

Caractérisation d'une Mosaïque Forestière et de sa Dynamique en Forêt Tropicale Humide Sempervirente¹

(English title: Characterizing a forest mosaic and its dynamics in an evergreen tropical rainforest)

Bernard Riéra

Laboratoire d'écologie générale, URA 1183 CNRS-Muséum National d'Histoire Naturelle, 4 avenue du petit château, 91800 Brunoy, France

Raphaël Pélissier² and François Houllier

Institut Français de Pondichéry, P.O. Box 33, 11 Saint-Louis street, Pondicherry 605001, India

RESUME

Une typologie des unités de la mosaïque forestière (quadrats de 5 × 5 m) d'un transect de forêt naturelle de Guyane française (0,78 ha) est proposée à partir de l'analyse de la distribution en trois classes de diamètre des arbres ≥ 5 cm DBH. Elle permet d'identifier neuf types structuraux élémentaires qui s'organisent en une séquence de stades de développement potentiels correspondant à la colonisation des ouvertures, puis au remplissage progressif de l'espace vertical divisé en trois strates. A partir de relevés réalisés à 10 ans d'intervalle (1981 et 1991), la matrice de transition, qui résume les flux de quadrats d'un type vers un autre entre les deux inventaires, permet de discuter de l'évolution de la mosaïque forestière.

Mots-clés: cycle sylvigénétique, dynamique forestière, forêt tropicale humide sempervirente, Guyane française, matrice de transition, mosaïque forestière, structure du peuplement.

ABSTRACT

Using a 0.78 ha transect in an undisturbed forest in French Guiana, we sought a typology of forest mosaic units (5 × 5 m quadrats) based on diameter distribution with three main classes of trees ≥ 5 cm DBH. We identified nine basic structural types corresponding to potential stages of a sequence of development from colonization of gaps to filling of the vertical space among three layers. Two enumerations made over a 10-year interval (1981 and 1991), enabled a transition matrix to be estimated. This summarizes movement between structural types over the period and enables ideas on dynamics to be discussed.

Key words: evergreen tropical rain forest; forest dynamics; forest mosaic; French Guiana; stand structure; sylvigentic cycle; transition matrix.

DEPUIS AUBREVILLE (1938), LA FORÊT DENSE HUMIDE n'est plus considérée comme une entité homogène, mais comme un ensemble hétérogène de sous-unités d'âge, de structure, de composition et de dimension variables. Les chablis déterminent des zones de régénération qu'Oldeman (1983) appelle des éco-unités (*eco-units*). Mais le chablis n'est pas le seul mécanisme de renouvellement de la forêt: d'autres processus moins visibles et plus progressifs jouent un rôle important dans la dynamique. Il s'agit de la substitution (ou du remplacement), par

des arbres co-dominants, voire dominés, d'arbres émergents ou dominants morts sur pied, qui ne créent que de petites ouvertures de la canopée (Lof-feier 1989, Durrieu de Madron 1993, Pascal 1995). Dans tous les cas, les unités de végétation suivent une séquence de développement dont chaque stade (ou phase) peut être caractérisé par ses composantes floristiques et physiologiques (Whitmore 1975, 1978, 1989; Hallé *et al.* 1978, Torquebiau 1981, Riéra 1983, Riéra *et al.* 1990).

Prise à un instant donné, la forêt apparaît donc comme un super-système (*supersystem*, selon Oldeman 1990) composé d'un grand nombre de petites sous-unités interdépendantes qui constituent une mosaïque. Ce point de vue fournit certes un cadre théorique qualitatif pour appréhender dans l'espace l'ensemble des processus dynamiques. Il est

¹ Received 25 April 1996; revision accepted 24 January 1997.

² Current address: Laboratoire de biométrie, génétique et biologie des populations, UMR 5558 CNRS-Université Claude Bernard, Lyon 1, 43 boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

néanmoins insuffisants lorsqu'on cherche à quantifier les mécanismes de renouvellement: leur fréquence, leur vitesse, leur intensité. Les principaux problèmes viennent en effet: (i) de la difficulté à déterminer et délimiter des éco-unités durables—Moravie (1995) souligne d'ailleurs qu'elles ne constituent pas des entités permanentes, mais que leurs contours varient sur le long terme—, et; (ii) du manque de données longitudinales, sur des durées de plusieurs décennies, et spatialement repérées.

La dynamique des forêts tropicales humides peut être abordée soit indirectement par des observations synchroniques sur les structures forestières (Brokaw 1985, Ho *et al.* 1987, Ashton & Hall 1992, Chandrashekar & Ramakrishnan 1994, Pélissier 1995, Pascal & Pélissier 1996), soit directement par des observations diachroniques sur quelques années ou décennies (Crow 1980, Hladik 1982, Lieberman & Lieberman 1987, Manokaran & Kochummen 1987, Okali & Ola-Adams 1987, Swaine *et al.* 1987, Pélissier & Riéra 1993). Cet article aborde le problème du renouvellement de la mosaïque forestière en combinant les deux méthodes. Il vise, sur la base d'une typologie des éléments qui constituent cette mosaïque, à la caractériser et à la cartographier, puis à ébaucher une analyse quantitative de sa dynamique à partir du suivi d'un transect sur une période de 10 ans.

MATERIELS ET METHODES

SITE D'ÉTUDE.—La zone analysée est un périmètre de forêt naturelle de la station de la Piste de Saint-Elie en Guyane française. Le climat guyanais est de type tropical humide. Les températures moyennes sont élevées (26°C) et connaissent une faible amplitude de variation. Les précipitations sont abondantes, généralement supérieures à 3000 mm/an, avec une saison sèche d'août à novembre et un "petit été de mars". Les vents dominants sont de secteur sud-est et relativement modérés (2,3 à 3,7 m/s en moyennes annuelles) avec des pointes (vitesse maximale instantanée) ne dépassant jamais 20 m/s (Boyé *et al.* 1979). Située à 16 km au sud de Sinnamary, la station de la Piste de Saint-Elie (5°30'N, 53°W) fait l'objet de nombreux travaux scientifiques depuis 1976 (voir Sarrailh 1990) qui ont apporté des renseignements concernant la pédologie (Boulet 1990, Grimaldi & Boulet 1990), la composition floristique (Lescure 1981, Puig & Lescure 1981, Sabatier 1983, Lescure & Boulet 1985, Lescure *et al.* 1990) et la dynamique des peuplements (Prévost 1981, Prévost & Puig 1981,

Riéra 1983, Riéra *et al.* 1990, Pélissier & Riéra 1993).

La parcelle étudiée est un transect de forêt non perturbée, d'une superficie de 0,78 ha (20 × 390 m) dont tous les arbres de plus de 5 cm de diamètre à 1,30 m du sol (DBH) font l'objet d'un suivi. Ces arbres ont été identifiés, numérotés, cartographiés et mesurés une première fois en 1981, puis à nouveau en 1991. Les arbres morts ou recrutés pendant les 10 années ont été localisés sur la carte grâce à un système de layons et piquets qui quadrillent la zone et permet de délimiter la parcelle. Les relevés sont centrés sur le "petit été de mars": février 1981 et mars-avril 1991.

MÉTHODES.—Le transect a été découpé en quadrats élémentaires de 5 × 5 m. La structure à l'intérieur de ces quadrats est supposée homogène, leur surface ayant été fixée inférieure à la taille minimale d'une éco-unité—qui correspond approximativement aux dimensions du houppier d'un arbre dominant, soit un peu plus de 10 × 10 m (Riéra 1983)—afin d'éviter la confusion entre éco-unités distinctes (Mortier 1990).

En vue de décrire la structure des quadrats, trois classes de diamètre, 5–20 cm, 20–40 cm, plus de 40 cm ont été distinguées. Elles correspondent grossièrement aux arbres du sous-étage, aux arbres dominés et codominants situés à la base de la canopée, et aux arbres dominants et émergents de la canopée. En considérant deux groupes de variables, les effectifs notés N et les surfaces terrières notées G , huit paramètres ont été définis pour chaque quadrat, à chaque date de relevé (1981 et 1991): N, N_1, N_2, N_3 et G, G_1, G_2, G_3 qui correspondent respectivement aux densités et surfaces terrières de tous les arbres de DBH ≥ 5 cm et de chacune des trois classes de diamètre, avec $N = N_1 + N_2 + N_3$ et $G = G_1 + G_2 + G_3$.

Une analyse en composantes principales normée (ACP) a été réalisée sur les six variables $N, N_1, N_2, N_3, G, G_1, G_2, G_3$ des 312 quadrats en 1981, les mesures de 1991 étant utilisées comme individus supplémentaires et les variables N_2 et G_2 comme variables supplémentaires. Une classification ascendante hiérarchique (CAH, méthode des moments d'ordre 2) a ensuite été effectuée sur les coordonnées factorielles des quadrats à chacune des deux dates de mesure.

L'étude de la dynamique forestière, entre 1981 et 1991, a été menée en étudiant la matrice de transition qui résume les flux de quadrats entre les différents types identifiés grâce à l'ACP et à la CAH.

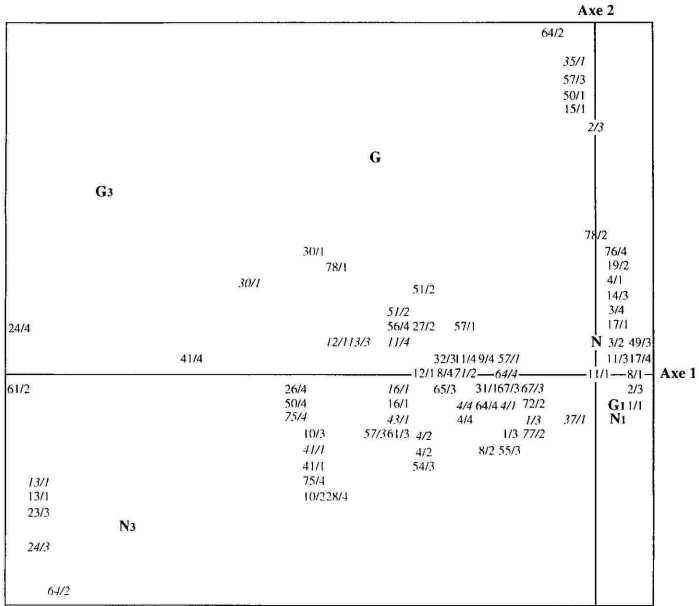


FIGURE 1. Cercle des corrélations de l'ACP réalisée sur les effectifs (N) et surfaces terrières (G) par classes de diamètre et par quadrats de 5×5 m. Les chiffres séparés par une barre verticale indiquent les numéros de ligne et de colonne des quadrats sur le transect de la Figure 3. Les quadrats projetés en individus supplémentaires sont indiqués en italique.

RESULTATS

TYPLOGIE DES ÉLÉMENTS DE LA MOSAÏQUE.—L'axe 1 de l'ACP a un pourcentage d'inertie projetée élevé (85,1%). Ce sont essentiellement les variables N_3 et G_3 qui contribuent à la dispersion sur cet axe (Fig. 1), tandis que les variables N et G participent surtout à la construction des axes 2 et 3 qui représentent respectivement 7,9 et 6,4 pour cent de l'inertie totale du nuage de points. La CAH effectuée, après l'ACP, sur les coordonnées factorielles des 312 quadrats, permet d'isoler neuf types ordonnés selon leur surface terrière croissante et dont les caractéristiques moyennes sont données au Tableau 1.

Cette typologie peut être interprétée par référence à la structure verticale de la forêt. Bien que la distinction de strates pose toujours des problèmes délicats dans une forêt hétérogène, il est commode de représenter la forêt dense humide comme composée de plusieurs niveaux ou ensembles structuraux (Pélissier 1995, Pascal & Pélissier 1996).

Ces strates, au nombre de trois ou quatre, sont usuellement définies sur la base des hauteurs (Roller *et al.* 1990) ou sur la base d'autres critères physiologiques, architecturaux ou structuraux (Hallé *et al.* 1978). Nous nous baserons ici sur les effectifs et surfaces terrières des classes de diamètre précédemment introduites. Lorsqu'on adopte cette représentation et si l'on suit le devenir d'une éco-unité à partir du stade immédiatement consécutif au chablis, on peut définir une séquence de stades de développement potentiels correspondant à la colonisation de la trouée, puis au "remplissage" progressif des différentes strates (Fig. 2). En se référant au Tableau 1, on observe que ces stades qualitatifs coïncident assez bien avec les types obtenus par l'ACP et la CAH.

En se basant sur la nature de la strate supérieure, les neuf types structuraux identifiés peuvent être groupés en quatre niveaux (Fig. 2): le premier niveau apparaît immédiatement après un chablis (type 0); le second correspond à la phase de colonisation (type 1); le troisième niveau regroupe les

