:** *Euterpe edulis;* **En:** *Enneatypus tenuiflorus;* **Fac:** *Fagara chiloperone* var. *angustifolia;* **Gk:** *Guarea kunthiana;* **Ho:** *Holocalyx balansae;* **In:** *Inga uraguensis;* **Ll:** *Lonchocarpus leucanthus;* **Lm:** *Lonchocarpus muehlbergianus;* **Lu:** *Luehea divaricata;* **Ma:** *Matayba eleagnoides;* **Mr:** *Myrciaria rivularis* var. *baporeti;* **My:** *Myrocarpus frondosus;* **Nl:** *Nectandra lanceolata;* **Nm:** *Nectandra megapotamica;* **Pe:** *Peltophorum dubium;* **Pi:** *Piptadenia rigida;* **Ps:** *Peschiera australis;* **Px:** *Pentapanax warmingianus;* **Sn:** *Solanum inequale;* **Sr:** *Sorocea bonplandii;* **Ta:** *Tabebuia heptaphylla;* **Te:** *Tetrorchidium rubrivenium;* **Trl:** *Trichilia clausseni;* **Trg:** *Trichilia catigua;* **U:** *Urera caracasana.*


30m
11, 12, 13, 14, 15
Lm
Lm
Lm
Fac
Pi
Ce
Cy
Chr
Ca
Ae
Ag
Co
Cp
Ce
En
Nl
Chr
Nm
Px
50 m


30m
16, 17, 18, 19, 20
Ba
Ce
Ce
Ca
Nm
Chr
Al
Ba
Co
Ca
Cho
Trg
Trl
Co
Al
Ba
Ta
My
Ma
Gk
Ba
Cs
Chl
U
50m


30m
21, 22, 23, 24, 25
Ll
Ll
Ll
Di
Te
Nm
Nm
Chl
Trl
Ca
Sr
Lu
Ca
Ps
Ps
Cs
Sr
Di
50m

Composition spécifique des niveaux de feuillage

Les profils forestiers se révèlent précieux pour l'appréciation de l'occupation spécifique des niveaux de feuillage distingués plus haut. Néanmoins, nous avons repris les données du tableau 1 afin de dégager numériquement l'importance des espèces arborescentes et arbustives dans ces niveaux. En forêt primaire de haut de pente, 6 espèces représentent en fréquence plus de la moitié du feuillage de la canopée, soit: *Cedrela fissilis* 14.6%, *Allophylus edulis* 9.3%, *Chrysophyllum gonocarpum* 8.6%, *Balfourodendron riedelianum* 6.6%, *Cabralea canjerana* 6% et *Jacaratia spinosa* 5.3%, cette dernière espèce montre une forte agrégation horizontale. Le niveau intermédiaire, (12-20 m), est dominé en fréquence par: *Arecastrum romanzoffianum* 32.5%, *Cedrela fissilis* 9.3%, *Diatenopteryx sorbifolia* 6.9% et *Ocotea spectabilis* 6.9%; on ne peut distinguer de dominance spécifique parmi les émergents. En forêt primaire de bas de pente, la canopée est occupée par: *Arecastrum romanzoffianum* 19.7%, *Diatenopteryx sorbifolia* 11.1%, *Helietta apiculata* 8.6%, *Matayba eleagnoides* 8%, *Luehea divaricata* 4.9% et *Ocotea spectabilis* 4.9%. Le niveau intermédiaire, (14-20 m), est principalement occupé par les *Matayba eleagnoides* 24%, *Arecastrum romanzoffianum* 21.5% et *Luehea divaricata* 10.1%; parmi les émergents, *Luehea divaricata* semble être volumiquement l'espèce la plus importante. En forêt exploitée, la canopée, (8-15 m), est nettement dominée par les *Cecropia pachystachya* 62.3%; au-dessus, on ne distingue guère de dominance spécifique.

Phytomasse

La phytomasse est la masse de matière organique végétale totale dans une forêt. Les composantes de la phytomasse sont: le bois des troncs et des branches, l'écorce, les feuilles, fleurs et fruits ainsi que les racines et la litière. Plusieurs estimations ont montré que le poids des feuilles, fleurs et fruits représente une proportion faible de la phytomasse (ROLLET, 1979b). Le calcul de la phytomasse se fait à partir de la valeur du volume des arbres. DAWKINS (1961), qui propose une formule pour le calcul du volume des arbres tropicaux, estime qu'il n'est pas nécessaire de tenir compte des branches de moins de 4 cm de diamètre. A l'instar de DEVINEAU (1984), nous retiendrons ici la formule du paraboloïde proche de celle établie par DAWKINS, soit:

$$V = \pi/4 \times D^2 \times H \times 0.555$$

La phytomasse s'obtient alors en multipliant le volume par la valeur de densité moyenne exprimée en tonne par m^3. La valeur de densité indiquée pour les arbres de forêts tropophiles est de 0.65 tonne/m^3 (DEVINEAU, 1984). Le calcul de la phytomasse devient:

$$P = D^2 \times H \times 0.283$$

cette valeur est exprimée en tonnes.

Les valeurs de la phytomasse sont données au tableau 5 et sa distribution par classe de diamètre à la figure 8 d,e,f.

	Forêt primaire haut de pente	*Forêt primaire bas de pente*	*Forêt exploitée*
Diamètre (cm)			
⩾ 1	62.9	52.8	52.5
⩾ 10	61.6	51.9	50.2
⩾ 40	41.2	20.7	29.6
Phytomasse pour 1 ha			
⩾ 10	246.3	207.4	200.8
⩾ 40	164.7	82.8	118.2

Tableau 5. — Valeurs de phytomasse en tonnes sur 2500 m^2 et 10.000 m^2.

Sur 1/4 ha, les différences de phytomasse totale sont encore peu importantes entre les trois types de forêt. Les constatations quant à la répartition de la phytomasse dans chaque parcelle suivent de près celles qui furent faites à propos de la surface terrière. En forêt primaire de haut de

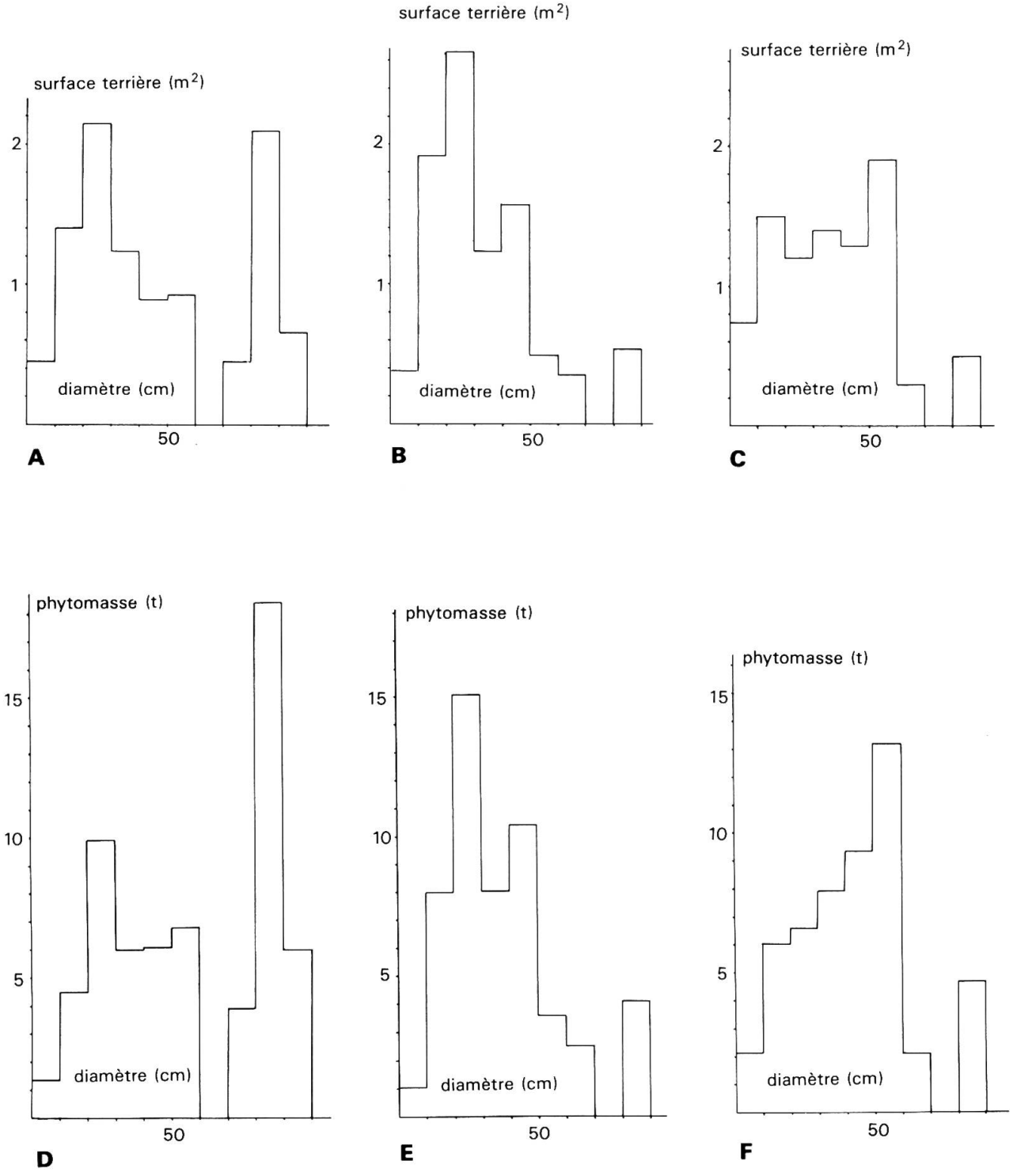


Fig. 8. — **A, B, C:** histogrammes des distributions de la surface terrière par classe de diamètre. **D, E, F:** histogrammes des distributions de la phytomasse par classe de diamètre. **A & C:** forêt primaire de haut de pente; **B & E:** forêt primaire de bas de pente; **C & F:** forêt exploitée.

pente, 50% de la phytomasse est dûe aux arbres de diamètre ⩾ 40 cm, alors qu'en bas de pente cette proportion n'est que de 39%. Sur le plan de la production forestière, domaine que nous aborderons plus spécifiquement dans un chapitre à venir, la forêt de bas de pente apparaît deux fois moins rentable[1] que la forêt primaire de haut de pente avec, pour un hectare, 127 m^3 de bois contre 253 m^3; la forêt exploitée de notre exemple fournirait 182 m^3.

Physionomie

Entre les trois formations analysées, on remarque des différences physionomiques marquées. Nous avons déjà examiné comment la composition floristique de chaque formation influence sa densité et sa stratification. L'aspect général de chaque formation est, lui aussi, directement lié à sa composition floristique, cependant celle-ci ne fait pas tout. La vitalité des espèces forestières, donc leur place dans la structure du peuplement, exerce une influence certaine sur l'allure de la masse des feuillages. Les indications du tableau 1 mettent en évidence que de nombreuses espèces sont communes aux trois formations. Néanmoins l'occupation de l'espace par chacune d'entre elles varie souvent beaucoup d'une formation à l'autre. Enfin, les variations saisonnières que subissent les espèces comme la perte totale ou partielle de leur feuillage, leur floraison et leur fructification, modifient le visage de la forêt d'une manière qui peut être différente dans chaque cas.

Tronc

En forêt primaire, nous avons observé que l'aspect du tronc de nombreuses espèces change selon que celles-ci poussent dans la forêt de haut ou de bas de pente. Par exemple, nous avons observé que la base des troncs des *Diatenopteryx sorbifolia* et *Piptadenia rigida* est cylindrique ou cônique dans les formations forestières de haut de pente, alors qu'elle est très évasée avec des empattements et des excroissances rampantes dans la forêt de bas de pente. Cette observation suggère une éventuelle relation entre le développement de la base des troncs et certains facteurs édaphiques. Cependant, bien que séduisante cette interprétation s'est avérée peu sûre, ainsi que l'ont démontré DAVIS & RICHARDS (1934). Notons qu'aucun des arbres répertoriés dans nos parcelles ne présente de contreforts.

	Forêt primaire haut de pente (71 espèces)	*Forêt primaire bas de pente (62 espèces)*	*Forêt exploitée (67 espèces)*
Types de feuilles			
feuilles simples	59	58	58
feuilles pennées	28	27	25
feuilles palmées ou trifoliolées	9	9	11
feuilles bipennées	4	6	6
Taille des feuilles			
leptophylles	4	5	5
nanophylles	4	6	7
microphylles	63	68	57
mésophylles	27	19	30
macrophylles	2	2	1

Tableau 6. — Physionomie foliaire: type de feuille et taille des feuilles (pourcentage des espèces).

Feuilles

Type de feuilles. Nous avons examiné dans quelle proportion les arbres et arbustes des trois forêts étudiées ont des feuilles simples ou composées. En considérant globalement toutes les espèces représentées par des tiges vivantes et en excluant les palmiers, on obtient les valeurs figurées au

[1] La considération des troncs de D ⩾ 40 cm exclut les palmiers de nos parcelles.

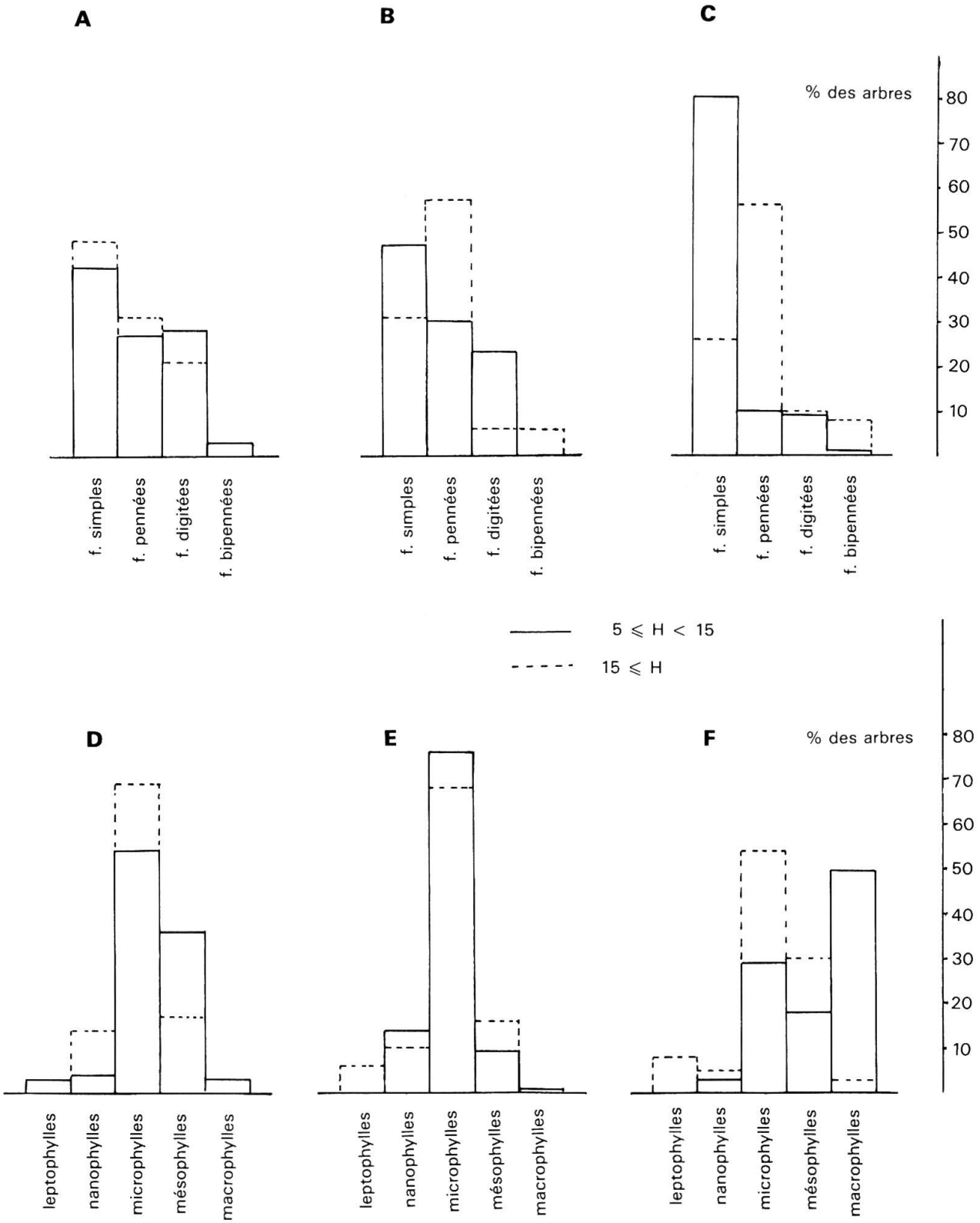


Fig. 9. — **A, B, C:** type de feuille. **D, E, F:** taille des feuilles. **A & C:** forêt primaire de haut de pente; **B & E:** forêt primaire de bas de pente; D & F: forêt exploitée.

tableau 6. Toutefois, c'est en effectuant cette analyse par niveau de feuillage et en considérant les proportions d'arbres et non seulement d'espèces que les résultats rendent mieux compte de la physionomie de la frondaison (fig. 9). Parmi toutes les espèces répertoriées, très peu présentent des feuilles ou des folioles acuminés.

Taille des feuilles. Nous avons regroupés les arbres et arbustes dans les classes définies par RAUNKIAER (RICHARDS & al., 1940). Les valeurs pour toutes les espèces sont données au tableau 6 et, pour les arbres et par niveau, à la figure 9. On remarque une importante proportion d'arbres macrophylles dans la canopée de la forêt exploitée (49.5%). Ce fort contingent n'est dû qu'à une seule espèce, le *Cecropia pachystachya*. On se rend compte ici à quel point ce petit arbre, par ailleurs si abondant dans cette formation, contribue par ses caractéristiques architecturales (fig. 7) et morphologiques (tronc blanc, type et taille des feuilles) à distinguer physionomiquement une forêt partiellement secondaire de la forêt primaire.

En conclusion, ces observations de la morphologie foliaire nous permettent de déduire que la forêt primaire de haut de pente est principalement peuplée d'arbres microphylles à feuilles simples, tandis que la forêt primaire de bas de pente est autant peuplée d'arbres microphylles à feuilles simples et à feuilles pennées. Quant à notre exemple de forêt exploitée, celle-ci est surtout peuplée, au niveau de la canopée, par des arbres macrophylles à feuilles simples (surtout simples palmatilobées) et, au-dessus de la canopée, par des arbres microphylles à feuilles pennées.

Perte saisonnière du feuillage. Dans chacune des trois parcelles, nous avons relevé les espèces dont le feuillage est réduit de 75% à 100% en saison sèche, soit dès juin jusqu'à septembre (STUTZ DE ORTEGA, 1986). Ces espèces, et leur nombre d'arbres de taille supérieure à 5 m, sont les suivantes:

— forêt primaire de haut de pente: *Bastardiopsis densiflora* (2), *Cedrela fissilis* (29), *Chorisia speciosa* (1), *Cordia trichotoma* (2), *Cupania vernalis* (2), *Fagara riedeliana* (3), *Jacaratia spinosa* (12), *Matayba eleagnoides* (3), *Trema micrantha* (2), soit 56 arbres;
— forêt primaire de bas de pente: *Bastardiopsis densiflora* (1), *Cordia trichotoma* (1), *Enneatypus tenuiflorus* (8), *Luehea divaricata* (18), *Matayba eleagnoides* (33), *Vitex cymosa* (5), soit 66 arbres;
— forêt exploitée: *Alchornea iricurana* (1), *Alchornea triplinervia* (2), *Cedrela fissilis* (10), *Chorisia speciosa* (4), *Cordia trichotoma* (9), *Jacaratia spinosa* (10), *Luehea divaricata* (4), *Matayba eleagnoides* (1), *Myrocarpus frondosus* (1), *Peltophorum dubium* (1), *Tabebuia heptaphylla* (2), soit 45 arbres.

Le nombre d'arbres à feuillage caduc ou presque totalement caduc obtenu dans chaque parcelle représente une proportion de 27% en forêt primaire de haut de pente, 26% en forêt primaire de bas de pente et 13% en forêt exploitée. Bien que les proportions d'arbres défoliés en saison sèche soient quasi identiques dans les deux types de forêts primaires, il est intéressant de noter qu'en bas de pente, la quantité de feuilles tombées paraît toujours plus importante. Sachant, par ailleurs, que cette formation est le lieu d'une forte chute de feuilles de bambous et d'une plus faible activité micro-organique dans le sol, on comprend pourquoi la litière y est toujours plus épaisse que dans la forêt de haut de pente.

Composition floristique

Arbres et arbustes: diversité floristique et espèces prépondérantes

Pour chaque parcelle, nous avons calculé le nombre d'espèces représentées par des arbres vivants dont le D $\geqslant$ 10 cm, le quotient de mélange (ou coefficient de mélange) soit, le nombre d'espèces par rapport au nombre total d'arbres ainsi que d'autres sommes (tab. 7).

Bien que possédant le plus grand nombre d'arbres, la forêt de bas de pente est la moins riche en espèces arborescentes. Son quotient de mélange n'est que de 0.14. Dans cette formation, on rencontre généralement plusieurs fois la même espèce sur une surface restreinte. En effet, seules 8 espèces sur 27 ne sont présentes qu'une fois sur 1/4 ha. A l'opposé, on constate qu'il n'est pas rare, dans les forêts de haut de pente de remarquer, sur la même superficie, un seul individu par espèce;

	Forêt primaire haut de pente	*Forêt primaire bas de pente*	*Forêt exploitée*
Nombre d'arbres (sauf palmiers)	148	140	164
Nombre de palmiers	21	50	1
Nombre d'espèces	42	27	45
Quotient de mélange	0.25	0.14	0.27
Nombre d'espèces représentées plus d'une fois	26	19	21
Nombre d'espèces représentées une fois	16	8	24

Tableau 7. — Nombre d'arbres vivants (D $\geqslant$ 10 cm) et d'espèces sur 2500 m^2.

situation particulièrement marquée dans la forêt exploitée. L'explication réside très probablement dans le fait que la colonisation forestière des fonds de vallons n'est pas offerte indifféremment à toutes les espèces de la région. Le mauvais drainage du sol oppose une limite à l'implantation des espèces habitant la forêt de haut de pente. Subséquemment, les arbres s'adaptant bien à ce milieu s'y multiplient plus facilement car la compétition est moindre. Il découle de cela une richesse spécifique moins importante en bas de pente qu'en haut de pente. En forêt exploitée, le quotient du mélange est plus élevé que dans la forêt primaire de haut de pente, d'autre part, plus de la moitié des espèces arborescentes y est représentée par une seule plante. L'ouverture pratiquée jadis dans cette formation et la libération d'une partie de l'espace auront permis, en plus de l'arrivée massive d'espèces héliophiles le plus souvent confinées dans les lisières et les berges de cours d'eau *(Cecropia pachystachya, Urera caracasana, Alchornea triplinervia, Luehea divaricata, Peschiera australis),* la croissance de jeunes arbres qui sont habituellement présents dans la forêt primaire, mais demeurent de petite taille sous la canopée *(Lonchocarpus leucanthus, L. muehlbergianus, Matayba eleagnoides, Myrciaria rivularis)*. De plus, on remarque, dans cette parcelle, la présence d'une espèce originaire d'Amérique centrale récemment introduite: le *Castilla elastica*. D'autres espèces naturalisées dans ce pays, comme les *Citrus* spp., *Carica papaya* et *Annona squamosa*, sont présentes dans la forêt exploitée. Toutefois, ces espèces sont tellement répandues qu'on les trouve aussi dans les forêts primaires.

La manière dont les espèces se répartissent entre les individus présents est la diversité floristique. Pour les arbres, les profils (fig. 5, 6, 7) donnent une idée de cette diversité, mais on peut pousser l'analyse plus loin. Plusieurs auteurs ont tenté par le biais d'inventaires floristiques détaillés d'appliquer à la forêt tropicale des principes et des méthodes de la phytosociologie de l'école zurichomontpellieraine (LETOUZEY, 1979). Même si ce genre d'évaluation ne va pas sans poser des problèmes dans les forêts tropicales, la conception d'"espèces prépondérantes" (leading species), bien définie par SCHULZ (1960) pour les forêts à peuplement mixte, "mixed forest", constitue une avance certaine vers la reconnaissance d'éventuelles associations végétales en forêt tropicale. Les espèces prépondérantes sont celles qui, grâce à une vitalité remarquable, modèlent la forêt où elles se trouvent. S'il est exceptionnel, parmi les formations forestières tropicales denses humides, de trouver des associations dominées par une seule espèce, il n'est pas rare d'observer des forêts naturelles dominées par un petit groupe d'espèces, parfois de la même famille (forêts à dipterocarpacées d'Extrême-Orient) (cité dans DAVIS & RICHARDS, 1934). Dans de multiples régions tropicales, les forestiers locaux distinguent ainsi différents types de forêt au moyen d'une dénomination incluant le nom d'un ou de deux genres ou espèces affichant une importance notoire dans le peuplement ligneux. De cette façon, on reconnaît dans l'état du Parana (Brésil) des forêts à *Araucaria angustifolia* (KLEIN, 1978) et à Corrientes (Argentine), près de la jonction entre les fleuves Paraguay et Parana, des forêts à *Astronium balansae* et *Tabebuia ipe* (ESKUCHE, 1982).

Dans l'optique de distinguer les espèces prépondérantes dans les trois exemples de forêt étudiés ici, nous avons employé un plan d'analyse proposé par LAMPRECHT (1962) sur la base des travaux de CAIN & al. (1956). Cette analyse permet d'évaluer l'importance de la place occupée par chacune des espèces arborescentes d'une forêt. L'importance est de fait calculée sous la forme d'un indice de valeur d'importance IVI qui est lui-même la somme de trois quotients: l'abondance relative, la fréquence relative et la dominance relative.

L'abondance relative d'une espèce est le quotient du nombre des individus de cette espèce (abondance) par le nombre total des individus de la parcelle.

Tableau 8. — Indice de valeur d'importance IVI, (arbres vivants non cassés).

Espèce	*Abondance absolue*	*Abondance relative*	*Fréquence absolue*	*Fréquence relative*	*Dominance absolue*	*Dominance relative*	*IVI*
Forêt primaire de haut de pente							
Cedrela fissilis	23	13.6	100	5.81	1.1	11.17	30.58
Arecastrum romanzoffianum	21	12.42	100	5.81	0.781	7.92	26.15
Allophylus edulis	15	8.87	100	5.81	0.646	6.56	21.24
Chrysophyllum gonocarpum	12	7.1	80	4.65	0.395	4.01	15.76
Jacaratia spinosa	12	7.1	60	3.49	0.564	5.72	16.31
Balfourodendron riedelianum	8	4.73	100	5.81	0.922	9.36	19.9
Sebastiania brasiliensis	7	4.14	40	2.32	0.221	2.25	8.71
Ocotea spectabilis	6	3.55	80	4.65	0.787	7.99	16.19
Cabralea canjerana	5	2.95	80	4.65	0.078	0.81	8.41
Diatenopteryx sorbifolia	4	2.36	80	4.65	0.173	1.76	8.77
Styrax leprosum	4	2.36	40	2.32	0.109	1.1	5.78
Cecropia pachystachya	4	2.36	20	1.16	0.068	0.71	4.23
Nectandra megapotamica	3	1.77	60	3.49	0.179	1.81	7.07
Urera caracasana	3	1.77	60	3.49	0.032	0.34	5.6
Nectandra lanceolata	3	1.77	40	2.32	0.338	3.51	7.6
Holocalyx balansae	3	1.77	40	2.32	0.805	8.18	12.27
Eugenia beaurepaireana	2	1.18	20	1.16	0.049	0.51	2.85
Sorocea bonplandii	2	1.18	20	1.16	0.028	0.3	2.64
Patagonula americana	2	1.18	20	1.16	0.684	6.95	9.29
Bastardiopsis densiflora	2	1.18	40	2.32	0.143	1.46	4.96
Citronella paniculata	2	1.18	20	1.16	0.015	0.16	2.5
Helietta apiculata	2	1.18	40	2.32	0.092	0.95	4.45
Ocotea puberula	2	1.18	40	2.32	0.717	7.28	10.78
Cordia trichotoma	2	1.18	40	2.32	0.028	0.3	3.8
Banara tomentosa	2	1.18	40	2.32	0.039	0.41	3.91
Didymopanax longepetiolata	2	1.18	40	2.32	0.025	0.26	3.76
Aegiphila sellowiana	1	0.59	20	1.16	0.025	0.26	2.0
Annona amabayensis	1	0.59	20	1.16	0.011	0.11	1.86
Bauhinia forficata	1	0.59	20	1.16	0.009	0.09	1.84
Trichilia catigua	1	0.59	20	1.16	0.007	0.079	1.82
Guarea macrophylla	1	0.59	20	1.16	0.011	0.11	1.86
Chorisia speciosa	1	0.59	20	1.16	0.025	0.26	2.01
Cordia ecalyculata	1	0.59	20	1.16	0.007	0.079	1.82
Ficus citrifolia	1	0.59	20	1.16	0.034	0.36	2.11
Campomanesia xanthocarpa	1	0.59	20	1.16	0.015	0.16	1.91
Solanum citrifolium	1	0.59	20	1.16	0.025	0.26	2.01
Matayba eleagnoides	1	0.59	20	1.16	0.022	0.22	1.97
Chrysophyllum marginatum	1	0.59	20	1.16	0.007	0.079	1.82
Sebastiania klotzschiana	1	0.59	20	1.16	0.011	0.11	1.86
Fagara riedeliana	1	0.59	20	1.16	0.011	0.11	1.86
Machaerium stipitatum	1	0.59	20	1.16	0.09	0.93	2.68
Apuleia leiocarpa	1	0.59	20	1.16	0.502	5.1	6.85
	169	**100**	**1720**	**100**	**9.850**	**100**	**300**

Tableau 8 (suite). — Indice de valeur d'importance IVI, (arbres vivants non cassés).

Espèce	*Abondance absolue*	*Abondance relative*	*Fréquence absolue*	*Fréquence relative*	*Dominance absolue*	*Dominance relative*	*IVI*
Forêt primaire de bas de pente							
Arecastrum romanzoffianum	50	26.31	100	7.04	1.26	14.38	47.73
Matayba eleagnoides	33	17.36	100	7.04	2.01	22.95	47.35
Luehea divaricata	18	9.47	100	7.04	2.205	25.16	41.67
Diatenopteryx sorbifolia	18	9.47	100	7.04	0.495	5.65	22.16
Sebastiania brasiliensis	6	3.15	60	4.22	0.113	1.29	8.66
Ocotea spectabilis	6	3.15	80	5.63	0.169	1.93	10.71
Enneatypus tenuiflorus	5	2.63	60	4.22	0.139	1.59	8.44
Vitex cymosa	5	2.63	40	2.81	0.102	1.169	6.6
Fagara naranjillo	5	2.63	60	4.22	0.128	1.46	8.31
Helietta apiculata	4	2.10	60	4.22	0.167	1.91	8.23
Allophylus edulis	4	2.10	60	4.22	0.076	0.86	7.18
Piptadenia rigida	4	2.10	60	4.22	0.40	4.56	10.88
Patagonula americana	4	2.10	80	5.63	0.166	1.905	9.63
Strychnos brasiliensis	4	2.10	60	4.22	0.115	1.30	7.62
Machaerium paraguariense	4	2.10	60	4.22	0.256	2.92	9.24
Eugenia beaurepaireana	4	2.10	60	4.22	0.115	1.32	7.64
Lonchocarpus leucanthus	4	2.10	40	2.81	0.320	3.65	8.56
Nectandra megapotamica	2	1.05	40	2.81	0.017	0.19	4.05
Apuleia leiocarpa	2	1.05	40	2.81	0.186	2.12	5.98
Trichilia catigua	1	0.52	20	1.40	0.007	0.08	2.0
Cecropia pachystachya	1	0.52	20	1.40	0.015	0.17	2.09
Erythroxylon deciduum	1	0.52	20	1.40	0.039	0.45	2.37
Balfourodendron reidelianum	1	0.52	20	1.40	0.059	0.67	2.59
Bastardiopsis densiflora	1	0.52	20	1.40	0.151	1.73	3.65
Xylosma ciliatifolium	1	0.52	20	1.40	0.009	0.10	2.02
Machaerium stipitatum	1	0.52	20	1.40	0.011	0.12	2.04
Roupala meisneri	1	0.52	20	1.40	0.018	0.21	2.13
	190	**100**	**1420**	**100**	**8.745**	**100**	**300**
Forêt exploitée							
Cecropia pachystachya	64	38.5	100	6.2	0.977	11.9	56.6
Cabralea canjerana	8	4.8	100	6.2	0.725	8.85	19.85
Cedrela fissilis	6	3.6	80	4.9	0.58	7.09	15.59
Jacaratia spinosa	6	3.6	80	4.9	0.15	1.84	10.34
Chrysophyllum gonocarpum	5	3.0	60	3.7	0.777	9.49	16.19
Chlorophora tinctoria	5	3.0	60	3.7	0.111	1.36	8.06
Nectandra megapotamica	5	3.0	80	4.9	0.688	8.4	16.3
Lonchocarpus leucanthus	5	3.0	60	3.7	0.465	5.68	12.38
Trichilia clausseni	4	2.4	80	4.9	0.192	2.35	9.65
Balfourodendron riedelianum	4	2.4	40	2.4	0.373	4.55	9.35
Chorisia speciosa	3	1.8	40	2.4	0.302	3.69	7.89
Cordia trichotoma	3	1.8	40	2.4	0.065	0.8	5.0
Cestrum intermedium	3	1.8	60	3.7	0.036	0.43	5.93

Tableau 8 (suite et fin). — Indice de valeur d'importance IVI, (arbres vivants non cassés).

Espèce	*Abondance absolue*	*Abondance relative*	*Fréquence absolue*	*Fréquence relative*	*Dominance absolue*	*Dominance relative*	*IVI*
Campomanesia xanthocarpa	3	1.8	60	3.7	0.037	0.45	5.95
Lonchocarpus muehlbergianus	3	1.8	20	1.2	0.336	4.1	7.1
Piptadenia rigida	3	1.8	60	3.7	0.646	7.89	13.39
Diatenopteryx sorbifolia	3	1.8	40	2.4	0.338	4.13	8.33
Chrysophyllum marginatum	2	1.2	40	2.4	0.442	5.39	8.99
Peschiera australis	2	1.2	20	1.2	0.024	0.30	2.7
Sorocea bonplandii	2	1.2	20	1.2	0.03	0.37	2.77
Fagara chiloperone	2	1.2	40	2.4	0.142	1.73	5.33
Aegiphila sellowiana	1	0.6	20	1.2	0.022	0.27	2.07
Alchornea iricurana	1	0.6	20	1.2	0.101	1.24	3.04
Alchornea triplinervia	1	0.6	20	1.2	0.071	0.86	2.66
Trichilia catigua	1	0.6	20	1.2	0.038	0.46	2.26
Citrus aurantium	1	0.6	20	1.2	0.008	0.1	1.9
Cordia ecalyculata	1	0.6	20	1.2	0.013	0.16	1.96
Myrocarpus frondosus	1	0.6	20	1.2	0.02	0.24	2.04
Inga uragüensis	1	0.6	20	1.2	0.038	0.46	2.26
Acacia polyphylla	1	0.6	20	1.2	0.125	1.53	3.33
Allophylus edulis	1	0.6	20	1.2	0.055	0.67	2.47
Tabebuia heptaphylla	1	0.6	20	1.2	0.015	0.18	1.98
Luehea divaricata	1	0.6	20	1.2	0.010	0.12	1.92
Nectandra lanceolata	1	0.6	20	1.2	0.009	0.11	1.91
Matayba eleagnoides	1	0.6	20	1.2	0.015	0.18	1.98
Guarea kunthiana	1	0.6	20	1.2	0.011	0.13	1.93
Euterpe edulis	1	0.6	20	1.2	0.014	0.17	1.97
Pentapanax warmingianus	1	0.6	20	1.2	0.007	0.09	1.89
Solanum i nequale	1	0.6	20	1.2	0.007	0.09	1.89
Tetrorchidium rubrivenium	1	0.6	20	1.2	0.043	0.52	2.32
Urera caracasana	1	0.6	20	1.2	0.009	0.11	1.91
Myrciaria rivularis	1	0.6	20	1.2	0.041	0.50	2.3
Holocalyx balansae	1	0.6	20	1.2	0.028	0.34	2.14
Enneatypus tenuiflorus	1	0.6	20	1.2	0.022	0.27	2.07
Peltophorum dubium	1	0.6	20	1.2	0.017	0.21	2.01
	165	**100**	**1640**	**100**	**8.188**	**100**	**300**

La fréquence relative d'une espèce est le quotient de sa fréquence absolue par la somme des fréquences absolues de toutes les espèces. La fréquence absolue est obtenue après division de la parcelle analysée en sous-parcelles de dimensions égales, ici nous avons 5 sous-parcelles de 50 m sur 10 m. Dans chaque sous-parcelle on note la présence ou l'absence de chaque espèce par un diviseur de 100 (ici: 20, 40, 60, 80, 100). Une espèce présente dans toutes les sous-parcelles obtient 100, alors qu'une espèce présente dans seulement deux sous-parcelles obtient 40.

La dominance relative d'une espèce est le quotient de son aire basale (dominance) par la somme de l'aire basale de tous les arbres de la parcelle.

Le tableau 8 rend compte de la valeur de IVI de chaque espèce représentée par des arbres où $D \geqslant 10$ cm. Les espèces y sont classées dans l'ordre de leur abondance. Nous avons tiré de ce tableau les espèces dont l'IVI est supérieur à 10; ces espèces peuvent être considérées comme prépondérantes dans nos parcelles.

— Forêt primaire de haut de pente: *Cedrela fissilis, Arecastrum romanzoffianum, Allophylus edulis, Balfourodendron riedelianum, Jacaratia spinosa, Ocotea spectabilis, Chrysophyllum gonocarpum, Holocalyx balansae, Ocotea puberula.*
— Forêt primaire de bas de pente: *Arecastrum romanzoffianum, Matayba eleagnoides, Luehea divaricata, Diatenopteryx sorbifolia, Piptadenia rigida, Ocotea spectabilis*.
— Forêt exploitée: *Cecropia pachystachya, Cabralea canjerana, Nectandra megapotamica, Chrysophyllum gonocarpum, Cedrela fissilis, Lonchocarpus leucanthus, Jacaratia spinosa.*

Cette analyse de sa composition floristique révèle que la forêt primaire du Haut Parana est de type mixte, soit une formation où il est impossible de discerner la dominance d'une seule espèce.

L'étude faite par DAVIS & RICHARDS (1934) d'une série de forêts primaires de la Guyane britannique mit en évidence que la forêt mixte colonise l'habitat où les conditions édaphiques sont les meilleures, tandis que les forêts dont l'association est dominée par une seule espèce, colonisent des habitats où le substrat est défectueux. Dans le Haut Parana, la forêt primaire de haut de pente est sans conteste le climax climatique de la région, tandis que la forêt primaire de bas de pente, comme nous l'avons dit plus haut, constitue vraisemblablement un stade de succession primaire. La présence d'espèces arborescentes qui, comme *Luehea divaricata,* occupent actuellement une place importante dans la formation, mais dont l'absence de régénération laisse suppposer la disparition dans un futur proche, confirme cette appréciation. Nos résultats nous permettent donc de postuler qu'après la mort des héliophiles à longue vie, comme *Luehea divaricata,* l'association sera dominée par des espèces actuellement déjà importantes et dont la régénération assure l'avenir. Ces espèces: *Piptadenia rigida, Helietta apiculata, Matayba eleagnoides, Patagonula americana* et *Lonchocarpus leucanthus* forment un groupe dominant différent de celui que l'on trouve en forêt primaire de haut de pente. Dans l'hypothèse d'une stabilité future de son substrat, la formation forestière occupant les bas de pente sera à considérer comme un climax édaphique.

Composition du sous-bois

Toutes les plantes autres que les arbres et les arbustes ont été inventoriées par strate de végétation et leur occupation de l'espace évaluée au moyen d'indices de fréquence inspirés de GUINOCHET (1973) et adaptés à ce que proposent RICHARDS & al. (1940). Ces indices sont les suivants:

+ = simplement présent;
1 = rare ou recouvrement inférieur à 5%;
2 = occasionnel ou recouvrement entre 5% et 25%;
3 = fréquent ou recouvrement entre 25% et 50%;
4 = abondant ou recouvrement entre 50% et 75%;
5 = dominant ou recouvrement supérieur à 75%.

Les strates inventoriées sont:

— strate herbacée inférieure 0-0.15 m;
— strate herbacée supérieure 0.15-1 m (incluant les herbacées suffrutescentes);

STRATE HERBACEE INFERIEURE																									
RUBIACEAE	*Geophila macropoda*	+	+	+	+	1	1	-	+	-	-	1	2	2	1	1	1	1	-	1	2	+	+	+	-	-
UMBELLIFERAE	*Hydrocotyle callicephala*	1	1	1	1	+	1	+	+	1	-	1	2	2	1	1	1	1	2	2	2	-	2	2	-	-
STRATE HERBACEE SUPERIEURE																									
ACANTHACEAE	*Ruellia sanguinea*	1	1	1	+	1	+	1	+	-	1	1	1	-	-	+	1	1	-	-	-	-	1	1	1	-	1
BORAGINACEAE	*Heliotropium transalpinum*	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CANNACEAE	*Canna paniculata*	-	-	-	-	-	1	+	+	-	1	1	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DRYOPTERIDACEAE	*Ctenitis vs. umbrina*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	+	-	-
	Didymochlaena truncatula	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
	Lastreopsis effusa	-	-	-	1	2	-	-	-	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EUPHORBIACEAE	*Acalypha villosa*	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
GRAMINAE	*Olyra ciliatifolia*	1	+	1	+	1	-	1	+	1	+	1	2	1	+	-	-	+	-	1	1	1	-	-	-	-	1
	Pharus glaber	3	1	-	-	-	2	+	-	-	+	1	1	+	1	-	1	1	-	-	1	+	1	1	+	-	
MELASTOMACEAE	*Leandra xanthocoma*	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PIPERACEAE	*Peperomia balansana*	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Piper mikanianum	-	1	+	-	-	+	-	1	-	+	-	+	+	1	1	1	1	-	-	1	+	1	1	1	1	
PTERIDACEAE	*Adiantopsis radiata*	-	1	1	1	1	+	1	1	-	-	1	-	1	-	-	1	+	+	+	+	-	-	-	1	1	
	Doryopteris pedata var. multipartita	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
	Pteris deflexa	+	1	1	2	1	-	-	1	2	-	-	2	2	-	1	-	1	2	2	1	-	1	-	2	1	
RUBIACEAE	*Psychotria deflexa*	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	1	-	-	-	-	-	
	Psychotria leiocarpa	1	2	1	+	-	1	-	-	+	-	-	1	+	-	-	1	+	-	1	1	1	-	1	1	1	
SCHIZACEAE	*Anemia phyllitidis*	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SOLANACEAE	*Capsicum frutescens*	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
THELYPTERIDACEAE	*Thelypteris hispidula*	1	1	1	2	2	2	3	3	3	3	3	3	4	2	2	2	3	3	3	2	1	3	3	1	3	
TILIACEAE	*Trium fetta semitriloba*	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
STRATE SOUS–ARBUSTIVE																									
ACANTHACEAE	*Justicia brasiliana*	1	1	1	1	-	2	1	1	1	1	-	-	1	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	-	1	
COMPOSITAE	*Baccharis medullosa*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
EUPHORBIACEAE	*Bernardia pulchella*	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	
	Manihot grahami	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GRAMINAE	*Chusquea ramossissima*	+	-	-	1	-	+	1	1	-	-	+	+	1	1	+	+	1	1	1	+	1	2	1	-	-	
	Merostachys multiramea	-	1	1	2	-	1	-	+	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	

Tableau 9. — Composition floristique du sous-bois de la forêt primaire de haut de pente (les indices de fréquence sont donnés séparément pour chaque sous-unité de 10 × 10 m).

LEGUMINOSAE	*Acacia nitidifolia*	–	1	1	–	1	+	+	1	+	1	1	1	–	–	–	+	–	1	–	–	–	–	–	–	–
	Acacia paniculata	2	1	+	2	3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	1	2	–	+	1
	Calliandra foliolosa	2	2	–	–	–	–	1	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	+
	Dalbergia frutescens	–	–	–	–	1	–	2	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
LILIACEAE	*Cordylline dracaenoides*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
MELASTOMACEAE	*Miconia pusilliflora*	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–
MELIACEAE	*Trichilia elegans*	2	2	1	2	2	1	1	+	1	1	1	1	–	1	1	1	1	–	1	1	–	2	–	–	1
MONIMIACEAE	*Hennecartia omphalandra*	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–
NYCTAGINACEAE	*Pisonia aculeata*	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
PHYTOLACCACEAE	*Seguieria aculeata*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+
PIPERACEAE	*Piper amalago var. medium*	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	2	2	2	1	2	2	3	2	2	2	3
	Piper gaudichaudianum	–	1	2	2	1	+	–	–	1	2	1	+	2	1	1	2	1	2	2	1	3	–	1	2	3
RUBIACEAE	*Faramea cyanea*	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
SAPINDACEAE	*Allophylus guaraniticus*	1	–	–	–	–	–	–	+	–	+	+	–	–	–	+	–	+	–	+	–	+	+	+	–	–
ULMACEAE	*Celtis triflora*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
LIANES ET HEMI–EPIPHYTES																										
APOCYNACEAE	*Forsteronia refracta*	1	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	1	–	–	–	–	–	–	–
	Forsteronia sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
	Peltastes peltatus	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ARACEAE	*Philodendron selloum*	+	–	+	+	–	+	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
BIGNONIACEAE	*Arrabidaea mutabilis*	–	–	–	–	–	+	–	–	+	1	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Arrabidaea selloi	1	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Macfadyena mollis	+	+	+	1	–	–	–	–	–	+	+	1	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Mansoa difficilis	1	1	–	–	–	1	–	1	1	1	1	1	–	1	–	1	–	–	–	–	1	1	–	–	1
CACTACEAE	*Pereskia amapola*	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
COMPOSITAE	*Mikania euryanthela*	–	1	+	+	1	+	1	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	+	–	1	1	–	–	–
	Mikania hirsutissima	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
SAPINDACEAE	*Paullinia meliaefolia*	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Serjania fuscifolia	–	1	1	+	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Serjania laruotteana	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Thinouia mucronata	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
SOLANACEAE	*Lycianthes guianense*	–	+	+	+	–	–	+	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
VIOLACEAE	*Anchietea pyrifolia*	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
VITACEAE	*Cissus gongylodes*	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–

STRATE HERBACEE INFERIEURE																										
RUBIACEAE	*Geophila repens*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	+	+	+	1	-	+	-	-	+	+	-	+	-
STRATE HERBACEE SUPERIEURE																										
ACANTHACEAE	*Ruellia sanguinea*	+	+	+	1	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
ASPLENIACEAE	*Asplenium claussenii*	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
BROMELIACEAE	*Bromelia balansae*	-	-	1	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	1	-	-	-	-	-
COMMELINACEAE	*Tradescantia fluminensis*	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-
DENNSTAEDTIACEAE	*Dennstaedtia globulifera*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
DRYOPTERIDACEAE	*Ctenitis submarginalis*	-	-	-	-	-	1	-	-	1	1	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	1	-	-	-
	Lastreopsis effusa	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	+	-	-
EUPHORBIACEAE	*Acalypha villosa*	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-
GRAMINAE	*Olyra ciliatifolia*	2	2	1	1	1	2	1	1	1	+	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Panicum millegrana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Pharus glaber	-	-	-	1	+	-	-	1	-	-	1	-	+	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MALVACEAE	*Pavonia malvacea*	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MARANTACEAE	*Calathea lindbergii*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Maranta divaricata	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
MELASTOMACEAE	*Leandra xanthocoma*	-	-	-	-	-	+	-	+	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
PHYTOLACCACEAE	*Petiveria alliacea*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PIPERACEAE	*Peperomia barbarana*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Piper mikanianum	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-
PTERIDACEAE	*Adiantopsis radiata*	1	1	+	+	1	1	+	+	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	+	+	1	1	+	1	-
	Doryopteris nobilis	1	-	-	-	+	1	-	+	1	1	1	-	1	1	+	1	-	1	-	-	-	+	-	+	-
	Doryopteris pedata var. multipartita	1	+	+	+	-	-	+	-	1	1	1	1	1	1	+	1	1	-	+	-	1	+	-	-	+
	Pteris deflexa	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	+	+	1	-
RUBIACEAE	*Mitracarpus frigidus*	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+
	Psychotria deflexa	1	1	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	1	1	+	-	-	+	+	-	-	1	+	1	-
	Psychotria leiocarpa	2	3	1	+	+	2	3	-	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	-	-	1	-	-	-	-
SCHIZACEAE	*Anemia phyllitidis*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-
THELYPTERIDACEAE	*Thelypteris hispidula*	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	1	2	2	2	1	1	2	2	2	2	1

Tableau 10. — Composition floristique du sous-bois de la forêt primaire de bas de pente (les indices de fréquence sont donnés séparément pour chaque sous-unité de 10 × 10 m).

STRATE SOUS–ARBUSTIVE																									
ACANTHACEAE	*Justicia brasiliana*	1	1	–	–	+	1	1	–	–	–	1	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
EUPHORBIACEAE	*Bernardia pulchella*	1	+	+	–	–	–	–	+	+	–	–	–	+	+	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–
	Manihot grahami	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
GRAMINAE	*Chusquea ramossissima*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	1	3	2	1	2
	Merostachys multiramea	1	1	3	4	4	+	1	3	3	1	–	+	+	2	2	1	2	2	2	3	3	2	3	2
LEGUMINOSAE	*Acacia nitidifolia*	–	–	+	+	–	+	–	–	1	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
	Dalbergia frutescens	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
LILIACEAE	*Cordylline dracaenoides*	1	1	+	+	–	+	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	+	+	–
MALPIGHIACEAE	*Bunchosia paraguariensis*	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
MELASTOMACEAE	*Miconia cinerascens*	1	1	–	+	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	+
MELIACEAE	*Trichilia elegans*	2	2	1	1	1	2	2	1	+	+	2	2	2	1	+	+	1	2	1	–	–	–	+	1
MONIMIACEAE	*Hennecartia omphalandra*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
MYRTACEAE	*Eugenia uniflora*	1	–	–	–	–	+	1	+	+	–	1	+	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Myrciaria cuspidata	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Myrcia laruotteana var. paraguariensis	1	1	–	–	–	1	–	–	–	–	1	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
PHYTOLACCACEAE	*Seguieria aculeata*	+	1	–	1	+	+	+	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	+
PIPERACEAE	*Piper gaudichaudianum*	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
RUBIACEAE	*Faramea cyanea*	2	2	–	–	1	–	1	1	–	+	1	1	–	–	–	+	+	–	–	+	–	–	–	–
SAPINDACEAE	*Allophylus guaraniticus*	1	1	1	–	1	+	–	+	+	–	+	–	+	–	1	–	–	+	1	+	–	+	–	1
ULMACEAE	*Celtis triflora*	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
VIOLACEAE	*Hybanthus bigibbosus*	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+	+	1	–	–	–	–	–	–	–
LIANES ET HEMI–EPIPHYTES																									
APOCYNACEAE	*Forsteronia glabrescens*	+	–	1	1	+	–	–	–	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Forsteronia sp.	–	–	+	1	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
ARACEAE	*Philodendron selloum*	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
BIGNONIACEAE	*Adenocalymna marginatum*	–	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Arrabidaea mutabilis	–	–	–	+	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Macfadenya mollis	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
	Mansoa difficilis	1	1	1	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
COMPOSITAE	*Mikania euryanthela*	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	1	–	–	–
SAPINDACEAE	*Paullinia meliaefolia*	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Serjania laruotteana	+	–	+	1	+	+	+	–	+	+	+	+	+	+	1	–	+	–	–	1	+	+	–	+
VIOLACEAE	*Anchietea pyrifolia*	1	–	–	–	–	–	1	–	1	–	1	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

STRATE HERBACEE INFERIEURE																											
RUBIACEAE	*Geophila macropoda*	+	-	2	3	2	-	-	1	1	2	-	+	2	1	2	-	-	1	1	1	-	1	1	1	1
UMBELLIFERAE	*Hydrocotyle callicephala*	3	3	2	2	2	3	3	1	1	2	3	3	1	1	2	3	3	2	1	1	4	3	2	1	1
STRATE HERBACEE SUPERIEURE																											
ACANTHACEAE	*Pseuderantherum cordatum*	-	+	-	1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	+	+	1	+	+	+	1
	Ruellia sanguinea	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+
ARACEAE	*Taccarum peregrinum*	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
BORAGINACEAE	*Heliotropium transalpinum*	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
CANNACEAE	*Canna paniculata*	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	1	+	-	-	-	1	1	+	-	-	+	-	-	-	-
COMMELINACEAE	*Commelina virginica*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	+
	Dichorisandra hexandra	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
COMPOSITAE	*Acanthospermum hispidum*	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
	Centratherum punctatum	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DENNSTAEDTIACEAE	*Dennstaedtia globulifera*	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	1	3	2	2	1	1	1	2	-	1	1
DRYOPTERIDACEAE	*Ctenitis submarginalis*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	+	+	1	1
	Didymochlaena truncatula	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	1	1	
	Lastreopsis effusa	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1
EUPHORBIACEAE	*Acalypha villosa*	1	1	1	1	1	-	1	+	-	-	+	1	1	+	-	-	+	1	-	-	+	-	-	-	-
GRAMINAE	*Olyra ciliatifolia*	-	-	-	+	1	1	1	-	+	1	-	-	1	+	1	-	+	1	1	+	-	-	1	+	+
	Panicum millegrana	+	-	+	-	-	+	+	+	-	+	2	2	-	-	-	2	2	+	-	-	1	-	-	+	-
	Pharus glaber	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
	Setaria palmifolia	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
PIPERACEAE	*Peperomia balansana*	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Piper mikanianum	-	2	+	-	+	+	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
PTERIDACEAE	*Doryopteris pedata var. multipartita*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
	Pteris deflexa	1	1	1	1	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	1	-	-	1	1	
RUBIACEAE	*Psychotria deflexa*	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
SOLANACEAE	*Capsicum frutescens var. baccatum*	+	+	+	+	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
	Cyphomandra divaricata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Solanum trachytrichium	-	-	-	+	+	-	1	-	1	-	-	+	-	-	-	+	1	-	-	-	1	-	-	-	-
THELYPTERIDACEAE	*Thelypteris hispidula*	1	1	2	1	+	-	1	1	+	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
VERBENACEAE	*Lantana chamissonis*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
STRATE SOUS–ARBUSTIVE																											
ACANTHACEAE	*Justicia brasiliana*	-	+	-	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	+	-	+	+	+
EUPHORBIACEAE	*Bernardia pulchella*	1	1	1	1	+	1	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Manihot grahami	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GRAMINAE	*Chusquea ramossissima*	+	+	1	+	1	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
LEGUMINOSAE	*Acacia nitidifolia*	+	+	-	-	1	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
	Acacia paniculata	+	+	1	+	1	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	1	+	-	-	+	-	-	+	-	-
	Bauhinia macrostachya	1	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Calliandra foliolosa	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
	Dalbergia frutescens	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	1	-	-	-	+	-

Tableau 11. — Composition floristique du sous-bois de la forêt exploitée (les indices de fréquence sont donnés séparément pour chaque sous-unité de 10 × 10 m).

LILIACEAE	*Cordylline dracaenoides*	- - - - - - - - - + - + - - - - - - - - - - - - -
MELIACEAE	*Trichilia elegans*	- - - - 1 - - - - + - - + 1 1 - - - + - - - - - -
NYCTAGINACEAE	*Pisonia aculeata*	1 - + + 1 - - - 1 - - - - + - + - 1 1 + - 1 1 + -
PHYTOLACCACEAE	*Seguieria aculeata*	- 1 - -
PIPERACEAE	*Piper amalago var. medium*	2 2 1 1 1 + + 1 + 1 + + 1 1 2 - + 1 1 2 - 1 1 1 1
	Piper gaudichaudianum	2 2 2 2 2 3 2 2 2 2 2 2 2 2 2 1 1 2 2 2 - 2 2 2 2
RHAMNACEAE	*Gouania ulmifolia*	- - - - - - - - - - + - - - - - - - - - - - - - -
RUBIACEAE	*Hamelia patens*	- - + + + - 1 + + + + - - - - - - - - - - 1 1 - - -
SAPINDACEAE	*Allophylus guaraniticus*	- - - - - - - - - - - - - - - - - + + - - - - + -
SOLANACEAE	*Dunelia breviflora*	- + -
	Solanum gracillimum	+ - - + - 1 - - - - 1 - - - + - + + + - - - - - -
	Solanum rantonnetii	- - - - - + - 1 - - + - - - - - - - - - - - - - -
ULMACEAE	*Celtis triflora*	- 1 - - -
VIOLACEAE	*Hybanthus bigibbosus*	2 1 2 1 1 - - 1 - + + - - 1 - 1 + - + - 1 1 - - -

LIANES ET HEMI-EPIPHYTES

APOCYNACEAE	*Forsteronia refracta*	- + - + - - + - - - + - - - - + + + - - + + + - -
	Peltastes peltatus	- - - - + -
	Prestonia lindmanii	- - - - + - - - - - - + - - - - + + + - - - - - -
ARACEAE	*Philodendron selloum*	+ - + + + - - - - - - - - + + - - - - + - + - - +
ARISTOLOCHIACEAE	*Aristolochia triangularis*	+ -
ASCLEPIADACEAE	*Marsdenia sp.*	- - + - + - - - - - - + - - + - - - - + + - - - -
BIGNONIACEAE	*Arrabidaea mutabilis*	- - - - - - - - - - - - - - + - - - - - - - - - -
	Macfadyena mollis	+ - 1 1 1 - 1 1 1 - - - - - 1 - - - - - - - - - -
	Mansoa difficilis	+ 1 1 1 1 - - - + + - - - - 1 - - - + - - - 1 1 -
	Pyrostegia venusta	- + 1 -
CACTACEAE	*Pereskia amapola*	+ + + + + - - - - - - - - - - - - - - + - - - - -
COMPOSITAE	*Mikania euryanthela*	1 1 1 1 - 1 1 - - - 1 1 1 - 1 1 2 1 1 - 1 1 - 1 1
	Mikania scandens	- - - - - - - - - - - - - - - + + - - - - - - - -
CONVOLVULACEAE	*Ipomoea sp.*	- - - - - - - - - - + - - - - - - - - - - - - - -
DILLENIACEAE	*Doliocarpus dentatus*	- - - - - - - + - - - - - - + - - - - - - - - + -
EUPHORBIACEAE	*Dalechampia micromeria*	+ + - - - - - - - - - - + - - - - - - - - + + - - -
	Dalechampia stipulaceae	+ + + + - - - - - - - - + - - - - - - - - + - - - -
	Tragia sellowiana	- - + + + - - - - - - - - - - - - 1 - - - - - - - -
LEGUMINOSAE	*Centrosema hastatum*	+ - - - - - - - - - - - - - + - - - + - - - - - - -
	Phaseolus candidus	- - - - - - - - - + - - - - - - - - - - - - - - +
MALPIGHIACEAE	*Dicella nucifera*	- - + + - - - - - - - - - + - - - + - + - - - + - -
	Mascagnia ovatifolia	- - - - + - - - - - - - - - - - - - - - - - + - -
PASSIFLORACEAE	*Passiflora capsularis*	- - - 1 -
RANUNCULACEAE	*Clematis dioica*	+ - - + + + - - - - - - - - - - - - - - - - - - -
RUBIACEAE	*Manettia luteo-rubra*	- - - - - - - - - - - - - - - + + - - - - - - - -
SAPINDACEAE	*Paullinia meliaefolia*	- - - - - - - - - + - - - - + - - - - - - - - + -
	Serjania fuscifolia	- - - + + - - - 1 - - - - - - - - + - - - - - - -
	Serjania laruotteana	- - - + - - - + + - - - - - + - - - 1 - - + + 1 -
	Thinouia mucronata	+ - - - - - - - - - - - - - + - - - + - - - + - -
	Urvillea ulmacea	- - - - - - - - - - - - - - + - - - - + - - - - -
SOLANACEAE	*Lycianthes guianense*	- - - - - - - - - - - - - + - - - - - - + - - -
	Solanum wendlandii	- - - - - - - - + - - - - - - - - - - - - - - - -
VITACEAE	*Cissus gongylodes*	- - - - - - - - - - - - + + - - - - - - - - - - -
	Cissus sicyoides	- - + + + + - - - - + - - - - + + - + - + - - - +

— strate sous-arbustive 1-4 m (incluant les sous-arbrisseaux, sarmenteux ou non et les bambous);
— lianes et hémi-épiphytes;
— épiphytes (non quantifiés).

Les relevés ainsi obtenus figurent aux tableaux 9, 10 et 11.

Sous-arbustes et herbacées

Parallèlement à leur différence de composition en arbres, les forêts de haut et de bas de pente ont chacune un sous-bois floristiquement et physionomiquement bien distinct. En outre, les listes figurant au tableau 11 révèlent que la forêt exploitée possède un sous-bois spécifiquement plus riche. Cette observation coïncide avec ce qui est déjà connu ailleurs et désigné par RICHARDS (1939) comme une addition des flores forestière et rudérale.

Dans les forêts de haut de pente, les sous-arbustes les plus abondants sont les *Piper amalago* var. *medium* et *P. gaudichaudianum*. En nombre un peu plus modeste on remarque, en forêt primaire, les *Trichilia elegans* et *Justicia brasiliana*. Ces deux espèces sont plus rares en forêt exploitée alors que d'autres sous-arbustes y sont, soit plus fréquents qu'en forêt primaire, comme le *Pisonia aculeata*, soit nouveaux venus dans cette formation, comme les sous-arbustes habitants les friches ou les lisières: *Dunalia breviflora, Hamelia patens, Hybanthus bigibbosus, Solanum rantonnetii*, ainsi que *Solanum gracillimum* et *Gouania ulmifolia*, deux sous-arbustes sarmenteux. Notons, en outre, que parmi les arbustes les plus petits inventoriés dans la forêt exploitée, le *Solanum nudum* var. *pseudo-indigoferum* est assez fréquent alors que c'est une espèce absente de la forêt primaire. Pour les herbacées, on remarque la même pénétration dans la forêt exploitée d'espèces habituellement extérieures au milieu forestier. 24 espèces d'herbacées sont présentes dans la forêt primaire alors que 30 ont été répertoriées dans la forêt exploitée. Les fougères occupent la plus grande place dans cette strate. Les plus communes sont: *Thelypteris hispidula, Pteris deflexa* et *Adiantopsis radiata*, en forêt primaire et *Dennstaedtia globulifera, Thelypteris hispidula, Lastreopsis effusa* et *Pteris deflexa*, dans la forêt exploitée. Dans ces deux forêts, on remarque beaucoup d'*Olyra ciliatifolia* qui, avec le *Pharus glaber*, sont les deux graminées sciaphiles habituelles en forêt. Par ailleurs, dans les clairières de la forêt exploitée, le *Panicum millegrana* est fréquent, et quelques *Setaria palmifolia,* une plante de friches, sont occasionnelles. En ce qui concerne les bambous, ces derniers s'avèrent assez discrets en forêt de haut de pente; le *Chusquea ramossissima*, soit l'espèce la plus gracile et ne formant pas de fourrés denses, est toujours plus présente que le *Merostachys multiramea*. Au sol, on remarque deux herbacées stolonifères: *Hydrocotyle callicephala* et *Geophila macropoda*. Le sous-bois de la forêt de haut de pente est très praticable sans qu'il soit nécessaire d'ouvrir un chemin. En forêt primaire, malgré une plus grande quantité de jeunes arbres de 1 à 2 m de hauteur, le sous-bois paraît moins touffu qu'en forêt exploitée. Cette observation trouve peut-être son explication dans la présence d'un plus grand nombre de *Piper* en forêt exploitée qu'en forêt primaire; or ces espèces sont des sous-arbrisseaux multicaules et chaque plante occupe un espace horizontal important. En revanche, le *Trichilia elegans*, qui est plus fréquent en forêt primaire, est un sous-arbuste à port bien droit, ramifié assez haut.

Le sous-bois de la forêt de bas de pente est dominé par le *Trichilia elegans* et, par endroit, par le *Faramea cyanea*. Ce milieu semble plus favorable à la croissance de grandes monocotylédones. En effet, outre un grand nombre de palmiers, les bambous sont fréquents, en particulier le *Merostachys multiramea*, qui constitue une synusie assez importante dans cette formation. Le *Cordyline dracaenoides*, dont l'apparence singulière rappelle les *Pandanus*, est plus commun que dans la forêt de haut de pente. Enfin, la strate herbacée est dominée par les *Psychotria leiocarpa* et *Olyra ciliatifolia* mêlés à des fougères comme: *Thelypteris hispidula*, *Adiantopsis radiata*, ainsi que celles du genre *Doryopteris*. Le sol de cette forêt est irrégulièrement tapissé de *Geophila repens*. Dans cette forêt, exception faite des petits châblis où les bambous et parfois le *Bromelia balansae* rendent la progression difficile, le sous-bois est encore plus clair qu'en forêt de haut de pente.

Lianes et hémi-épiphytes

On a reconnu 18 espèces de lianes en forêt primaire de haut de pente, 11 espèces en forêt primaire de bas de pente et 33 espèces en forêt exploitée. D'une manière générale l'occupation de l'espace par les lianes est difficile à estimer; leur feuillage n'est souvent présent que très haut au sein de la frondaison. En forêt primaire, on remarque peu de feuillage de lianes au-dessous de 4-5 m. La tige de ces lianes atteint souvent un diamètre de plusieurs centimètres (8 cm pour *Mansoa difficilis*, 14 cm pour *Arrabidaea selloi*, 15 cm pour *Forsteronia* sp.). Certaines espèces telles que celles des genres *Serjania* et *Mikania* se rencontrent uniquement dans les petites clairières et les châblis.

Dans la forêt exploitée, les lianes sont visibles très bas entre les arbustes et les sous-arbustes. Il paraît clair que conjointement aux herbacées et aux arbustes pionniers, de nombreuses espèces de lianes héliophiles, qui se rencontrent habituellement dans les lisières, les cultures mal entretenues et les lieux abandonnés à la broussaille, ont pénétré dans cette forêt profitant des ouvertures artificielles du couvert. Dans les trois forêts, on remarque que le *Macfadyena mollis* ne colonise que la base des troncs.

Comme hémi-épiphyte, le *Philodendron selloum* est occasionnel sur les arbres jusqu'à 15 m de hauteur. Enfin, on rencontre très rarement la forme juvénile du figuier étrangleur *Ficus citrifolia*.

Epiphytes

La difficulté de reconnaître les épiphytes et d'évaluer leur quantité est bien connue. C'est pourquoi nous n'avons pas fait figurer aux tableaux 9, 10 et 11 les espèces épiphytes observées dans nos trois parcelles. Nous nous limiterons à énumérer ces espèces sans les quantifier.

Les épiphytes connus dans les forêt de cette partie du Haut Parana appartiennent à 4 familles d'angiospermes et à une famille de ptéridophytes. La plupart d'entre eux sont mentionnés dans les articles publiés antérieurement (STUTZ, 1983; STUTZ DE ORTEGA, 1984). Les pipéracées sont représentées par: *Peperomia circinnata* (dans les trois parcelles) et *Peperomia tetraphylla* (forêt primaire). Les cactacées par: *Rhipsalis cereuscula* (observé dans les trois parcelles), *R. cassytha*, *R. lumbricoides* et *R. myosurus* (forêt primaire). Les broméliacées par: *Bilbergia nutans* (observé dans les trois parcelles). Les orchidacées par: *Oncidium flexuosum* (observé dans les trois parcelles) et *Epidendrum hasslerianum* (forêt exploitée). Les polypodiacées par: *Polypodium filicula*, *P. pleopeltifolium*, *P. squamulosum*, *P. polypodioides* var. *minus* (forêt primaire) et *Campyloneurum phyllitidis* (forêt de bas de pente). Cette liste n'est de loin pas exhaustive. Les épiphytes cités sont ceux que l'on rencontre immanquablement dans la forêt. Les *Rhipsalis* et les *Peperomia* sont pratiquement sur tous les arbres. Les *Polypodium* sont fréquents. Les orchidées et les broméliacées sont les plus difficiles à évaluer. Il est probable que de nombreuses espèces de ces familles colonisent les branches dans les étages les plus hauts de la frondaison.

Richesse floristique

Dans les trois formations, les courbes aires-espèces obtenues (fig. 10, 11, 12) amorcent une stabilisation qui évoque la "saturation progressive" connue dans les forêts tropicales denses (ROLLET, 1979b). Par ailleurs, il est connu que les courbes aires-espèces données pour les forêts tropicales sont généralement ascendantes jusqu'à des surfaces dépassant un hectare (RICHARDS, 1952;...). Il est probable que cette situation soit celle de la forêt naturelle du Haut Parana. La pente de nos courbes, quoique légère, se poursuit vraisemblablement au-delà de la surface analysée, aussi ne pouvons-nous pas reconnaître 1/4 ha, ou moins, comme surface minimale pour l'appréhension de toutes les espèces végétales présentes dans cette forêt. Nous retiendrons cependant deux choses. En premier lieu, 1/4 ha est tout de même un échantillon satisfaisant pour l'approche floristique de la forêt primaire du Haut Parana. Les courbes aires-espèces obtenues indiquent clairement que si 1/4 ha est trop petit pour se rapporter à la richesse du groupement forestier dans son ensemble, il est suffisant pour représenter une de ses phases. Deuxièmement, le choix de parcelles d'1/4 ha permet certainement de comparer la richesse floristique de forêts non perturbées avec celle de forêts

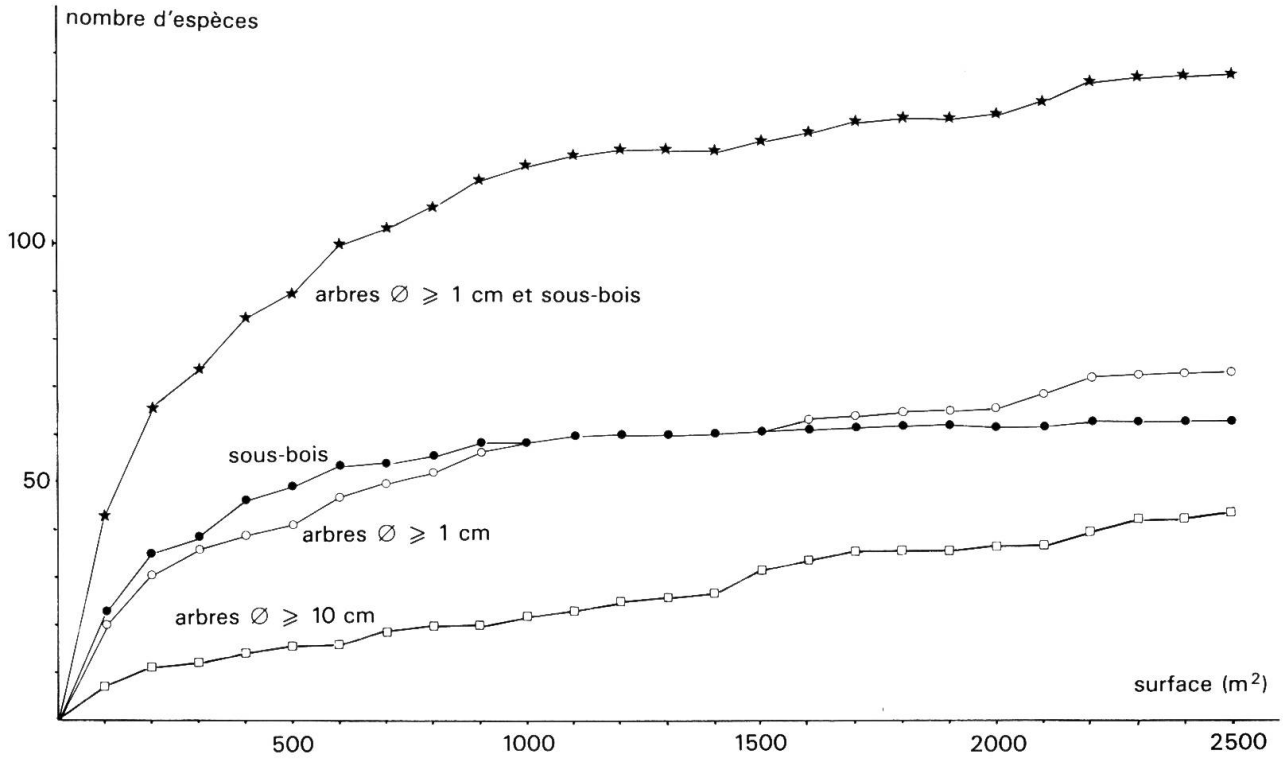


Fig. 10. — Courbes aire-espèces de la forêt primaire de haut de pente.

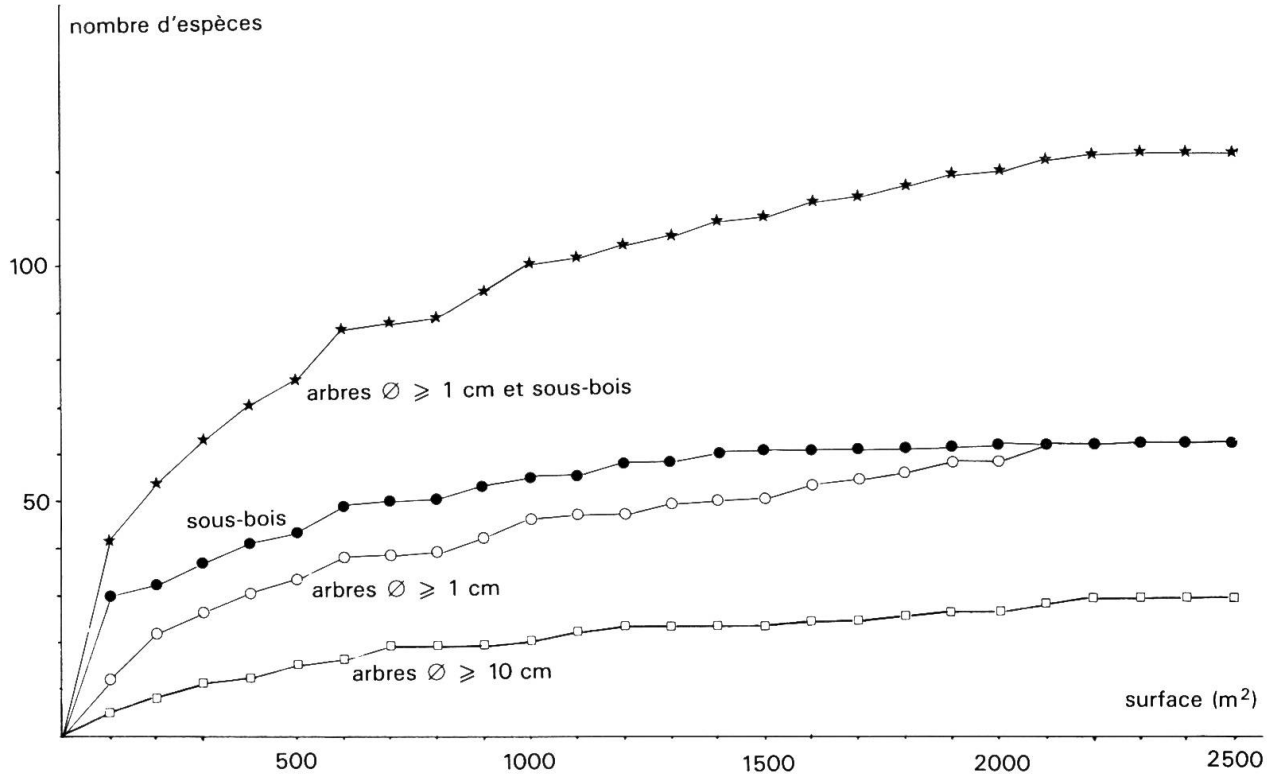


Fig. 11. — Courbes aire-espèces de la forêt primaire de bas de pente.

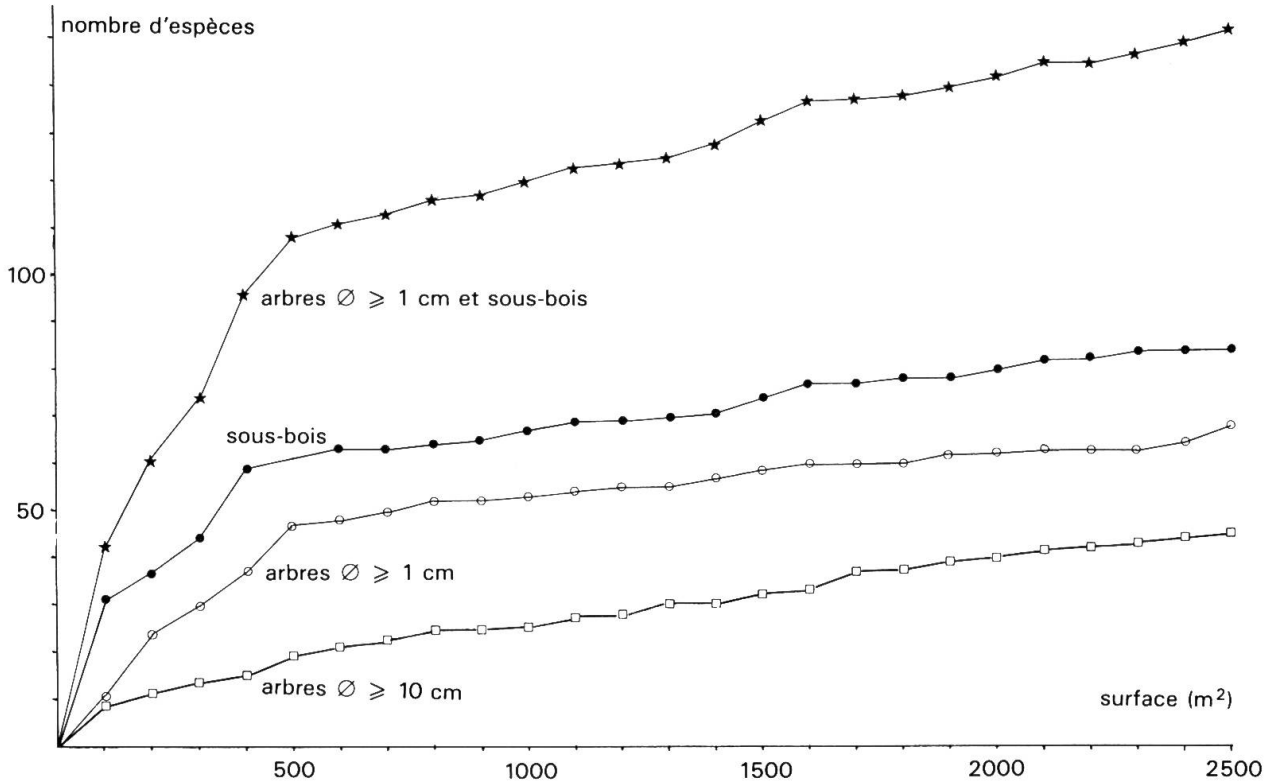


Fig. 12. — Courbes aire-espèces de la forêt exploitée.

exploitées. En effet, dans le second cas, il est clair que la richesse du sous-bois avec l'intrusion de plantes héliophiles de diverses formes biologiques, mais aussi l'irrégularité de la population arborescente impliquent tous les deux qu'un échantillon d'une fraction d'hectare ne rend compte que très mal de la composition floristique totale.

Les familles caractéristiques

Les indications données aux tableaux 1, 9, 10 et 11 permettent d'analyser les trois parcelles à un degré taxonomique plus vaste, celui des familles botaniques présentes. Pour chaque parcelle, nous avons recherché "l'importance" des familles représentées au travers de leurs nombres d'espèces et de plantes vivantes.

Arbres et arbustes

Forêt primaire de haut de pente: 73 espèces réparties dans 30 familles.

— Pourcentage des espèces[1]: légumineuses 19.1%, rutacées 8.2%, lauracées, méliacées, myrtacées, flacourtiacées, sapindacées 5.4%, borraginacées, moracées, solanacées 4.1%; soit 66.6% des espèces réparties dans 10 familles.

— Pourcentage des plantes[2]: rutacées 19.4%, légumineuses 13.9%, sapindacées 12.6%, lauracées 11.4%, méliacées 8.2%, sapotacées 5.7%, myrtacées 5.1%, moracées 4.9%; 81.2% des plantes réparties dans 8 familles.

Forêt primaire de bas de pente: 63 espèces réparties dans 33 familles.

— Pourcentage des espèces: légumineuses 19%, lauracées, myrtacées, sapindacées 6.3%, borraginacées, flacourtiacées, rutacées 4.7%; soit 52% des espèces réparties dans 7 familles.

---

[1]Toutes les espèces représentées par des plantes de D ⩾ 1 cm.

[2]Toutes les plantes vivantes de D ⩾ 1 cm.

— Pourcentage des plantes: sapindacées 23.4%, myrtacées 16.2%, lauracées 10.3%, rutacées 10.1%, légumineuses 9.1%, palmiers 5.8%; soit 74.9% des plantes réparties dans 6 familles.

Forêt exploitée: 67 espèces réparties dans 25 familles.

— Pourcentage des espèces: légumineuses 16.4%, méliacées, solanacées 7.4%, flacourtiacées, lauracées 5.9%, euphorbiacées, moracées, myrtacées, sapindacées 4.4%; soit 60.6% des espèces réparties dans 9 familles.
— Pourcentage des plantes: moracées 30%, légumineuses 10.7%, rutacées 9.7%, solanacées 9%, méliacées, urticacées 6.5%; soit 72.4% des plantes réparties dans 6 familles.

Ces chiffres mettent en évidence que les familles représentées par plusieurs espèces sont souvent responsables des plus grands effectifs de plantes. Il y a, toutefois, quelques exceptions tout à fait intéressantes, notamment le cas des solanacées et des borraginacées, qui comptent plusieurs espèces mais ne participent que très peu au peuplement ligneux de la forêt primaire. Les sapotacées connaissent une situation inverse, les deux espèces comptent pour 5% du peuplement de la forêt primaire de haut de pente. En forêt exploitée, la relation nombre d'espèces-nombre de plantes est plus bouleversée qu'en forêt primaire. Les rutacées et les urticacées comptent peu d'espèces mais occupent une place notoire dans le peuplement. Il semble, d'autre part, que l'abondance des moracées et des solanacées fasse reculer l'importance des familles plurispécifiques comme les lauracées, myrtacées et sapindacées. Notons que les flacourtiacées, bien représentées spécifiquement dans les trois parcelles, ne participent que très peu au peuplement de chacune (env. 20 plantes).

La comparaison entre les parcelles sur cet aspect floristique apporte les éléments suivants:

— en pourcentage d'espèces, on remarque dans les trois types de forêt, une nette prédominance des légumineuses. La richesse particulière en espèces de cette famille, dans les forêts paraguayennes, avait déjà été mise en évidence par BERNARDI (1984);
— indépendamment de la topographie, la forêt naturelle du Haut Parana se révèle être peuplée principalement de légumineuses, de lauracées, de rutacées, de sapindacées et de myrtacées. Le substrat influence la richesse en méliacées, qui semblent mieux adaptées au stations de haut de pente;
— en forêt exploitée, on remarque l'importance spécifique des moracées, solanacées et euphorbiacées. Dans cette station, ces familles sont représentées par des espèces absentes de la forêt non perturbée, comme les *Chlorophora tinctoria, Solanum inequale, S. nudum* var. *pseudo-indigoferum, Alchornea iricurana, A. triplinervia*. Les moracées et les urticacées sont aussi représentées par des espèces présentes mais très rares en forêt primaire *(Cecropia pachystachya, Urera caracasana*), et qui, dans notre parcelle, ont considérablement envahi la strate arbustive.

Sous-bois

En alliant les indications des tableaux 9, 10 et 11 à la perception sur le terrain, on parvient à discerner les familles les plus caractéristiques du sous-bois de chaque parcelle. Au niveau des herbacées, la forêt primaire donne immédiatement l'impression d'être plus riche en fougères que la forêt perturbée. Cette observation se trouve corroborée par les valeurs calculées pour le pourcentage des espèces de fougères, soit, 35% des espèces herbacées en forêt primaire de haut et de bas de pente contre 25% en forêt exploitée. Les monocotylédones, en revanche, apparaissent plus abondants et plus variés en forêt exploitée et en bas de pente qu'en forêt de haut de pente; ici les proportions sont respectivement de 28.5%, 25% et 13%. Cependant, ce n'est guère au niveau des herbacées que l'on remarque une dominance floristique à niveau de famille.

La strate sous-arbustive, par son occupation plus importante de l'espace, permet plus facilement la distinction de familles prépondérantes. Ainsi on remarque immédiatement une dominance des pipéracées dans les parcelles situées en haut de pente. En forêt primaire, les familles subordonnées aux pipéracées pour l'occupation de cette strate sont les méliacées et les acanthacées; en forêt exploitée, ces familles laissent partiellement place à des sous-arbustes nouveaux venus, comme ceux

de la famille des solanacées. En forêt de bas de pente, le sous-bois apparaît au premier abord être dominé par les myrtacées et les rubiacées. Cette perception se justifie, car il est vrai que chacune de ces deux familles comptent plusieurs espèces, si l'on estime visuellement les petites *Psychotria* comme sous-arbrisseaux.

Comparaison avec la classification des formations végétales sud-américaines

Ainsi qu'il a été remarqué plus haut, la forêt naturelle du Haut Parana appartient au groupe des "seasonal formations" décrites par BEARD (1944). En comparant les résultats présentés aux paragraphes précédents avec les caractères structurels, physionomiques et floristiques proposés par BEARD, nous avons tenté de déterminer si la forêt du Haut Parana est une "semi-evergreen seasonal forest" ou une "deciduous seasonal forest". La description du premier de ces deux types de formation met en évidence les aspects suivants:

- 2 strates arborescentes, 6-14 m et 20-26 m, la dernière constituant la canopée;
- arbres adultes à couronne parasolée et de diamètre d'environ 50 cm;
- troncs rarement munis de contreforts ou d'épines;
- la plupart des espèces de l'étage supérieur sont décidues (feuilles surtout composées, mésophylles, membraneuses et vert pâle), tandis que celles de l'étage inférieur sont sempervirentes (feuilles surtout simples, microphylles et coriaces);
- l'importance de la défoliation est modulée par la durée de la saison sèche;
- 50 à 80 espèces d'arbres par association;
- abondance de lianes;
- présence de bambous;
- absence de fougères.

On reconnaît aisément qu'il y a beaucoup plus de similitudes que de différences entre cette formation et la forêt primaire du Haut Parana. Ces différences résident essentiellement en trois points:

- c'est l'étage inférieur qui constitue la canopée;
- la microphyllie est nette dans l'étage supérieur de la frondaison tandis que la canopée est plus mésophylle;
- les fougères sont abondantes.

Parmi les caractères énumérés par BEARD pour la "deciduous seasonal forest", la structure du couvert, présentant l'étage inférieur comme canopée, rappelle celle de la forêt du Haut Parana. Néanmoins, telle que la décrit BEARD, la "deciduous seasonal forest" est une formation plus basse (20 m max.) et beaucoup plus xérophytique que la forêt du Haut Parana. En conclusion, nous pensons pouvoir qualifier la forêt du Haut Parana de "semi-evergreen seasonal forest" (= selva veranera semidecidua), ce qui peut être traduit par: forêt saisonnière semi-caducifoliée ou semi-décidue.

Dynamisme et croissance de la forêt

Relation diamètre/hauteur

DEVINEAU (1984) estime que les diagrammes H/D sont un bon élément du diagnostic architectural. Après de nombreuses vérifications sur les arbres de la forêt guyanaise, OLDEMAN mit en évidence la relation $H = 100\,D$, pour les arbres conformes au modèle initial (OLDEMAN, 1979). Il est connu que le rapport H/D diminue au cours de la vie de l'arbre et il fut observé que la relation entre H et D devient très lâche pour les $D \geqslant 60$ cm ou $H \geqslant 36$ m (ROLLET, 1979a). A partir de quelques levés en régions intertropicales, on a pu remarquer que les arbres de petits diamètres ($D < 20$ cm) ont un rapport H/D supérieur à 100, les arbres de taille moyenne (20 à 40 cm) révèlent des valeurs voisinent de 100 et tous les grands arbres (> 40 cm) présentent un rapport H/D nettement inférieur à 100 (ROLLET, 1979a). Les arbres dont le rapport H/D est $\geqslant 100$ représentent la fraction la plus dynamique du peuplement. Lors d'une approche comparative de plusieurs peuplements d'âges différents, la considération des effectifs pour lesquels $H/D \geqslant 100$ fournit une indication très importante.

A

H \ Ø	2	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	100	tot.
2	454	41																	495
5	54	352	55	8	2		1												472
10		4	53	34	15	8	3	2											119
15			1	10	11	18	5	5	3										53
20					2	4	5	3	1	2	1	1	1						20
25										2	1		1				2	3	9
30																	1		1
tot.	508	397	109	52	30	14	10	4	4	2	1	2					3	3	1169

B

H \ Ø	2	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	100	tot.
2	219	13																	232
5	82	266	18																366
10		12	52	28	10														102
15			5	18	27	18	6		2	1									77
20				1	17	16	12	4	7	3	2		1		1				64
25								2		2		1						1	6
30																			
tot.	301	291	75	47	54	34	18	6	9	6	2	1	1		1			1	847

C

H \ Ø	2	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	100	tot.
2	117	11																	128
5	106	185	25	1															317
10	1	40	134	35		2	2												214
15			18	30	28	8	4	5	4	2			1						100
20						3	4	4	1	1		3	2						18
25							1	1	1	4	1	1	1	1					11
30							1											1	2
tot.	224	236	177	66	28	13	12	10	6	7	1	4	4	1				1	700

Tableau 12. — Relation entre H et D (nombre de tiges); **A**, forêt primaire de haut de pente; **B**, forêt primaire de bas de pente; **C**, forêt exploitée.

Pour chaque parcelle, nous avons établi un tableau présentant le nombre d'arbres selon leur rapport H/D (tab. 12). Dans la forêt exploitée, on constate justement que le nombre de tiges dont $H > 100\,D$ est beaucoup plus élevé qu'en forêt primaire de haut de pente. On compte dans la catégorie $5 < D \leqslant 10$ et $5 < H \leqslant 10$, 134 tiges en forêt exploitée et 53 en forêt primaire et dans la catégorie $5 < D \leqslant 10$ et $10 < H \leqslant 15$, 18 tiges en forêt exploitée et 1 en forêt primaire. Ces différences illustrent bien ce qui a dû se produire après l'ouverture pratiquée par les bûcherons. En effet, à une augmentation de l'éclairement, les jeunes plants d'arbres répondent par une élongation; la croissance cambiale est momentanément négligée au profit de la croissance terminale qui tend à assurer à la plante une place dans la canopée. Durant ce genre de processus, les espèces forestières à croissance rapide sont favorisées. Parmi celles-ci, les plus compétitives sont les héliophiles dont la vitesse de croissance est très élevée tandis que leur architecture et leur morphologie foliaire sont disposés à constituer une canopée dense. Ces plantes sont, de plus, capables de myrmécophilie, ce que ASHTON & al. (1979) présentent comme une stratégie servant, entre autre, à combattre les lianes qui pourraient entraver leur croissance. Une des espèces réunissant ces caractères est le *Cecropia pachystachya*. En forêt exploitée, on a compté dans la catégorie $5 < D \leqslant 10$ et $10 < H \leqslant 15$, 17 *Cecropia* sur 18 arbres. Les espèces pour lesquelles le rapport H/D est $\geqslant 100$ (catégorie $5 < D \leqslant 10$ et $5 < H \leqslant 10$) sont: *Cecropia pachystachya* (65%), *Cestrum intermedium* (5%), *Banara tomentosa*, *Solanum nudum* var. *pseudo-indigoferum*, *Chlorophora tinctoria, Inga uraguensis, Inga marginata, Fagara rhoifolia, Fagara hyemalis, Carica papaya, Balfourodendron riedelianum* (2.5%) et *Nectandra lanceolata, Chorisia speciosa, Cordia trichotoma, Ocotea spectabilis, Jacaratia spinosa, Cedrela fissilis* (1.3%). Si le *Cecropia paychystachya* vient largement en première position, on constate, par ailleurs, que 24% des petits arbres cités plus haut sont des espèces que l'on rencontre en majorité dans les formations secondaires jeunes (étude à paraître). Les jeunes représentants d'arbres de la canopée, soit, *Balfourodendron riedelianum, Chorisia speciosa, Cordia trichotoma* et *Cedrela fissilis* ne constituent que 6.5% des jeunes arbres. Quant aux lauracées, *Nectandra lanceolata* et *Ocotea spectabilis*, 2.6% du total, à la lumière de ce qui a pu être observé en forêt secondaire, il semble que ces espèces soient appelées à jouer un rôle non négligeable dans la reconstitution forestière de cette région (étude à paraître).

	Forêt primaire haut de pente	*Forêt primaire bas de pente*	*Forêt exploitée*
Parcelle			
Plantules: nombre total	47/1510	49/1805	61/6345
Dans le peuplement	45/1506	43/1795	53/6241
Hors du peuplement	2/4	6/10	8/104
Nombre de plantules = 0	28/109	20/68	15/41
Nombre de plantules > 0 et < 10	19/188	19/114	17/84
Nombre de plantules ⩾ 10 et < 100	21/424	18/354	27/516
Nombre de plantules ⩾ 100	5/447	6/328	9/179

Tableau 13. — Importance spécifique et individuelle de la régénération; dans chaque fraction, le numérateur est le nombre d'espèces et le dénominateur celui du nombre de tiges correspondant.

Régénération du peuplement et apport latéral d'espèces

Nous nous sommes proposés de chercher si la composition floristique de la strate des plantules reflète la composition floristique du peuplement ligneux environnant. Toutes les plantules d'arbres et d'arbustes ont été inventoriées sur l'ensemble de chaque parcelle. Les résultats de ces comptages figurent au tableau 1. Dans chacune des trois parcelles, nous avons relevé des plantules d'espèces absentes de notre inventaire.

— Forêt primaire de haut de pente: *Tabebuia heptaphylla* (2) et *Britoa guazumaefolia* (1).
— Forêt primaire de bas de pente: *Britoa guazumaefolia* (2), *Picramnia sellowi* (1), *Fagara chiloperone* (4), *Casearia sylvestris* (1), *Tabebuia heptaphylla* (1) et *Fagara hyemalis* (1).

— Forêt exploitée: *Patagonula americana* (27), *Arecastrum romanzoffianum* (65), *Albizia hassleri* (6), *Enterolobium contortisiliquum* (2), *Prunus subcoriacea* (1), *Fagara riedeliana* (1), *Citronella paniculata* (1) et *Bauhinia forficata* (1). Au tableau 13 l'ensemble de la repousse est considéré spécifiquement et quantitativement en deux groupes: celui des espèces présentes dans le peuplement, soit comptant des plantes dont le D $\geqslant$ 1 cm, et celui des espèces absentes du peuplement.

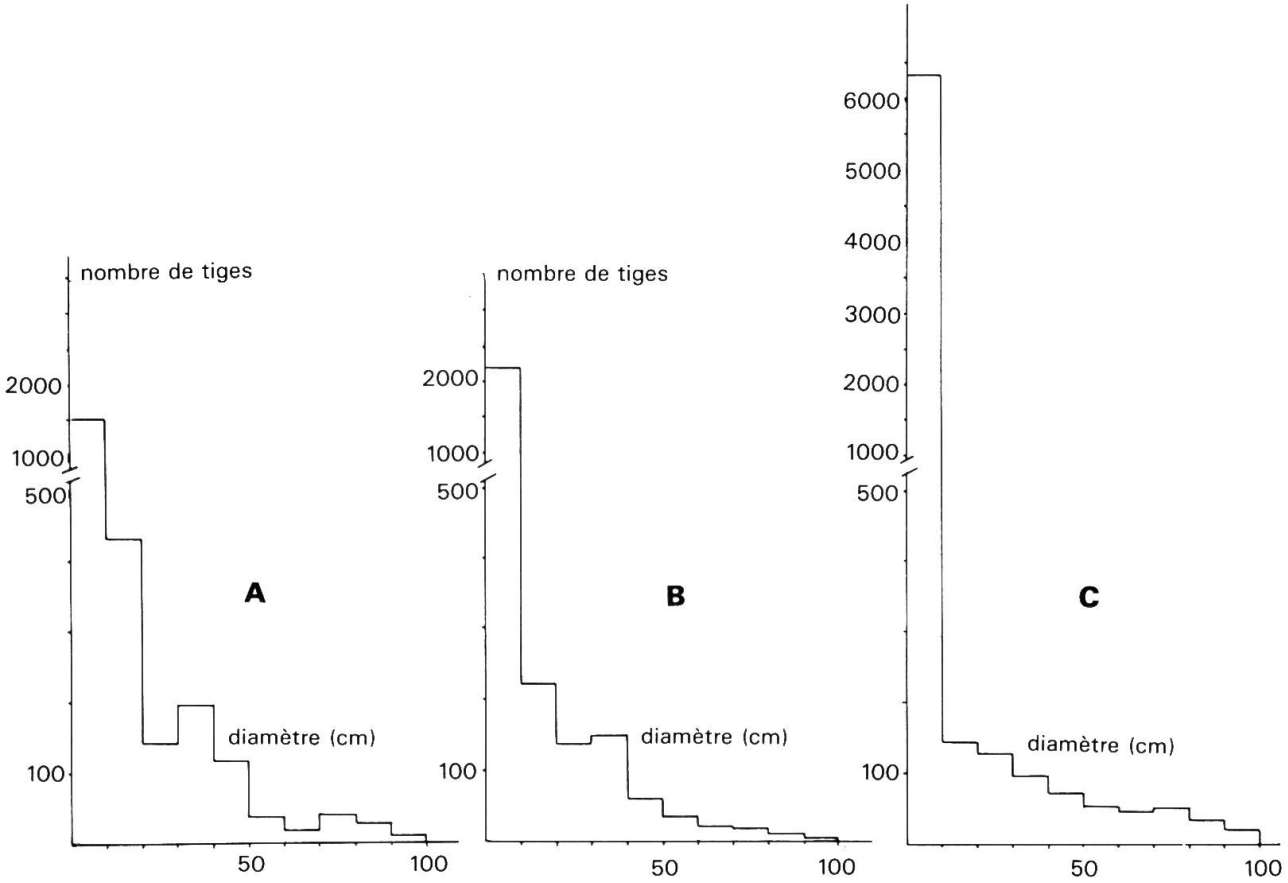


Fig. 13. — Histogrammes des distributions diamétriques des arbres et arbustes dont le D $\leqslant$ 10 cm.; **A:** forêt primaire de haut de pente; **B:** forêt primaire de bas de pente; **C:** forêt exploitée.

L'établissement de ce type de tableau permet tout d'abord de quantifier l'apport latéral d'espèces dans chaque type de forêt. On s'aperçoit ainsi que dans les 3 parcelles cet apport latéral est modeste, surtout en forêt primaire. En revanche, on remarque que la pénétration de nouvelles espèces ne se fait pas à la même échelle dans la forêt exploitée et dans la forêt primaire. On ne compte que 4 et 10 plantules dans les forêt primaires contre 104[1] en forêt exploitée, dont 98 pour 3 espèces seulement. En ce qui concerne la régénération du peuplement actuel, on constate que les espèces, dont le nombre de plantules est nul dans la parcelle, sont deux fois moins nombreuses en forêt exploitée qu'en forêt primaire de haut de pente. Dans les deux forêts primaires, on remarque peu de différence quant au nombre d'espèces responsables d'une régénération faible ($0 < r < 10$) et moyenne ($10 \leqslant r < 100$). En forêt exploitée, par contre, une nette majorité d'espèces possède une régénération moyenne et les espèces comptant plusieurs centaines de plantules sont plus nombreuses qu'en forêt primaire. En se référant aux tableau 1 et à la figure 13, on s'aperçoit d'une différence très grande entre la distribution des petits diamètres de la forêt exploitée et celles des deux forêts

[1] Ce nombre atteint 274 si l'on considère *Machaerium stipitatum* comme nouveau dans la parcelle.

primaires. Le rapport entre la quantité des plantules et celle des tiges de diamètre compris entre 1 et 2 cm est de 44 en forêt exploitée alors qu'il n'atteint que 3.5 en forêt primaire de haut de pente; cette valeur est de 8 en forêt primaire de bas de pente. Au niveau individuel, on remarque que certaines espèces produisent un grand nombre de plantules en forêt exploitée et n'en produisent qu'entre 2 et 70 fois moins en forêt primaire. Ces constatations nous amènent à déduire que les conditions mésiques actuelles de la forêt exploitée sont, depuis peu, plus favorables à la germination des semences d'arbres que celles de la forêt primaire. Une telle situation implique probablement la responsabilité commune de facteurs biotiques et abiotiques. La séquence suivante explicite peut être nos résultats.

Lors de l'exploitation des plus grands arbres, la végétation de la parcelle fut partiellement détruite. L'afflux nouveau de lumière et la place laissée libre provoquèrent l'implantation massive d'herbacées et d'arbustes, dont la germination et la croissance sont favorisées par l'exposition à la lumière directe. La longévité de ces plantes pionnières héliophiles est souvent courte. En outre, ces espèces ne se régénèrent plus sous la couverture végétale qu'elles ont édifiée. A l'exception de quelques rudérales encore présentes, cette population de pionnières dû s'éteindre rapidement. Simultanément, un grand nombre de jeunes *Cecropia pachystachya* restauraient la canopée grâce à la formation d'un niveau de feuillage continu. Au-dessous de ce nouveau couvert, l'ombre, néfaste à la repousse du *Cecropia* lui-même (20 plantules sur 1/4 ha), aura cependant permis la germination des espèces forestières, qui, profitant de l'espace laissé vacant par les herbacées pionnières, mirent en place l'importante population de plantules que l'on a recensée. Comme, d'autre part, il est connu que les jeunes plants des espèces forestières peuvent survivre très longtemps sous une canopée fermée, il est plausible de penser que l'actuelle population de plantules doit son importance au fait que l'ombre occasionnée par les *Cecropia* empêche la croissance individuelle; cette population serait, en quelque sorte, en attente de lumière (SCHULZ, 1960). Enfin, cette hypothèse permet d'expliquer le petit nombre de tiges dont le diamètre est compris entre 1 et 2 cm. En effet, celui-ci serait issu d'une faible population de plantules, soit les seules ayant été capable de pousser parmi les espèces pionnières héliophiles. Notons que cette hypothèse se trouve renforcée par nos observations dans la forêt primaire de haut de pente. Dans cette station, la distribution diamétrique des espèces responsables d'importantes quantités de plantules (>100) dans la forêt exploitée révèle, entre le nombre de plantules et le nombre de tiges 1-2 cm, un rapport de l'ordre de 5. Dans la forêt exploitée, ce rapport varie entre 20 et 60 pour les *Balfourodendron riedelianum, Cabralea canjerana, Lonchocarpus muehlbergianus, Sorocea bonplandii* et *Machaerium stipitatum*, 120 et 160 pour les *Nectandra megapotamica* et *Lonchocarpus leucanthus* et dépasse 300 pour les *Chrysophyllum marginatum* et *Diatenopteryx sorbifolia*.

Tempérament de lumière des espèces importantes

Le comportement des espèces arborescentes vis-à-vis de la lumière détermine leur contribution dans l'architecture de la forêt. Lorsque, pour chaque espèce, on trace le diagramme de la distribution du nombre d'arbres par classe de diamètre, on s'aperçoit que bien que chaque courbe soit différente des autres, elles peuvent néanmoins toutes être regroupées en une demi-douzaine de formes. Ainsi, selon ROLLET (1979a), en forêt tropicale non perturbée, les espèces ont une distribution de l'un des types suivants:

- en L équilibrée, atteignant de gros diamètres, distribution "normale", le quotient d'une classe diamétrique à l'autre est voisin de 2;
- en L surbaissée, c'est-à-dire avec une progression très inférieure à 2;
- en L très redressée, s'arrêtant à des diamètres encore petits (20-30 cm);
- en cloche tronquée à gauche;
- erratique.

Ces 5 types de courbes révèlent des tempéraments sylvicoles, ou tempéraments de lumière, très différents. Les deux premiers types de courbes illustrent la distribution diamétrique des grands arbres édificateurs de la forêt, le troisième type correspond à la distribution des essences du sous-étage, tandis que les deux derniers illustrent la distribution des espèces héliophiles. Ces catégories

ne sont pas à considérer trop strictement, car tous les degrés de sensibilité à la lumière sont présents chez les arbres de la forêt tropicale.

Quoique nos échantillons de forêt soient petits pour ce genre d'analyse, nous nous sommes interessés à comparer le tempérament affiché dans les trois parcelles par les espèces les mieux représentées (D $\geqslant$ 10 cm). En assimilant la distribution diamétrique de ces espèces aux catégories énumérées plus haut, on a obtenu les groupes suivants:

— *Balfourodendron riedelianum, Ocotea spectabilis, Cabralea canjerana, Cedrela fissilis, Piptadenia rigida, Patagonula americana, Helietta apiculata, Eugenia beaurepaireana, Matayba eleagnoides, Allophylus edulis*, Nectandra megapotamica*, Diatenopteryx sorbifolia*, Chrysophyllum gonocarpum*, Holocalyx balansae*, Ocotea puberula** possèdent une distribution diamétrique d'édificateurs; les espèces marquées par un astérisque ont révélé, en forêt perturbée, une courbe portant les traces de l'exploitation passée;

— *Sorocea bonplandii, Trichilia catigua, Banara tomentosa, Urera caracasana, Aegiphila sellowiana, Cordia ecalyculata, Campomanesia xanthocarpa, Myrciaria rivularis* se font remarquer par des distributions du type de celle propre aux espèces du sous-étage;

— *Cecropia pachystachya* et *Luehea divaricata*, dont les distributions sont en cloche tronquée à gauche, ainsi que *Jacaratia spinosa, Inga uraguensis, Bastardiopsis densiflora, Annona amambayensis*, dont les distributions sont erratiques, se distinguent comme héliophiles.

Le tempérament sylvicole ne peut être aussi bien dégagé pour les *Chrysophyllum marginatum, Machaerium stipitatum, M. paraguariense* et *Nectandra lanceolata*. Quant aux distributions diamétriques des *Lonchocarpus*, celles-ci peuvent laisser supposer que ces espèces sont des grandes héliophiles dites aussi "nomades" de Van Steenis ou "secondaires tardives" de Budowski ou "long living light demanders" (ALEXANDRE, 1982; SCHULZ, 1960).

Discussion des résultats

Nous nous limiterons pour le moment aux conclusions et hypothèses proposées jusqu'ici. En effet, à la description de ces trois parcelles viendront s'ajouter celles de trois forêts secondaires d'âges différents et de deux friches post-culturales récentes. Un des objectifs de ce travail est d'établir un modèle du cortège floristique intervenant lors de la reconstitution forestière dans cette région paraguayenne. Face à cette tâche, il nous est apparu nécessaire de nous assurer les moyens d'une approche comparative portant sur plusieurs parcelles caractéristiques chacune d'un état de la forêt primaire ou d'un stade successionnel. D'autre part, comme il est envisagé de décrire le comportement sylvicole des espèces arborescentes et arbustives les plus répandues dans le Haut Parana, il est important de disposer d'un certain nombre de situations forestières naturelles et artificielles dans lesquelles ces espèces sont impliquées.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie vivement les personnes suivantes pour leur aide durant la préparation de cet article: MM. R. Spichiger et le Prof. G. Bocquet pour leurs conseils et leurs corrections; M. le Prof. J.-C. Vedy, de l'EPFL, pour sa révision de la partie pédologique; M. le Prof. K. U. Kramer, de l'Université de Zürich, pour sa détermination des fougères. Sont aussi remerciés Mlle C. Zellweger, pour sa collaboration dans le tri informatique des données, Mme E. Mermillod, pour sa mise au net des dessins de profils et M. H. Ortega, qui n'a pas compté ses efforts lors de la prise des données sur le terrain.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALEXANDRE, D. Y. (1982). Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea* 37: 579-588.

AUBRÉVILLE, A. (1963). Classification des formes biologiques des plantes vasculaires en milieu tropical. *Adansonia* 3: 221-226.

ASHTON, P. S., HOPKINS M. J., WEBB, W. T. & W. T. WILLIAMS (1979). La forêt naturelle: biologie, régénération et croissance des arbres. *In: Ecosystèmes forestiers tropicaux*. UNESCO/PNUE/FAO, Paris

BEARD, J. S. (1944). Climax vegetation in tropic l America. *Ecology* 25: 127-158.

BERNARDI, L. (1984). Contribucion a la Dendrologia Paraguaya, parte I. *Boissiera* 35.

BERTONI, G. T. & J. R. GORHAM (1973). The Geography of Paraguay. *In:* J. R. GORHAM, ed.: *Paraguay Ecological Essays*. Academy of the Arts and Sciences of the Americas, Miami.

CAIN, S. A., G. M. DE OLIVEIRA CASTRO, J. MURÇA PIRES & N. T. DA SILVA (1956). Application of some phytosociological techniques to brazilian rain forest. *Amer. J. Bot.* 43: 911-941.

CABRERA, A. L. (1971). Fitogeografia de la República Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot*. 14: 1-42.

CHODAT, R. & E. HASSLER (1908). Aperçu de la géographie botanique du Paraguay. *Comm. 19e Congr. Int. Geogr. Genève*

C.P.C.S. (1967). *Classification française des sols*.

DAVIS, T. A. W. & P. W. RICHARDS (1934). The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest. Part 2. *J. Ecology* 22: 106-155.

DAWKINS, H. C. (1961). Estimating Total Volume of Some Caribbean Trees. *Caribbean Forester* 22: 62-63.

DEVINEAU, J. L. (1984). *Structure et dynamique de quelques forêts tropophiles de l'ouest africain (Côte d'Ivoire)*. Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 294 pp.

DIMITRI, M. J. (1974). La flora arborea del parque nacional Iguazu. *Anales de parques nacionales* 12, Buenos Aires.

DUCHAUFOUR, Ph. (1976). *Atlas écologique des sols du monde*. Masson, Paris.

EMBERGER, L. (1968). *Code pour le relevé méthodologique de la végétation et du milieu*. Editions du C.N.R.S., Paris, 292 pp.

ESKUCHE, U. (1982). Struktur und Wirkungsgefüge eines subtropischen Waldes Südamerikas. *In:* H. DIERSCHKE ed.: *Struktur und Dynamik von Wäldern*, J. Cramer ed., Vaduz.

FAO (1958). *Informe al gobierno del Paraguay sobre tratamientos silvicolas y reforestacion a ejecutarse con el fondo forestal*. Informe No 779, Roma.

FAO/UNESCO (1971). *Soil map of the world*. Paris, Rome.

FAO/UNESCO (1973). *Soil map of the world*. Paris, Rome.

FAO (1981). Los recursos forestales de la America tropical. *In: Proyecto de evaluacion de los recursos forestales tropicales*. Informe tecnico No 1, Roma

GRUBB, P. J., LLOYD, J. R., PENNINGTON, T. D. & T. C. WHITMORE (1963). A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physionomy and floristics. *J. Ecology* 51: 564-599.

GUINOCHET, M. (1973). *Phytosociologie*. Masson & Cie, Paris.

HALLÉ, F., OLDEMAN, R. A. A. & P. B. TOMLINSON (1978). *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer Verlag. Berlin, New York.

HOCHREUTINER, B. P. G. (1923). La végétation du Paraguay. *Bull. Inst. Nat. Gen*. 14: 1-49.

HUECK, K. (1978). *Los bosques de Sudamerica: ecologia, composición e importancia económica*. GTZ 58. Eschborn.

HUECK, K. & P. SEIBERT (1981). *Vegetationkarte von Südamerika*. 2e ed. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

KLEIN, R. M. (1978). Mapa fitogeografico do estado de Santa Catarina. *In:* R. REITZ ed., *Flora Ilustrada Catarinense*. Itajai, Santa Catarina.

KUGLER, W. (1982). *Presentacion de unos suelos del Paraguay*. C.F.A.P., col. Pres. Stroessner.

LAMPRECHT, H. (1962). Ensayo sobre unos metodos para el analisis estructural de los bosques tropicales. *Acta Ci. Venez*. 13: 57-65.

LETOUZEY, R. (1979). Floristique et typologie. *In: Ecosystèmes forestiers tropicaux*. UNESCO/PNUE/FAO, Paris.

LOPEZ, A. (1979). *Arboles de la region oriental del Paraguay*. Asuncion.

MINISTERIO DE HACIENDA (1985). *Censo nacional de poblacion y viviendas 1982*. Asuncion.

OGAWA, H., YODA, K., OGINO K. & T. KIRA (1965). Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. 1. Structure and floristic composition. *Nature and Life in South-East Asia* 4: 13-48.

OLDEMAN, R. A. A. (1979). Quelques aspects quantifiables de l'arborigenèse et de la sylvigenèse. *Oecol. Plant*. 14: 289-312.

RICHARDS, P. W. (1936). Ecological observations on the rain forest of Mount Dulit, Sarawak. *J. Ecology* 24: 340-360.

RICHARDS, P. W. (1939). Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. The structure and floristic composition of the primary forest. *J. Ecology* 27: 1-61.

RICHARDS, P. W. (1952). *The Tropical Rain Forest, an Ecological Study*. Cambridge University Press.

RICHARDS, P. W., TANSLEY, A. G. & A. S. WATT (1940). The recording of structure, life forms and flora of tropical forest communities as a basis for their classification. *J. Ecology* 28: 224-239.

ROLLET, B. (1968). Etudes quantitative de profils structuraux de forêts denses vénézuéliennes. Comparaison avec d'autres profils de forêts denses tropicales de plaine. *Adansonia* 8: 523-549.

ROLLET, B. (1969). La régénération naturelle en forêt dense humide sempervirente de plaine de la Guyane vénézuélienne. *Bois et Forêts des Tropiques* 124: 19-38.

ROLLET, B. (1979a). Application de diverses méthodes d'analyse de données à des inventaires forestiers détaillés levés en forêt tropicale. *Oecol. Plant.* 14: 319-344.

ROLLET, B. (1979b). Organisation. *In: Ecosystèmes forestiers tropicaux.* UNESCO/PNUE/FAO, Paris.

RUDLOFF, W. (1981). *World-Climates.* Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft mbH, Stuttgart.

SCHNELL, R. (1971). *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Vol. 2, Gauthier-Villars éditeur, Paris.

SCHULZ, J. P. (1960). Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. *Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks Univ. Utrecht* 163.

SCHULZ, J. P. (1967). La regeneración natural de la selva mesofitica tropical de Surinam despues de su aprovechamiento. *Bol. INFLA* 23: 3-27.

SMITH, A. P. (1973). Stratification of temperate and tropical forests. *Amer. Nat.* 107: 671-683.

STUTZ, L. C. (1983). Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental). Inventaire floristique d'une réserve forestière. *Candollea* 38: 542-573.

STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1984). Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental). Dynamisme et reconstitution d'une forêt secondaire peu dégradée. *Candollea* 39: 386-394.

STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1986). Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental). Floraison, fructification et dispersion des espèces forestières. *Candollea* 41: 121-144.

TERRUGI, M. (1970). Bosquejo geologico del Paraguay y la provincia de Corrientes. *Bol. Soc. Arg.* 11 suplemento pp. 1-35.

UNESCO (1973). *Classification internationale et cartographie de la végétation*, Paris.

U.S. Soil Taxonomy (1973). U.S. Dept. of Agriculture. Soil Conservation Service, Washington D.C.

TAKEUCHI, M. (1961). The structure of the Amazonian vegetation. Tropical rain forest. II. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo* 3(8): 1-26.

WYATT-SMITH J. (1963). Manual of Malayan silviculture for inland forests. Part 3: Silviculture and forest managment. *Malayan For. Rec*. 23.

Adresse de l'auteur: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Case postale 60, CH-1292 Chambésy/GE.