

# Structure et dynamisme de la forêt

Jean-Louis Guillaumet (1)

Francis Kahn (1)

## Résumé

Les auteurs comparent la structure de la végétation de deux toposéquences choisies dans les bassins versants de la ZF-02. Pour ce faire, ils utilisent une méthode de description morpho-structurale de la végétation dont ils rappellent l'essentiel. Ils discutent des variations selon la position sur la toposéquence et de leurs causes. Ces résultats sont comparés à deux autres séquences. Répartition en classes de diamètres, aire basale sont interprétées en fonction du cycle silvigénétique. Cette analyse montre l'homogénéité de la forêt dans cette région et l'existence d'un segment toposéquentiel de végétation. Le principal facteur de variation est le cycle silvigénétique, considéré comme processus d'autorégénération par création et cicatrization de chablis.

## INTRODUCTION

Dans le cadre du projet "Exploração e Manejo da Floresta Tropical Úmida", il nous fut demandé d'apprécier l'homogénéité de la végétation couvrant les trois bassins hydrographiques situés au Sud de la route ZF-02.

Pour ce faire, trois toposéquences étaient étudiées *en même temps* que fut réalisée une interprétation de la couverture photogrammétrique. Les résultats ne montrent pas de différence entre les bassins, mais mettent en évidence une séquence structurale en rapport avec le modèle topographique. Par contre au sud-est des bassins, l'altitude diminue très faiblement mais suffisamment pour modifier les forêts de plateau qui ne montrent pratiquement plus d'émergents.

A partir de ces résultats et d'observations complémentaires, nous proposons ici une analyse de la structure et du dynamisme d'une forêt dense humide d'Amazonie Centrale.

Selon le volume 18, folha 20 Manaus du projet "RADAM BRASIL", nos bassins se situent sur un relief "acidentado, prevalescendo o dissecamento em cristas, revestido pela subformação da floresta densa com, árvores emergentes — Abrangendo uma área expressiva, está intercalada com a floresta aberta de palmeira, que ocupa os vales encaixados, entre cristas, formando uma comunidade" (p. 506).

Nos observations permettent de préciser ce schéma: la formation végétale dominante est une forêt dense tropicale de terre ferme ("floresta densa tropical de terra firme"). Sur les sols hydromorphes, généralement sableux, les palmiers dominants provoquent une ouverture plus importante de la couverture forestière ("floresta aberta" ou "cocal"). Enfin deux petites taches de "campinas abertas" apparaissent dans la partie méridionale du bassin I.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les trois toposéquences étudiées se situent au Km. 14 dans le bassin I, Km. 20 et Km. 22 dans le bassin III; une quatrième au Km. 38, hors des bassins, nous a servi à évaluer l'homogénéité de la région entre la BR 174 et le Cuieiras.

Sur chacune de ces toposéquences nous décrivons les structures végétales, leurs proportions relatives et leur disposition dans l'espace, d'après une méthode déjà décrite (Guillaumet & Kahn, 1978 et 1979) et utilisée dans la description et l'analyse du dynamisme de la végétation en Côte d'Ivoire.

Nous ne rappellerons ici que les objectifs et principes qui sont à la base de cette métho-

(1) — Botanistes de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (ORSTOM) France — Departamento de Ecologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.

Convênio CNPq/CNRS: Projeto "Estudo das Modificações Ecológicas ligado ao Manejo Agro-Silvicultural da Mata".

de et ne présenterons que les éléments qui sont utilisés dans cette étude.

Son objectif est de permettre une description aussi exacte que possible de la réalité, qui peut ensuite être interprétée selon les besoins. Parmi les critères utilisés par les botanistes pour décrire la végétation, seuls les critères structuraux sont "intrinsèques à la végétation, quantifiables et généralisables" (Descoings, 1976), ce sont ceux que nous avons utilisés.

Il nous a fallu définir quelques concepts nouveaux correspondant à des réalités observables et établir une typologie capable d'intégrer l'ensemble des données. Pour nommer ces concepts, des néologismes ont été créés.

Nous considérons deux volumes caractéristiques :

— Le *phytoplexion*, volume structuralement homogène de végétation.

— L'*hoplexol*, volume d'organisation du *phytoplexion*, se définit comme un continuum spatial horizontal constitué des éléments végétaux et du milieu ambiant dont la nature et la disposition le différencient des volumes inférieur et supérieur. L'*hoplexol* recouvre plus ou moins les notions de strate, interstrate, "canopy, layer, story", etc.

L'analyse d'un *phytoplexion* se fait en décrivant les *hoplexols* qui le composent.

L'analyse des *hoplexols*, ou diagnose, consiste à en décrire et quantifier les éléments constitutifs.

Toute plante arborescente, ou mieux tout phanérophte érigé ou lianescent, ligneux ou non, présente un système conducteur (axes aériens et racinaires) reliant deux systèmes assimilateurs (feuilles et racines absorbantes) séparés dans l'espace.

Nous considérons pour ces plantes deux entités structurales et fonctionnelles :

- les systèmes assimilateurs
- les systèmes conducteurs.

Si, chez la majorité des plantes de la forêt tropicale humide, ces deux entités existent, les systèmes conducteurs des plantes non ligneuses, de taille réduite, sont moins différenciés et ont une signification écologique

différente par leur occupation et situation spatiales. Les zones de conduction et les zones d'assimilation sont intimement liées et nous considérons alors l'ensemble de la partie aérienne du végétal.

Une description de la végétation serait incomplète si elle ne tenait pas compte des plantules et jeunes plants et de la matière végétale morte.

Il est indispensable de bien noter que les éléments de diagnose décrivent des ensembles et qu'ils ne peuvent être appliqués à un individu ou à une partie d'individu végétal.

## PARTIES AÉRIENNES

### ENSEMBLES DES PLANTES DONT LES SYSTÈMES ASSIMILATEURS ET CONDUCTEURS SONT SÉPARÉS DANS L'ESPACE

**Systèmes assimilateurs** (feuillages et axes associés): éléments de diagnose de la catégorie des — *physe*.

*Paliphyse*: Ensemble des feuillages des arbres présentant leur expansion maximale.

- Morphologie: ces feuillages ont généralement une forme plus large que haute, globuleuse, en cœur ou en tronc de cône renversé évasé vers le haut.

- Stratégie: ces feuillages appartiennent à des arbres ayant acquis leur expansion maximale.

*Prophyse*: Ensemble des feuillages des arbres en cours de croissance.

- Morphologie: ces feuillages ont une forme en fuseau, plus haute que large.

- Stratégie: une telle forme indique que l'arbre croît en hauteur, limitant son expansion latérale. Ces arbres sont en train de réaliser leur modèle de croissance (Hallé & Oldeman, 1970).

*Monophyse*. Ensemble des feuillages des arbres mono-et oligoblastes.

- Morphologie: les feuillages sont groupés en touffes au sommet des tiges.

• **Stratégie** : la croissance des plantes qui constituent le monophyse est généralement lente et leur occupation de l'espace est limitée par leur mode de croissance (absence de ramification) mais se trouve accrue par les dimensions généralement importantes des feuillages. Ici, les seuls feuillages appartenant au monophyse sont ceux des palmiers.

**Pléiophyse** : ensemble des feuillages des lianes. Dans les forêts étudiées, les lianes sont toujours présentes, mais peu nombreuses. Aussi le pléiophyse n'apparaît-il pas dans les tableaux I à IV.

**Systèmes conducteurs** : éléments de diagnose de la catégorie des — *agé*.

**Stylagé** : ensemble des troncs des Dicotylédones.

**Dendrigé** : ensemble des branches qui se distinguent, dans l'espace, des feuillages. Il correspond soit aux principales vagues de réitérations (Oldeman, 1974), soit à des branches séquentielles ou ramifications développées lorsque la plante ne réitère pas.

**Stipiagé** : ensemble des tiges ou stipes des Monocotylédones arborescentes, ici des palmiers.

**Ophiagé** : ensemble des tiges ou troncs des lianes, trop peu représentés dans les parcelles étudiées pour apparaître dans les tableaux I à IV.

1.2. *Ensembles des plantes dont les systèmes assimilateurs et conducteurs ne sont pas individualisés dans l'espace.*

**Néophytion** : plantules et jeunes plants des formes arborescentes, et des lianes ligneuses.

**Gramen** : ensemble des plantes herbacées graminiformes.

**Kortode** : ensemble des herbes ni graminiformes, ni prostrées (le *phorophytion* non utilisé ici). Ce sont des Dicotylédones, Monocotylédones et Ptéridophytes, aux formes variées.

Gramen et kortode incluent respectivement leurs plantules, le plus souvent mêlées aux formes adultes et qui n'ont pas la signification dynamique du néophytion.

**Structure...**

## PARTIES SOUTERRAINES

Les axes racinaires de conduction et d'assimilation forment des ensembles qui ont reçu des noms mais que nous ne citerons pas n'ayant pas été utilisés dans ce travail (cf. Guillaumet & Kahn, 1979).

## MATIÈRE VÉGÉTALE MORTE

**Nécrophytion** : matière végétale morte non décomposée. La forme des organes végétaux est toujours reconnaissable.

## QUELQUES TERMES COMPOSÉS

Le langage proposé permet de décrire tous les cas et nous définissons ci-dessous 3 termes composés qu'il a fallu utiliser pour les éléments de diagnoses intermédiaires.

**Propaliphyse** (de pro- et paliphyse) : ensemble des feuillages des arbres qui ont presque atteint leur hauteur maximale mais dont l'expansion latérale n'est pas terminée.

**Promonophyse** (de pro- et monophyse) : ensemble des couronnes de palmiers qui n'ont pas atteint leur expansion maximale. Il est l'équivalent du terme prophyse.

**Néomonophyse** (de néophytion et monophyse) : ce terme qualifie l'ensemble des plantules et très jeunes sujets de palmiers.

## LA QUANTIFICATION DES ÉLÉMENTS DE DIAGNOSE

Il s'agit d'une quantification relative des éléments végétaux entre eux; l'importance relative de leurs volumes permet de distinguer 5 niveaux qui s'écriront sous la forme suivante :

1. *Prophyse*
2. *Pro-Paliphyse*
3. *Paliphyse, prophyse*
4. *Paliphyse, phase prophyse*
5. *Paliphyse, stigme prophyse*

Nous n'avons présenté dans ce travail (Tab. I à IV) que l'essentiel des *diagnoses majeures* des hoplexols, relatif à l'identification et la quantification des principaux éléments.

TABLEAU I — Analyse morpho-structurale des toposéquences: Relevés de plateaux.

Km. 14		Km. 20		Km. 22		Km. 38	
N.°H	m	N.°H	m	N.°H	m	N.°H	m
1	18-35 Paliphysen 17-26 Propaliphysen 16-22 Paliphysen <sup>-1</sup>	17-40 Paliphysen 16-30 Paliphysen <sup>-1,n</sup> 15-22 Palin <sup>-1</sup> , propaliphysen		16-25 Propalin-Paliphysen 15-20 Propaliphysen, phase paliphysen		18-40 Paliphysen 17-30 Paliphysen <sup>-1</sup> , phase dendrigé 16-23 Paliphysen <sup>-2</sup> , prophyse	
2	15-16 Prophyse, phase paliphyse 14-13 Prophyse 13-11 Prophyse	14-17 Pali-Prophyse 13-13 Prophyse		14-14 Prophyse		15-17 Prophyse, propaliphyse 14-12 Styla-Prophyse	
3	12-8 Styla-Prophyse 11-6 Styla-Prophyse 10-4,5 Pro-Stylagé 9-3,5 Pro-Stylagé, monophyse 8-2,2 Pro-Stylagé, monophyse	12-9 Styla-Prophyse, phase monophyse 11-6 Pro-Stylagé, phase monophyse 10-4 Pro-Stylagé, phase monophyse 9-3 Stylagé-Pro-Monophyse 8-2,2 Mono-Pro-Stylagé		13-8 Prophyse 12-6 Styla-Prophyse 11-4,5 Prophyse-Stylagé 10-3 Styla-Pro-Monophyse 9-2 Styla-Monophyse, prophyse 8-1,6 Pro-Stylagé		13-8 Styla-Prophyse 12-5,5 Pro-Stylagé, phase monophyse 11-4 Pro-Stylagé 10-3 Pro-Mono-Stylagé 9-2,2 Pro-Mono-Stylagé 8-1,5 Pro-Stylagé	
4	7-1,4 Pro-Stylagé, monophyse 6-1 Pro-Stylagé 5-0,6 Pro-Stylagé 4-0,3 Néo-Stylagé, phase kortode 3-0,2 Néo-Stylagé, phase kortode 2-0,08 Stylagé, phase néophytion 1-0,04 Nécro-Stylagé	7-1,6 Stylagé, prophyse, phase monophyse 6-1,2 Pro-Stylagé, phase monophyse 5-0,8 Pro-Stylagé, phase kortode, phase gramen 4-0,5 Néo-Stylagé, kortode 3-0,3 Néo-Stylagé 2-0,2 Néo-Stylagé 1-0,03 Nécro-Stylagé		7-1,1 Pro-Stylagé 6-0,8 Pro-Stylagé 5-0,5 Néophytion-Stylagé 4-0,35 Néophytion-Stylagé 3-0,2 Néo-Stylagé 2-0,08 Nécro-Stylagé, phase néophytion 1-0,03 Nécro-Stylagé		7-0,9 Pro-Stylagé 6-0,6 Pro-Stylagé 5-0,4 Néophytion-Stylagé 4-0,25 Néo-Stylagé 3-0,15 Néo-Stylagé 2-0,07 Néo-Stylagé 1-0,03 Nécro-Stylagé	

1. ensembles arborescents supérieurs; 2. ensembles arborescents moyens; 3. ensembles inférieurs arbustifs; 4. ensembles inférieurs arbustifs et herbacés.  
Pour chaque toposéquence le 1er chiffre indique le numéro de l'hoplexol, le second la hauteur supérieure en mètres de celui-ci.

## LES ENSEMBLES FORESTIERS

Après avoir identifié et quantifié les différents hoplexols de chaque phytoplexion observé, nous les avons regroupés en 4 niveaux: arborescent supérieur, arborescent moyen, arbustif, arbustif inférieur et herbacé.

Nous avons largement utilisé la notion d'ensembles d'arbres forestiers introduite par Oldeman en 1974 :

— ensemble d'avenir : arbres et arbustes en cours de croissance et conformes à leur modèle initial.

— ensemble du présent: arbres ayant atteint leur pleine maturité et qui tendent à réaliser leur biomasse maximale.

Nous avons été amenés à distinguer un ensemble du présent réalisé d'un ensemble en cours de réalisation. Les feuillages du premier sont décrits en tant que paliphyse, ceux du second comme propaliphyse.

Les arbres de l'ensemble du présent s'épanouissant à une même hauteur constituent un "ensemble structural" défini par Oldeman (1974).

### ASPECTS PRATIQUES

Un relevé morpho-structural consiste à observer et à décrire les hoplexols, successivement et de bas en haut.

### RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

#### COMPARAISON DES TOPOSÉQUENCES DES KM. 14 ET 20.

#### LES NIVEAUX ARBORESCENTS SUPÉRIEURS.

##### **Plateaux** (Tab. I.1. et Fig. 1.1. et 2.1.)

Les relevés de plateau mettent en évidence 3 hoplexols constitués de paliphyse et propaliphyse, éléments qui traduisent la présence d'ensembles du présent réalisés et en cours de réalisation.

Au Km. 14, les couronnes d'un premier ensemble structural réalisé (paliphyse<sup>n</sup>), entre 26 et 35 m, dominent les feuillages d'un ensemble en cours de réalisation (propaliphy-

se<sup>n</sup>), entre 22 et 26 m, destinés à s'associer aux premiers, et d'un second ensemble structural (paliphyse<sup>n-1</sup>), entre 16 et 22 m.

Au Km. 20, les feuillages du premier ensemble structural (paliphyse<sup>n</sup>), s'étendent sur les 2 hoplexols supérieurs (16 et 17) et s'associent dans l'hoplexol 16, entre 22 et 30 m, au sommet des couronnes d'un second ensemble structural (paliphyse<sup>n-1</sup>) qui lui-même, dans sa partie basse, hoplexol 15, entre 17 et 22 m, se mélange aux feuillages d'un ensemble en cours de réalisation (propaliphyse<sup>n</sup>).

##### **Hauts de pente** (Tab. II. 1. et Fig. 1.2. et 2.2.)

Les hauts de pente sont caractérisés par deux hoplexols (15 et 16) essentiellement constitués de paliphyse, correspondant aux feuillages supérieurs de deux ensembles structuraux.

Au Km. 14, apparaissent dans l'hoplexol inférieur, entre 18 et 24 m, des feuillages d'arbres non entièrement réalisés (propaliphyse) destinés à atteindre l'hoplexol supérieur.

##### **Pentes** (Tab. III. et Fig. 1.3. et 2.3.)

Dans cette situation topographique, les niveaux arborescents supérieurs sont caractérisés par deux hoplexols. Le même paliphyse<sup>n</sup> se trouve dans les 2 hoplexols, signifiant que les feuillages d'un ensemble du présent s'étaient largement entre 18 et 24 m au Km. 14, entre 15 et 28 m au Km. 20.

Sur la toposéquence du Km. 14, l'hoplexol 14, entre 18 et 24 m, montre un propaliphyse qui indique la présence d'un ensemble structural en cours de réalisation. Au Km. 20, c'est un ensemble d'arbres d'avenir qui apparaît avec le prophyse de l'hoplexol 12, entre 15 et 22 m, associé à la base des couronnes (paliphysen) et aux grosses branches (dendrigé) de l'ensemble structural le plus élevé.

##### **Bas-fonds** (Tab. IV. 1 et Fig. 1.4. et 2.4.)

La structure du niveau arborescent supérieur se complique quelque peu dans les bas-fonds. Il y a toujours 2 hoplexols, mais apparition d'un nouvel élément de diagnose, monophyse, qui traduit la présence des touffes de feuilles de palmiers.

TABLEAU II — Analyse morpho-structurale des toposéquences Relevés de hauts de pente.

N.°H m Km. 14	N.°H m Km. 20	N.°H m Km. 22	N.°H m Km. 38
1 16-35 Paliphyse <sup>n</sup> 15-24 Paliphyse <sup>n-1</sup> , propaliphyse <sup>n</sup>	16-30 Paliphyse <sup>n</sup> 15-22 Paliphyse <sup>n-1</sup>	16-30 Propaliphyse <sup>n</sup> 15-22 Propaliphyse <sup>n-1</sup> , paliphyse <sup>n</sup>	18-30 Paliphyse <sup>n</sup> 17-22 Paliphyse <sup>n,n-1</sup> , prophyse
2 14-18 Propaliphyse 13-12 Prophyse	14-15 Prophyse, phase paliphyse, phase monophyse 13-12 Prophyse	14-16 Prophyse, paliphyse 13-12 Prophyse, stylagé	16-16 Pro-Propaliphyse 15-12 Styla-Prophyse
3 12-9 Styla-Mono-Prophyse 11-6 Styla-Prophyse 10-4,5 Styla-Prophyse 9-3 Pro-Stylagé, monophyse 8-2,5 Styla-Pro-Monophyse	12-10 Styla-Pali-Prophyse 11-7 Stylagé, phase prophyse 10-5 Pro-Stylagé, phase monophyse 9-3 Stylagé-Monophyse 8-2,5 Stylagé-Monophyse	12-8 Styla-Prophyse 11-5,5 Stylagé-Prophyse, monophyse 10-4 Styla-Prophyse, monophyse 9-3 Pro-Mono-Stylagé 8-2 Pro-Mono-Stylagé	14-9 Styla-Prophyse 13-6 Pro-Stylagé, phase monophyse 12-4,5 Pro-Stylagé, phase paliphyse, phase monophyse 11-3 Pro-Monophyse, stylagé 10,2,5 Prophyse, stylagé, monophyse 9-2 Promono-Prophyse, stylagé
4 7-1,8 Styla-Pro-Monophyse 6-1 Pro-Stylagé, phase monophyse 5-0,7 Pro-Stylagé, phase kortode 4-0,4 Korto-Néophytion, stylagé 3-0,2 Néo-Stylagé, phase kortode 2-0,1 Stylagé, néophytion 1-0,03 Stylagé, nécrophytton	7-1,8 Pro-Stylagé, monophyse 6-1,3 Promono-Pro-Stylagé 5-0,9 Pro-Stylagé, promonophyse 4-0,6 Pro-Stylagé, promonophyse 3-0,3 Néo-Stylagé, phase kortode 2-0,2 Néo-Stylagé, phase kortode 1-0,03 Nécro-Stylagé	7-1,5 Pro-Stylagé, monophyse 6-1 Promono-Pro-Stylagé 5-0,6 Pro-Stylagé, promonophyse 4-0,45 Néo-Stylagé 3-0,3 Néo-Stylagé 2-0-15 Néo-Stylagé 1-0,04 Nécro-Stylagé	8-1,5 Promono-Prophyse, stylagé 7-1,1 Promono-Pro-Stylagé 6-0,8 Pro-Stylagé 5-0,5 Néophytion-Stylagé 4-0,35 Néophytion-Stylagé 3-0,2 Néo-Stylagé 2-0,1 Néo-Stylagé 1-0,03 Nécro-Stylagé

1. ensembles arborescents supérieurs; 2. ensembles arborescents moyens; 3. ensembles inférieurs arbustifs et herbacés.  
Pour chaque toposéquence le 1er chiffre indique le numéro de l'hoplexol, le second la hauteur supérieure en mètres de celui-ci.

L'hoplexol supérieur, 14 entre 20 et 25 m, au Km. 14, comporte un paliphyse et un propaliphyse, feuillages de deux ensembles structuraux, l'un réalisé, l'autre en cours de réalisation, dont les bases se retrouvent dans l'hoplexol sous-jacent, entre 15 et 20 m, associées à des couronnes de palmiers (monophyse) et aux grosses branches des plus grands arbres (dendrigé). Le palmier, *Jessenia bataua*, participe lui-même à la voûte.

Au Km. 20, deux paliphyses se superposent, le premier entre 24 et 30 m, le second entre 16 et 24 m, indiquant la présence de 2 ensembles structuraux, associés l'un et l'autre à un monophyse. Le monophyse supérieur est constitué des feuillages de *Mauritia flexuosa* et *Jessenia bataua*, le second de *Mauritia aculeata* et *Euterpe* sp.

L'analyse des niveaux supérieurs montre que, dans une même situation topographique, la structure des hoplexols est semblable, les niveaux arborescents supérieurs des deux toposéquences sont donc comparables.

Les variations sont dues au développement des arbres, ce qui se traduit par les différentes diagnoses, paliphyse, propaliphyse, prophyse, correspondant à des ensembles d'arbres du présent réalisés ou en cours de réalisation et à des ensembles d'avenir.

#### LES NIVEAUX ARBORESCENTS MOYENS (Tab. I.2. II 2, III.2. IV.2 et Fig. 1 et 2.)

Dans tous les relevés, il apparaît 1 hoplexol dont les éléments paliphyse, monophyse ou propaliphyse mettent en évidence la présence d'un ensemble d'arbres du présent réalisé ou en cours de réalisation.

Le nombre d'hoplexols varie de 1 à 3 sur les plateaux, 1 à 2 sur les pentes et bas-fonds; il est de 2 sur les hauts de pente. Ces variations sont en partie liées à l'importance des ensembles d'avenir.

Il faut signaler que, dans tous les relevés, l'espace est occupé entièrement par des feuillages et que la variation du nombre d'hoplexols ne se traduit par aucun changement profond de structure. Ainsi sur la pente de la toposéquence du Km. 20, il n'y a qu'un ensem-

ble d'arbres, et les feuillages occupent le même espace que 2 ou 3 ensembles dans les autres positions.

Dans les zones basses hydromorphes, ces niveaux sont essentiellement constitués d'arbres jeunes et de palmiers. Au Km. 20, nous notons la présence de la base des feuillages (paliphyse<sup>n-1</sup>) des arbres du présent des niveaux supérieurs.

#### LES NIVEAUX INFÉRIEURS

##### 1.3.1. Les ensembles d'arbustes (Tab. I 3, II. 3, III. 3. et IV. 3).

Sur le plateau et le haut de pente, d'une toposéquence à l'autre, les hoplexols sont respectivement au nombre de 5 et varient de 4 à 5 dans la pente; le bas-fond du Km. 14 en donne 4 et celui du Km. 20, 3 seulement.

Ces niveaux sont caractérisés par la présence d'éléments du monophyse, feuillages de palmiers qui jouent un rôle très important dans la physionomie et la structure. Ce sont *Astrocaryum* aff. *javarense* et *Attalea attaleoides* constituant une couverture végétale dense entre 1,8 et 2,5 m qui va en diminuant jusque vers 4 m.

Mais sur le relevé de haut de pente de la toposéquence du Km. 14, *Oenocarpus minor* et *Astrocaryum munbaca* sont abondants entre 6 et 9 m, alors que la même position au Km. 20 est marquée par la présence d'un paliphyse (hoplexol 12 entre 7 et 10 m) marquant les feuillages d'un ensemble d'arbustes du présent.

Dans les bas-fonds, tous les hoplexols sont caractérisés par le monophyse: les palmiers apparaissent à tous les niveaux, ce sont des adultes de *Manicaria saccifera*, *Attalea* aff. *spectabilis* et *Astrocaryum acaule* ou des jeunes *Jessenia bataua*, *Mauritia flexuosa* et *Euterpe* sp (promonophyse). Le prophyse, souvent répété dans les diagnoses, représente l'ensemble d'arbres d'avenir.

##### 1.3 2. Les niveaux les plus bas : arbustes et herbes (Tab. I. 4, II. 4, III. 4 et IV. 4.)

Les 3 premières positions donnent, sur les 2 toposéquences, le même nombre d'hoplexols,

TABLEAU III — Analyse morpho-structurale des toposéquences: Relevés de pentes.

	Km. 14	Km. 20	Km. 22	Km. 38
	N.°H m	N.°H m	N.°H m	N.°H m
1	15-32 Paliphysen 14-24 Propali-Paliphysen	13-28 Paliphysen 12-22 Pro-Dendrigé, paliphysen	15-30 Propaliphysen 14-25 Dendri-Paliphysen	14-30 Paliphysen 13-22 Palin-Propaliphysen
2	13-18 Propaliphysen 12-14 Styla-Prophyse	11-15 Pro-Paliphysen	13-18 Pro-Paliphysen 12-14 Prophyse, paliphysen	12-15 Prophyse
3	11-10 Styla-Prophyse 10-8 Styla-Prophyse 9-5 Styla-Prophyse 8-3,5 Styla-Prophyse, phase monophyse 7-2,5 Styla-Monophyse	10-9 Styla-Prophyse 9-6 Styla-Prophyse, stigme monophyse 8-4 Styla-Prophyse, phase monophyse 7-2,5 Styla-Monophyse	11-9 Styla-Prophyse 10-6 Styla-Prophyse 9-4 Styla-Prophyse, monophyse 8-2 Pro-Monophyse, stylagé	11-10 Styla-Prophyse 10-6 Styla-Prophyse 9-4 Monophyse-Stylagé, prophyse 8-2,5 Pro-Monophyse-Stylagé
4	6-1,7 Pro-Stylagé 5-1,2 Pro-Stylagé, phase promophyse 4-0,7 Pro-Stylagé, phase gramen 3-0,4 Gramo-Stylagé, néophytion, kortode 2-0,1 Nécro-Stylagé, néophytion, kortode 1-0,04 Nécro-Stylagé	6-1,5 Pro-Stylagé, phase promonophyse 5-1 Pro-Stylagé, phase prémonophyse 4-0,6 Pro-Stylagé, phase kortode 3-0,35 Néco-Stylagé, phase néomonophyse 2-0,15 Néco-Stylagé, phase néomonophyse 1-0,04 Nécro-Stylagé	7-1,5 Prophyse-Stylagé 6-0,9 Prophyse-Stylagé 5-0,6 Pro-Stylagé 4-0,4 Néco-Stylagé, néomonophyse 3-0,3 Néco-Stylagé, néomonophyse 2-0,15 Néco-Stylagé 1-0,05 Nécro-Stylagé	7-1,8 Pro-Monophyse-Stylagé 6-1,3 Pro-Stylagé, promonophyse 5-0,8 Pro-Stylagé, promophyse 4-0,4 Néco-Stylagé 3-0,25 Néco-Stylagé 2-0,10 Néco-Stylagé 1-0,04 Nécro-Stylagé

1. ensembles arborescents supérieurs; 2. ensembles arborescents moyens; 3. ensembles inférieurs arbustifs et herbacés.  
Pour chaque toposéquence le 1er chiffre indique le numéro de l'hoplexol, le second la hauteur supérieure en mètres de celui-ci.

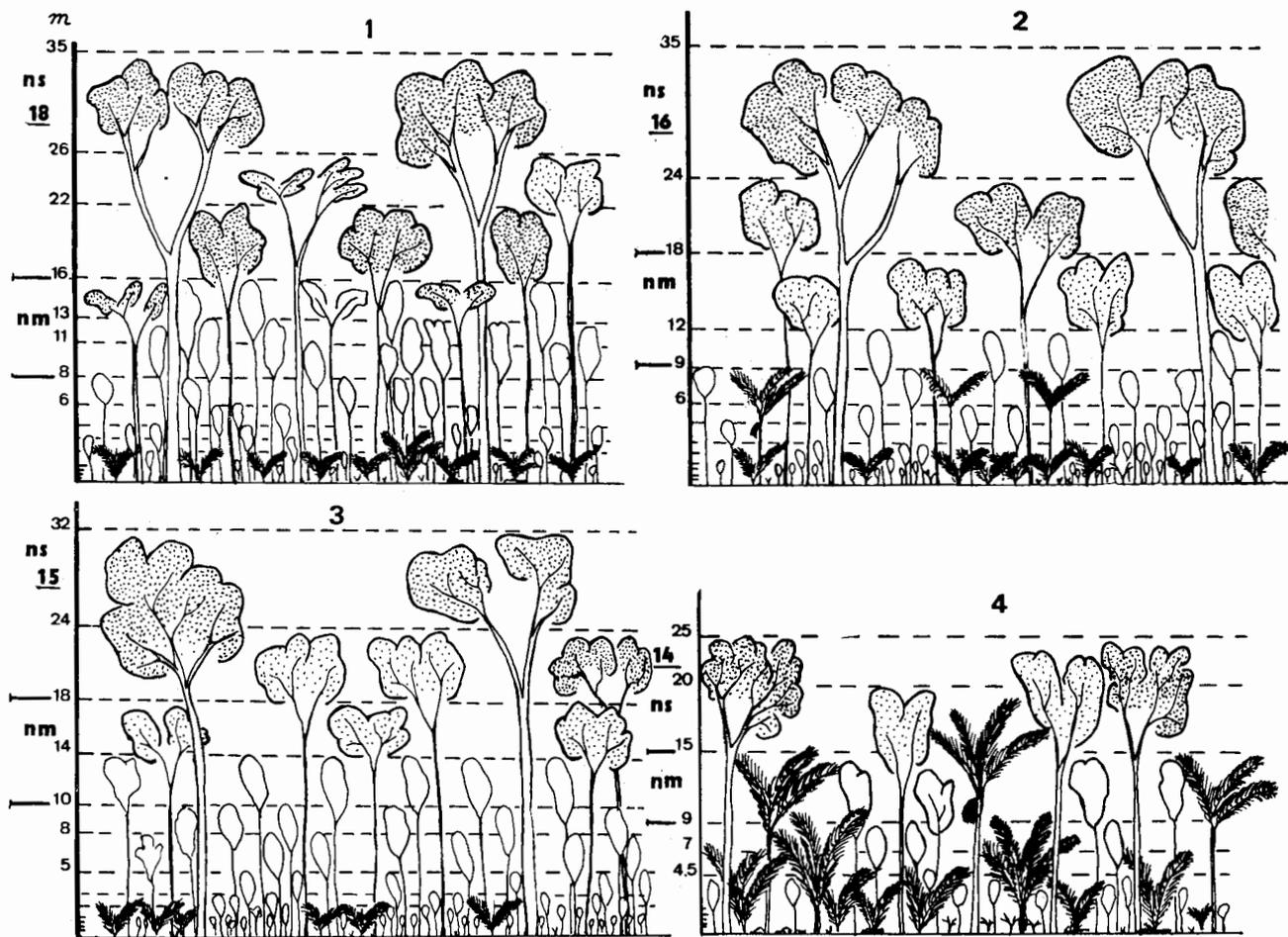


Fig. 1 — Illustrations de la végétation sur la toposéquence du Km. 14, bassin 1. 1. plateau; 2. haut de pente; 3. pente; 4. bas-fond. ns. niveau arborescent supérieur; nm. niveau arborescent moyen. Les hoplexols sont matérialisés par des lignes discontinues, et leurs hauteurs en mètres données à gauche de chaque schéma. Le chiffre souligné indique le rang de l'hoplexol supérieur, ou le nombre total d'hoplexols. Les couronnes d'arbres apparaissent en pointillé dense quand elles appartiennent au paliphyse, en pointillé espacé quand elles appartiennent au propaliphyse, en blanc dans le cas du propiphyse.

soit 7, 7 et 6. Au Km. 14, le bas-fond en a 7, pour 6 seulement au Km. 20.

Les différences portent uniquement sur la répartition verticale et le contenu des hoplexols. Sur le plateau entre 0 et 0,3 m, il y a 4 hoplexols au Km. 14, 3 seulement au Km. 20 où les plantules sont moins abondantes. Sur la pente, l'hoplexol 4, au Km. 14, est marqué par la présence d'une phase gramen, alors qu'au Km. 20, les hoplexols 2 et 3, par une phase néomonophyse correspondant à un ensemble de plantules de palmiers.

En bas-fonds, ces niveaux sont caractérisés par de nombreuses plantules de palmiers (néomonophyse), de plantes herbacées (kortode et gramen) telles des espèces de Rapatéacées.

Structure...

## RÉSUMÉ

### Comparaison entre les deux toposéquences

Sur une même position topographique, on peut dégager les caractéristiques structurales suivantes :

— Ensembles arborescents supérieurs.

parfaite similitude d'une toposéquence à l'autre; il y a 2 ou 3 hoplexols (plateaux) mettant en évidence la présence de deux ensembles structuraux (1 seul sur la pente du Km. 20) et presque toujours d'un ensemble en cours de réalisation ou d'avenir. Les faibles différences sont dues à la dynamique interne de la forêt.

TABLEAU IV — Analyse morpho-structurale des toposéquences: Relevés de bas-fonds.

	Km. 14	Km. 20	Km. 22	Km. 38
	N.°H m	N.°H m	N.°H m	N.°H m
1	14-25 Propalin-Paliphyse <sup>n</sup> 13-20 Dendri-Propaliphyse <sup>n-1</sup> , monophyse phase paliphyse <sup>n</sup>	13-30 Paliphyse <sup>n</sup> , monophyse 12-24 Paliphyse <sup>n-1</sup> , phase monophyse	15-30 Paliphyse <sup>n</sup> , phase propaliphyse 14-22 Dendri-Paliphyse <sup>n-1,n</sup>	14-25 Paliphyse, monophyse
2	12-15 Mono-Prophyse	11-16 Dendri-Monophyse, paliphyse <sup>n-1</sup> 10-12 Monophyse	13-16 Propaliphyse, monophyse 12-13 Pro-Monophyse	13-18 Pro-Paliphyse, monophyse 12-12 Monophyse, propaliphyse
3	11-9 Mono-Prophyse 10-7 ES-Monophyse 9-4,5 ES-Promonophyse 8-3 Pro-Mono-ES	9-8 Pro-ES, monophyse 8-5 ES-Prophyse, promonophyse 7-3 ES-Promonophyse	11-7 ES-Monophyse 10-5 Pro-Monophyse, ES 9-3 Pro-Monophyse, ES	11-6 ES-Promonophyse, prophyse 10-4,5 Promono-Prophyse, ES 9-3 Promono-Prophyse, ES 8-2 Pro-Promonophyse, ES
4	7-2 Promono-ES, prophyse 6-1,1 Promono-ES, prophyse 5-0,7 Promono-ES 4-0,4 Néomono-ES, kortode 3-0,2 Néomono-Néo-ES 2-0,1 Néo-ES 1-0,05 Nécro-ES	6-1,8 ES-Promonophyse 5-1 Promono-ES 4-0,6 Néomono-ES, gramen 3-0,3 Néomono-ES, nécrophytion 2-0,15 Néo-ES, néomonophyse 1-0,03 Nécro-ES	8-2 Pro-Monophyse, ES 7-1,5 Pro-ES 6-1 Pro-ES 5-0,7 Néomono-Gramen, ES 4-0,4 Néomono-Gramen, ES 3-0,2 Néomono-Néophytion, ES 2-0,12 Néomono-Néophytion, ES 1-0,05 Nécro-ES	7-1,3 Pro-Promonophyse, ES 6-0,9 Pro-Promonophyse, ES 5-0,6 Korto-Gramen, ES 4-0,35 Gramen-Néophytion, ES 3-0,2 Gramen-Néophytion, ES 2-0,1 Néo-ES 1-0,02 Nécro-ES

1. ensembles arborescents supérieurs; 2. ensembles arborescents moyens; 3. ensembles inférieurs arbustifs et herbacés.  
Pour chaque toposéquence le 1er chiffre indique le numéro de l'hoplexol, le second la hauteur en mètres de celui-ci.  
ES = Stipiagé + Stylagé.

— Ensembles moyens.

variations du nombre d'hoplexols, mais présence d'un ensemble d'arbres du présent achevé ou en cours de réalisation dans les 6 relevés.

— Ensembles inférieurs.

les relevés montrent une grande homogénéité structurale. La séquence du Km. 20 est caractérisée par une répartition verticale des palmiers plus importante.

**Variations sur la toposéquence (Tab. V).**

Sur les deux toposéquences, en position de plateau le niveau arborescent supérieur est caractérisé par 3 hoplexols composés des feuillages diversement disposés de 3 ensembles structuraux réalisés ou en cours de réali-

sation, alors que sur les hauts de pente et les pentes il n'en reste plus que 2.

Le cycle silvigénétique n'a pas, ici, atteint son stade ultime.

Dans les autres positions topographiques il n'y a que 2 ensembles arborescents au-dessus de 15 m, quelquefois 1 seul et, en l'absence d'émergent, la voûte de la forêt apparaît plus continue.

Il n'y a pas de différence nette dans la structure de la forêt dans et hors des bassins, aux différences dues au cycle silvigénétique près.

Le niveau arborescent moyen semble le plus variable, le nombre d'hoplexols varie de 1 à 3, indépendamment de la topographie (Tab. V). Notons cependant que l'espace est toujours occupé par des masses de feuillages

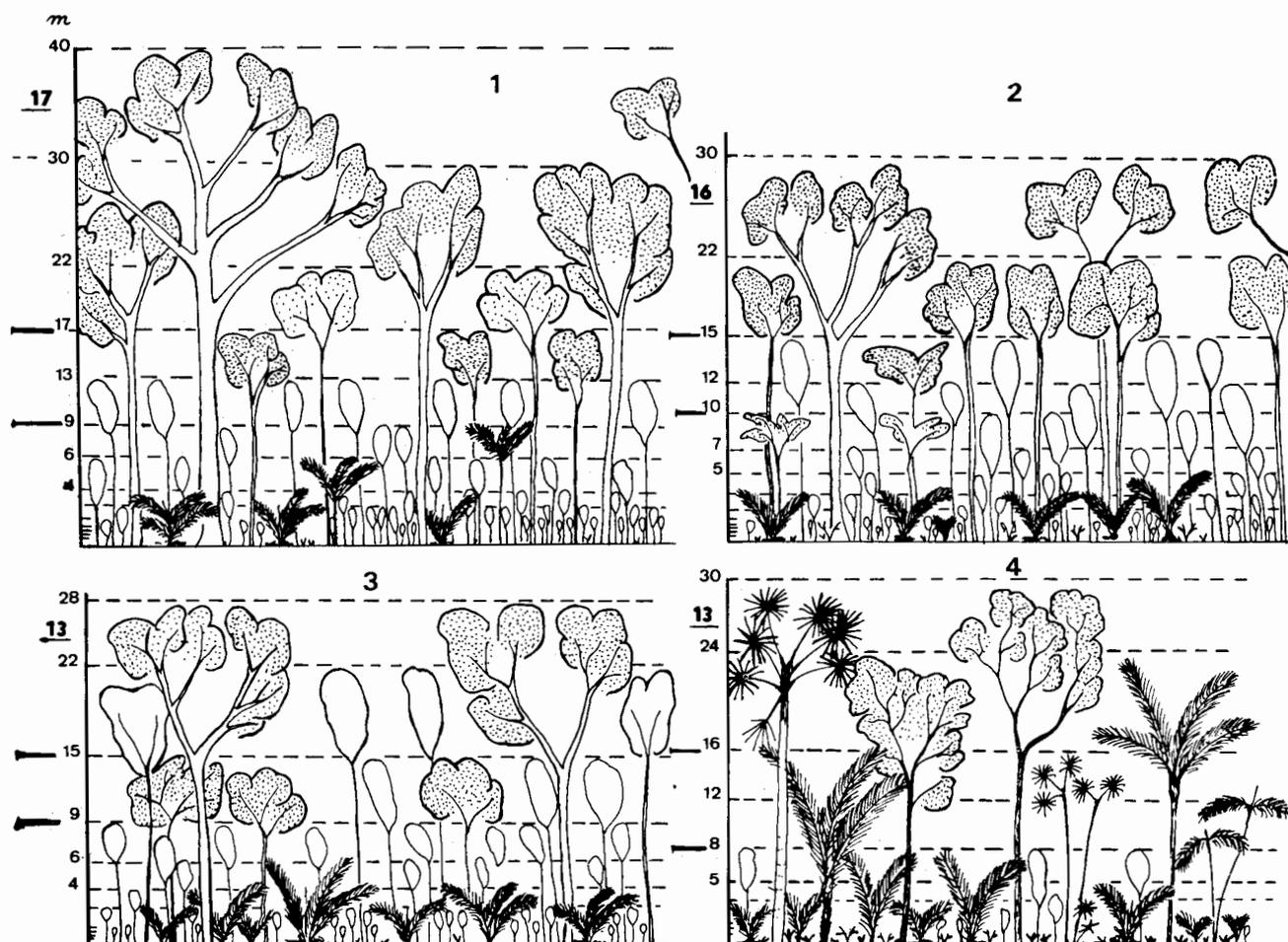


Fig. 2 — Illustrations de la végétation sur la toposéquence du Km. 20, bassin III. 1. plateau; 2. haut de pente; 3. pente; 4. bas-fond. ns. niveau arborescent supérieur; nm. niveau arborescent moyen.

(éléments de diagnose en-physe), qu'il constitue un niveau trophique et que les variations structurales ne doivent pas entraîner de conséquences sensibles sur les gradients microclimatiques tels que l'interception de la pluie et de l'énergie lumineuse.

Les différences structurales observées dépendent directement du cycle silvigénétique ou dynamisme interne de la forêt.

De nombreux auteurs (Richards, 1952; Cousens, 1965; Oldeman, 1974; Hallé *et al.* 1978; Hartshorn, 1978 et 1980, Denslow, 1980) ont montré le rôle des clairières naturelles ou chablis dans l'autorégénération de la forêt. Ces clairières naturelles sont créées par la chute d'un ou plusieurs arbres. Elles peuvent être de dimensions variées, sans toutefois excéder la surface couverte au sol par les cimes de deux grands arbres. Il est clair que, dans une forêt, les arbres n'ont pas atteint le même stade de vieillissement et que les chablis se succèdent dans le temps et l'espace. Si bien que, à un moment donné, une forêt se présente comme une mosaïque de clairières naturelles à différents degrés de cicatrisation (Whitmore, 1978).

Les effets de cette dynamique peuvent se résumer ainsi :

— le nombre d'arbres d'avenir dépend de l'état de régénération des chablis. Le nombre des hoplexols observés aux niveaux moyens

et inférieurs sera d'autant plus élevé que l'ensemble d'avenir sera plus abondant.

Aux niveaux moyens, les variations sont indépendantes de la topographie. Nous notons la présence d'un hoplexol à paliphyse entre 9 et 15 m sur la pente de la toposéquence du Km. 20 qui peut s'expliquer par l'absence d'un ensemble structural au niveau supérieur.

La structure des niveaux inférieurs se réduit quelque peu sur les pentes avec 10 hoplexols au lieu de 12.

Les bas-fonds sont caractérisés par la dominance des palmiers tant aux niveaux supérieurs qu'aux niveaux moyens et inférieurs.

La hauteur de la forêt ne dépasse pas 35 m, sauf sur le plateau de la toposéquence du Km. 20, où un "angelim pedra" monte jusqu'à 40 m.

Les plus faibles hauteurs s'observent sur les pentes.

#### LES TOPOSÉQUENCES DES KM. 22 ET 38.

La première toposéquence est située dans le bassin III, l'autre au-delà du bassin III. Leur étude était destinée à confirmer ou infirmer les résultats obtenus sur les toposéquences des Km. 14 et 20 et à évaluer l'homogénéité structurale de cette région.

Les tableaux I à IV montrent la remarquable similitude d'un relevé à l'autre.

TABLEAU V — Nombre d'hoplexols par toposéquence et par niveau.

	Km. 14				Km. 20				Km. 22				Km. 38			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
N.A.S.	3	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	1
N.A.M.	3	2	2	1	2	2	1	2	1	2	2	2	2	2	1	2
N.I.A.	5	5	5	4	5	5	4	3	6	5	4	3	6	6	4	4
N.I.A.H.	7	7	6	7	7	7	6	6	7	7	7	8	7	8	7	7
TOTAUX	18	16	15	14	17	16	13	13	16	16	15	15	18	18	14	14

A : plateau; B : haut de pente; C : pente; D : bas.fond.  
 N.A.S. : niveau arborescent supérieur;  
 N.A.M. : niveau arborescent moyen;  
 N.I.A. : niveau inférieur arbustif;  
 N.I.A.H. : niveau inférieur arbustif et herbacé.

La position de plateau au Km. 22 se distingue par 2 hoplexols au lieu de 3 ce qui rend compte de l'absence d'un ensemble arborescent. Au Km. 38, la variation la plus importante apparaît dans le relevé de bas-fond ou on ne note que 2 hoplexols, au dessus de 12 m, mas caractérisés, en partie, par un monophyse traduisant l'importance des palmiers dans la voûte.

#### CONCLUSIONS SUR LA STRUCTURE

Sur 4 relevés de plateau, 3 présentent 3 ensembles arborescents de hauteur supérieure à 15 m, 1 seul, au Km. 22, n'en possède que 2. Dans ce cas, l'analyse des hoplexols montre que le supérieur (n° 16 entre 20 et 25 m) réunit les feuillages d'un ensemble d'arbres du présent, paliphyse, et d'un ensemble d'arbres n'ayant pas atteint leur expansion maximale, propaliphyse, mais qui continueront de croître jusqu'à dominer les précédents.

Les arbres et arbustes se trouvent à différents degrés de développement (prophyse, propaliphyse, paliphyse), ce que traduisent les variations dans les diagnoses.

Les feuillages se distribuent de différentes manières; ainsi dans une grande clairière, les arbres disposent de l'énergie lumineuse maximale et se ramifient très tôt. Leurs feuillages s'accroîtront en hauteur et participeront à plusieurs hoplexols, occupant alors tout l'espace vertical et ralentissant le développement des ensembles arborescents inférieurs.

C'est cette dynamique qui explique les variations entre relevés, principalement aux niveaux arborescents moyens.

#### QUELQUES PARAMÈTRES QUANTITATIFS

Aux mêmes endroits que furent faits les relevés morpho-structuraux, soit en 4 positions topographiques de 4 toposéquences, et sur des surfaces de 600 m<sup>2</sup> (30 x 20 m), nous avons mesuré :

— la répartition par diamètres, mesurés à hauteur de poitrine, de 5 en 5 cm et à partir de 5 cm, de tous les arbres, palmiers et lianes.

— le nombre total de palmiers d'une hauteur supérieure à 1 m.

Les aires basales totales, la proportion représentée par les arbres d'un diamètre supérieur à 40 cm sont données, ainsi que les mesures indiquées ci-dessus, dans les tableaux VI et VII.

Il existe un rapport entre la faible importance des arbres de diamètre supérieur à 40 cm et le développement des ensembles arborescents au-dessus de 15 m :

— plateau du Km. 22 — 2 hoplexols au lieu de 3 et la plus faible valeur, 21%, représentée par les diamètres supérieurs à 40 cm de tous les relevés de plateaux.

— Haut de pente du Km. 22 — il y a bien 2 hoplexols comme dans les autres relevés, mais aucun arbre dont le diamètre soit égal ou supérieur à 40 cm. Or l'hoplexol supérieur est uniquement constitué de feuillages d'arbres en cours de croissance (propaliphyse) comme, en partie, l'hoplexol immédiatement sous-jacent.

— pente du Km. 22 — là aussi le faible pourcentage (13%) représenté par les diamètres à partir de 40 cm est lié à la présence d'arbres jeunes dont les feuillages encore incomplètement développés (propaliphyse) apparaissent dans l'hoplexol supérieur.

— bas-fonds du Km. 38 — la plus faible valeur des 4 bas-fonds est liée à l'absence d'un niveau arborescent au-dessus de 12 m.

Il est évident qu'il y a des relations entre les données quantitatives et l'analyse morpho-structurale. Notons cependant que la surface nécessaire à un relevé de ce type est toujours supérieure à 600 m<sup>2</sup>, d'autre part que, avec une même diagnose structurale, l'importance relative des arbres de diamètre égal ou supérieur à 40 cm peut être différente.

Les diamètres supérieurs à 40 cm ne sont pas très nombreux, ils sont même absents du haut de pente de la toposéquence du Km. 22, mais ils jouent un rôle important dans la valeur totale de l'aire basale (plus de 50% sur la pente du Km. 38). Les relevés n'étaient pas d'une taille suffisante pour donner une idée de la répartition des très gros diamètres; sur les 16 relevés seuls deux arbres dépassaient 70 cm, l'un avec un diamètre entre 80 et 85 cm l'autre, tout à fait exceptionnel, de près de 2 m.

TABLEAU VI — Données quantitatives

600 m <sup>2</sup>	Km. 14				Km. 20				Km. 22				Km. 36			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
Arbres, palmiers et lianes. Diamètre $\geq$ 5 cm.	100	101	73	98	107	101	121	96	116	119	112	76	91	92	86	63
Aire basale en m <sup>2</sup> .	2,9	2,1	2,7	2,2	2,6*	2,3	2,6	1,7	2,2	1,8	2,0	1,9	2,0	2,1	<del>2,0</del>	1,6
Arbres. Diamètre $\geq$ 40 cm.	6	2	3	3	5*	3	2	3	3	—	2	2	2	4	5	2
% aire basale totale représentée par ces arbres	44,0	20,0	36,0	37,0	39,0*	17,0	15,0	38,0	21,0	—	13,0	22,7	32,4	47,7	<del>2,7</del>	18,8
Palmiers. Alt. > 1 m.	76	74	56	68	57	78	58	119	71	74	55	114	40	51	36	92
1 ha																
Nombre total d'individus. diamètre $\geq$ 5 cm.	1666	1683	1216	1633	1783	1683	2016	1600	1933	1983	1867	1267	1501	1533	<del>1433</del>	1050
Aire basale en m <sup>2</sup> .	48	35	45	36	43	38	43	29	36	31	33	33	34	35	<del>35</del>	27

\* La présence d'un "angelim pedra", *Dinizia excelsa* Ducke avec un diamètre de 2 m modifie profondément la valeur de l'aire basale qui atteint alors 5,6 m<sup>2</sup>/600 m<sup>2</sup>. Il est évident qu'on ne peut tenir compte de la présence de cet arbre pour calculer la valeur de l'aire basale à l'hectare.

A: plateau; B: haut; de pente; C: pentet; D: bas-fond.

TABLEAU VII — Répartition en classes de diamètres des arbres, palmiers et lianes à partir de 5 cm.

Ø cm	Km 14				Km. 20				Km. 22				Km. 38			
	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D	A	B	C	D
5 — 9	54	48	38	62	57	42	73	64	65	63	66	27	54	54	53	28
10 — 14	22	22	15	13	21	27	25	11	21	22	18	19	10	17	13	7
15 — 19	4	12	7	9	9	15	7	10	11	14	8	17	12	7	5	12
20 — 24	3	9	2	5	6	5	9	4	8	10	8	5	8	6	7	7
25 — 29	6	2	2	2	5	4	3	3	5	5	6	2	1	2	2	2
30 — 34	3	5	2	2	1	2	2			4	1	2	3	2		3
35 — 39	2	1	4	2	2	3		1	3	1	3	2	1		1	2
40 — 44	2			1		3	1		2		2		1		1	1
45 — 49	1	1		0	2			1	1					2	2	1
50 — 54	1		1	1	1			1				1				
55 — 59		1			1		1	1				1		1	1	
60 — 64	1		1		1									1	1	
65 — 69	1		1	1												
70 — 74																
80 — 84																
195 — 199					1								1			
TOTAL	100	101	73	98	107	101	121	96	116	119	122	76	91	92	86	63

A: 'plateau; B: haut de pence; C: pente; D: bas-fond.



On peut dire qu'il existe une réalité dans la structure de la végétation le long d'une même toposéquence, que cette réalité peut être décrite en termes qualitatifs et quantitatifs et qu'elle est représentative d'une région donnée (ici les bassins étudiés).

Le dynamisme interne de la forêt confère une hétérogénéité locale qui est responsable de la structure en mosaïque souvent évoquée mais peu étudiée.

#### Resumo

Os autores fazem um estudo comparativo da estrutura da vegetação de duas toposseqüências nas bacias hidrográficas da ZF-02, segundo um método morfoestrutural do que recordam o essencial. Discutem as variações na toposseqüência e os fatores de variação. Comparam os resultados com duas outras toposseqüências. Alguns parâmetros quantitativos, diâmetro, área basal, são interpretados em função do ciclo silvigenético. Esta análise evidencia a homogeneidade da vegetação florestal nesta área, e a existência de uma unidade estrutural da toposseqüência. O principal fator de variação é o ciclo silvigenético, processo de auto-regeneração da floresta pela queda das árvores e a cicatrização das clareiras naturais.

#### BIBLIOGRAPHIE

- COUSENS, I.L.  
1965 — Some reflections on the nature of Malayan lowland rain forest. *Malay. For.*, 28: 122-128.
- DENSLOW, J.S.  
1980 — Gap partitioning among tropical rain forest trees. *Biotropica*, 12 (2): 47-55.
- DESCOINGS, B.  
1976 — Pour une conception structurale et ouverte des classifications phytogéographiques. *Adansonia*, 16: 93-105.
- GUILLAUMET, J.L. & KAHN, F.  
1978 — Les diagnoses de la végétation. In: Recherche d'un langage transdisciplinaire pour l'étude du milieu naturel (Tropiques humides). *Trav. et doc. ORSTOM*, 91: 43-53.  
1979 — Description des végétations forestières tropicales, approche morphologique et structurale — *Candollea*, 34 (1): 109-131.
- HALLÉ, F. & OLDEMAN, R.A.A.  
1970 — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Paris, Masson.
- HALLÉ, F.; OLDEMAN, R.A.A. & TOMLISON, P.B.  
1978 — *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- HARTSHORN, G.S.  
1978 — Tree falls and tropical forest dynamic. In: *Tropical trees as living systems*. Tomlinson, P.B. e Zimmermann, M.H.  
1980 — Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, 12 (2): 23-30.
- OLDEMAN, R.A.A.  
1974 — L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. ORSTOM*, 73.
- RICHARDS, P.W.  
1952 — *The tropical rain forest*. Cambridge Univ. Press.
- WHITMORE, T.C.  
1978 — Gaps in the forest canopy. In: *Tropical trees as living systems*. Tomlinson, P.B. e Zimmermann, M.H. (ed). 639-655.

(Aceito para publicação em 24/08/82)