

Zeitschrift: Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
Band: 41 (1986)
Heft: 1

Artikel: Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental) : floraison, fructification et dispersion des espèces forestières
Autor: Stutz de Ortega, Liliane C.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879986>

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: 12.01.2026

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

Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental)

Floraison, fructification et dispersion des espèces forestières

LILIANE C. STUTZ DE ORTEGA

RÉSUMÉ

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. En français, résumés français et anglais.

Entre 1982 et 1985, de nombreuses observations de la floraison et de la fructification d'une centaine d'espèces d'arbres et d'arbustes furent recueillies. Ces observations sont présentées d'une manière descriptive dans cet article; elles ont, en outre, permis l'établissement d'un calendrier phénologique. Une analyse de la relation entre les périodes de floraison, de fructification et le type de diaspore est proposée. Le rapport entre ces données et le mode de dispersion adopté par chaque espèce est également discuté.

ABSTRACT

STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1986). Floristical study of various secondary states of the forests in Alto Parana (Eastern Paraguay). Flowering, fruiting and dispersal of forest species. *Candollea* 41: 121-144. In French, French and English abstracts.

Between 1982 and 1985 the flowering and fruiting of about hundred species of trees and shrubs were observed, the results of which are here recorded. In consequence a phenological calendar has been established. The author also analyzes the relations between, on one hand, flowering and fruiting periods, and on the other, seed and fruit types. For each species the mode of dispersal is also discussed.

Dans les forêts du Haut Parana, divers relevés botaniques furent réalisés avec l'intention de réunir des données pour l'étude de la dynamique forestière. Au cours de ces relevés, il est apparu plusieurs fois que les plantules d'arbres et d'arbustes de nombreuses espèces se rencontrent dans des proportions différentes selon la période de l'année. Une considération rapide du climat de la région permet d'envisager l'adoption par les végétaux d'un rythme annuel assez strict pour leur reproduction. En effet, située au sud du tropique du Capricorne, la région étudiée connaît dans l'année une amplitude photopériodique de plus de trois heures. De plus à cette latitude, les minima de certaines variables climatiques comme la température et la chute de pluie sont déjà des facteurs limitants pour la végétation.

Ces premières constatations nous ont amené à examiner la phénologie des espèces forestières peuplant cette région du massif paranéen. D'autre part, la question de la dispersion des diaspores des arbres entre dans l'approche de la dynamique de la forêt si bien qu'une analyse du mode de dissémination adopté par les espèces forestières les plus fréquentes s'avérait nécessaire.

Le cadre naturel

Localisation

Le département du Haut Parana est situé entre 54°30' et 56° de longitude ouest et 24°30' et 26°20' de latitude sud (selon la carte de l'Institut géographique militaire d'Asunción). La ville de Puerto Presidente Stroessner est localisée précisément à 54°47' ouest et 25°31' sud.

La topographie du Haut Parana est très égale. Le relief est celui d'une plaine aux ondulations douces et qui augmente légèrement d'altitude en s'éloignant vers l'ouest (GORHAM, 1973). L'altitude mesurée dans le Haut Parana fluctue entre 150 m et 300 m s.n.m.

Climat

Le Paraguay est un pays situé géographiquement au cœur d'un continent et entre deux systèmes climatiques importants sans toutefois présenter de barrière topographique permettant de freiner l'un de ces climats en favorisant l'autre. Aussi ouvert à la pénétration des vents froids du sud qu'à celle des vents chauds et humides du nord-est, le Paraguay connaît des conditions tantôt sub-tropicales froides, tantôt tropicales (FAO, 1964). Malgré ces fluctuations, ce pays est reconnu par certains pour avoir un climat continental sub-tropical (FAO, 1964), tandis que d'autres estiment qu'il s'agit d'un climat continental tropical (FARINA in GORHAM, 1973). Durant l'année, le rythme saisonnier est bien défini. Les mois d'hiver, juillet et août, bien qu'ayant des températures diurnes assez douces, sont nettement plus froids que les mois d'été. Ils sont aussi plus secs. Dans le Haut Parana, il n'est pas rare qu'il y ait quelques gelées en août. Les mois d'été, surtout entre janvier et mars, sont toujours très chauds. Ce sont les mois des lourdes chutes de pluie d'orage.

La région de Puerto Presidente Stroessner est située sur l'isotherme annuel de 22°C (GORHAM, 1973). Les mois les plus chauds sont décembre, janvier et février avec un maximum absolu de 39,5°C; les mois les plus froids sont juin, juillet et août avec un minimum absolu de -3°C (FARINA, 1970). BURGOS (1970) place cette région sur l'isotherme de janvier de 25°C et celui de juillet de 14°C indiquant ainsi une amplitude thermique annuelle de 11°C. L'isohyète annuel de cette région est de 1700 mm (GORHAM, 1973). FARINA (1970) indique 1485 mm de pluie par année pour une localité proche de Puerto Stroessner. Les données climatiques du tableau 1 montrent la présence au cours de l'année de deux périodes pluvieuses. La première se déroule entre avril et mai, parfois dès mars ou jusqu'en juin. Un de ces quatre mois est toujours le plus pluvieux de l'année. La seconde période pluvieuse a lieu au printemps entre octobre et novembre, parfois décembre. Quant au reste de l'année, le climat est relativement sec. En été, durant les mois de janvier, février et mars, les grosses pluies d'orages sont rapidement absorbées par le sol surchauffé et par la végétation soumise à la forte chaleur de cette saison. En hiver, durant les mois de juillet et août parfois dès juin, les chutes de pluie sont rares et de peu d'importance. Malgré cela, les basses températures de la saison hivernale permettent le maintien d'un taux d'humidité relative assez élevé.

La durée du jour est de 10 h 34', le 21 juin, et de 13 h 43', le 22 décembre; la différence maximale de photopériode est donc de 3 heures 11 minutes. L'insolation atteint la valeur de 64% du temps (FARINA, 1970). Les vents les plus fréquents sont ceux du nord-est, suivis en importance par les vent du sud et de l'est; les vents d'ouest soufflent rarement. Le vent du sud, apportant de l'air très froid, balaye fréquemment le territoire paraguayen en juillet et août, déclenchant parfois de fortes gelées nocturnes. La brume est occasionnelle dès le mois de mai jusqu'en décembre. La proximité du fleuve Parana ainsi que l'importance du massif forestier en sont les causes majeures. Selon les critères de THORNTHWAITE, le climat de la région de Puerto Stroessner serait méso-thermique humide avec déficience de pluie en hiver (FARINA, 1970; FARINA in GORHAM, 1973).

Végétation

La forêt du Haut Parana est de type dense humide semi-caducifoliée. Les strates arborescentes et arbustive sont composées d'une centaine d'espèces (STUTZ, 1983). Une terre/ferralitique rouge, caractéristique de la région paranéenne, constitue le substrat de cette forêt (GORHAM, 1973; STUTZ, 1983).

Tableau. 1. — Données climatiques pour la région de Puerto Presidente Stroessner (enregistrées à la station météorologique du C.F.A.P.).

		<i>Tempé- rature moyenne (°C)</i>	<i>Tempé- rature maximale (°C)</i>	<i>Tempé- rature minimale (°C)</i>	<i>Précipi- tation (mm)</i>	<i>Nombre de jours de pluie</i>	<i>Humidité relative (%)</i>
1981	janvier	—	—	—	—	—	—
	février	25.5	35.4	17.0	60.1	10	91.6
	mars	24.0	36.0	10.5	114.2	6	90.7
	avril	22.5	34.4	3.5	261.8	6	91.8
	mai	21.3	31.6	6.5	29.4	1	89.6
	juin	14.7	28.0	-3.0	115.9	9	93.4
	juillet	15.0	30.6	-4.0	0.0	0	86.1
	août	19.0	33.2	2.0	25.4	3	85.8
	septembre	20.0	35.6	2.2	121.4	4	88.7
	octobre	20.5	33.0	5.3	136.1	6	90.7
	novembre	23.5	34.4	7.0	208.4	8	89.7
	décembre	23.5	32.2	7.0	287.6	8	90.2
1982	janvier	25.5	36.2	7.5	48.5	2	86.0
	février	24.4	38.4	11.0	55.5	10	86.9
	mars	24.0	34.5	5.0	64.2	5	90.5
	avril	22.9	33.2	9.0	31.0	3	89.1
	mai	19.4	30.0	1.5	99.0	4	91.0
	juin	17.3	27.0	2.0	245.9	15	94.2
	juillet	19.0	29.4	2.0	196.0	6	91.4
	août	20.0	31.9	3.0	146.8	7	87.4
	septembre	20.7	33.2	5.9	91.8	6	90
	octobre	22.0	34.2	6.0	165.4	10	91.0
	novembre	—	—	—	—	—	—
	décembre	—	—	—	—	—	—
1983	janvier	26.2	36.0	18.0	60.0	10	80.0
	février	27.0	38.2	20.0	51.0	3	70.0
	mars	26.5	38.0	15.1	77.0	6	72.0
	avril	19.8	37.0	11.5	509.8	13	77.1
	mai	19.5	34.8	7.0	274.8	13	84.9
	juin	14.3	30.0	1.0	167.5	11	92.8
	juillet	17.0	28.0	2.0	166.5	11	94.1
	août	17.5	35.4	4.5	16.0	4	86.9
	septembre	17.0	32.0	2.5	135.8	8	91.7
	octobre	21.3	34.2	5.5	217.0	5	89.3
	novembre	22.2	34.6	9.0	248.0	6	88.4
	décembre	24.6	35.4	14.5	86.5	3	89.9
1984	janvier	26.8	35.6	19.4	228.0	16	76.0
	février	27.3	37.6	15.4	47.4	5	71.0
	mars	25.1	34.0	16.8	270.2	13	79.0
	avril	20.4	30.4	8.6	164.3	12	82.0
	mai	20.0	29.8	5.2	49.4	8	82.0
	juin	17.5	28.8	3.0	129.3	9	83.0
	juillet	17.8	29.0	3.6	72.6	8	78.0
	août	15.8	28.8	-1.0	170.5	11	78.0
	septembre	19.6	33.4	7.6	94.5	5	68.0
	octobre	25.0	35.8	14.8	90.7	5	70.0
	novembre	23.9	32.0	14.0	292.7	14	78.0
	décembre	25.1	32.5	17.1	132.6	5	75.2
1985	janvier	24.6	40.2	19.5	117.0	5	73.0
	février	22.6	39.7	19.5	205.1	11	86.6
	mars	24.2	30.3	18.5	115.5	7	72.8
	avril	20.8	28.4	16.3	169.0	7	78.6

Résultats

Prise des données

Les données de ce travail n'ont été recueillies que dans le département du Haut Parana. Le plus souvent dans les alentours de la colonie Presidente Stroessner. Un grand nombre de ces données fut récolté sur le domaine du Centre forestier de l'Alto Parana (C.F.A.P.) situé à 12 km à

l'ouest de Puerto Presidente Stroessner. Ce centre forestier est le fruit d'une collaboration et d'une aide technique et financière de la Coopération suisse au développement et de la FAO avec le Service forestier national paraguayen.

La superficie totale du C.F.A.P. est de 70 hectares dont plus de la moitié sont encore recouverts de forêt. Presque toutes les espèces arborescentes du Haut Parana y sont représentées. De nombreux arbres adultes bien développés ont été inventoriés et rendus accessibles dans le but de récolter leurs graines. En 1981, une réserve naturelle de 5 hectares fut délimitée à l'intérieur du C.F.A.P. Cette réserve, riche en espèces forestières, fut, en outre, aménagée de manière à accueillir des études biologiques et dendrométriques (STUTZ, 1983). D'autre part, le C.F.A.P. abrite une lagune naturelle maintenue par les eaux de pluie et dont les berges sont colonisées par des espèces arborescentes adaptées aux sols mal drainés.

La plus grande partie des observations de floraison et de fructification rapportées ici ont été réalisées durant trois périodes de quatre à cinq mois chacune, entre 1982 et 1985. Quelques observations relatives à la fructification et à la chute des graines sont tirées de notes personnelles de MM. Florencio Chavez et Benito Jaquet, techniciens forestiers du C.F.A.P. Quelques données complémentaires furent extraites d'un rapport dû à M. R. SIMEONE (1982) du Corps de la Paix des Etats-Unis.

Observations phénologiques

Ces observations sont présentées par famille et par ordre alphabétique. Elles sont regroupées à la figure 1.

ANACARDIACEAE

Dans cette famille, on reconnaît deux arbustes préférant les endroits humides au sol plus sableux. Leurs fleurs sont petites et jaune pâle. Les fruits sont des drupes pisiformes consommées par les oiseaux.

Lithraea molleoides (Vell. Conc.) Engl. (Chichita). Fleurit entre septembre et octobre (1983, 1984). Puis, en été, jusqu'à janvier, on observe ses fruits verdâtres virant au noir. **Schinus terebinthifolius** Raddi var. **pohlianus** Engl. (Molle i). Fleurit en mars 1983. Ses fruits, colorés de carmin, furent observés en août 1983 et de décembre 1984 à février 1985, probablement après une floraison printanière.

ANNONACEAE

Annona squamosa L. (Aratiku guasu). Cet arbre, fréquent en forêt a probablement été introduit (SPICHIGER & MASCHERPA, 1983), puis s'est naturalisé grâce à la dispersion de ses graines par certains frugivores. Il fleurit en septembre-octobre (1982, 1984). Ses fruits syncarpiques charnus, de couleur jaune lorsqu'ils sont mûrs furent observés en février et mars 1983, puis, encore verts, en décembre 1984 et en janvier 1985.

APOCYNACEAE

Aspidosperma australe Müll. Arg. (Kirandy). A fleuri en novembre 1984, présentant des petites corolles verdâtres, suivies, dès janvier, par des follicules apocarpiques ligneux et déhiscents, libérant dès août des petites graines ailées. Ces fruits peuvent demeurer sur l'arbre jusqu'à l'année suivante. **Aspidosperma polyneuron** Müll. Arg. (Peroba). Fleurit également au printemps. Ses fruits secs furent observés en février 1985. Généralement, les fruits sont récoltés en août, au moment où ils commencent à s'ouvrir (1982, 1983). **Peschiera australis** (Müll. Arg.) Miers (Sapiranguy). Cet arbuste, très fréquent en lisière, fut observé en fleur en novembre 1984. La floraison avait débuté en octobre. Il fleurit généralement de septembre à début décembre (1982, 1983). Succédant aux corolles blanches, ce sont des follicules apocarpiques verts qui apparaissent; ceux-ci s'ouvrent dès fin janvier découvrant des graines à arille de couleur rouge vif retenues sur le fruit par des funicules épais. Ces fruits ouverts, devenus jaunes, sont visibles ainsi jusqu'en juillet (mai-juin

1982; février-mars 1983; janvier-mars 1985). **Rauwolfia sellowii** Müll. Arg. (Kina de monte). Cet arbre fut observé au début de sa fructification en février 1985. Les fruits apocarpiques drupacés tombent en saison sèche (juillet 1984). Il fleurit en octobre (1983, 1984).

AQUIFOLIACEAE

En forêt, on reconnaît dans cette région deux arbres du genre *Ilex* aux fleurs blanches et dont les fruits, drupes à quatre pyrènes, de couleur rouge virant au noir, sont très consommés par les oiseaux.

Ilex brevicuspis Reissek fut observé en fleur de novembre 1984 à janvier 1985; la floraison avait débuté en octobre. Fructification dès décembre, les fruits mûrs furent remarqués en avril-mai 1985. **Ilex paraguariensis** A. St. Hil. (Ka'a, yerba maté). Des boutons floraux furent observés en août 1983. En 1984, cette espèce fleurit en octobre; les fruits étaient immatures à fin novembre, puis mûrs en mars-avril 1985. En 1981, les fruits furent récoltés en mars.

ARALIACEAE

Cette famille est présente dans la région étudiée par quatre espèces d'arbres. Cependant, les *Didymopanax morototoni* Dcne. et Planch. et *D. longepetiolatum* E. March. sont très rares et n'ont jamais été observés en fleur ou fruit.

Gilibertia cuneata E. March. (Ambay ra). Cet arbre a fleuri en août 1982. En 1983 et 1985, sa floraison fut observée de mai à juillet. Les fruits sont généralement mûrs en septembre-octobre (1982, 1983). **Pentapanax warmingianus** Harms (Para para y guasu). Deux arbres ont été remarqués couverts de fruits entre février et avril 1985. Les fruits furent aussi observés et récoltés en avril 1983; la floraison avait eu lieu en novembre-décembre. Les deux espèces ont des petits fruits drupacés consommés par les oiseaux.

BIGNONIACEAE

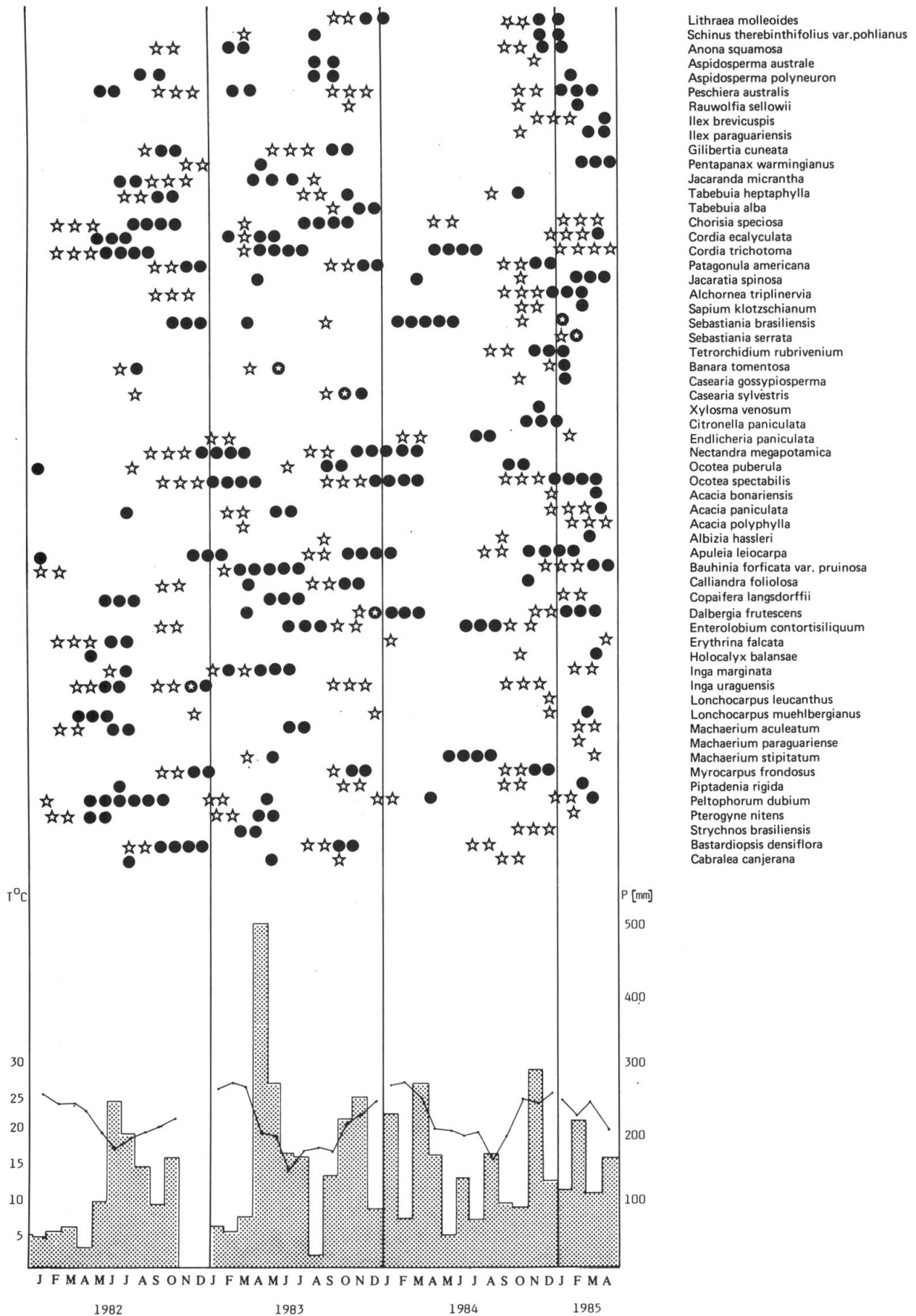
Les trois espèces arborescentes présentées ici ont une floraison remarquablement belle et spectaculaire. Les fleurs des *Tabebuia* recouvrent les branches des arbres avant que les feuilles n'apparaissent. Les fruits capsulaires libèrent une infinité de petites graines aux courtes ailes hyalines.

Jacaranda micrantha Cham. (Carobai). Cet arbre fleurit de mi-août jusqu'à novembre, parfois (1982). En 1983, il fleurit en août. Les fruits sont mûrs dès le mois de mars de l'année suivante. Les capsules libèrent les graines jusqu'en septembre (1982). **Tabebuia heptaphylla**¹ (Vell. Conc.) Toledo (Lapacho rosado, lapacho negro, taju). C'est une espèce de floraison hivernale. En 1982, ses fleurs roses furent observées dès fin juillet jusqu'à fin août. En 1983, elle fleurit en juillet-août et, en 1984, en août. Les fruits sont mûrs dès septembre (1982), mais le plus souvent, ils le sont en octobre (1981, 1983, 1984). Ils peuvent être récoltés jusqu'à fin novembre. Au-delà de cette date, il n'en reste plus sur les arbres. **Tabebuia alba** (Cham.) Sandw. (Lapacho amarillo, taju say ju) a fleuri en septembre 1983, ses fruits furent récoltés en novembre et décembre de la même année.

BOMBACACEAE

Chorisia speciosa A. St. Hil. (Samu u). Espèce de floraison estivale, cet arbre offre ses magnifiques corolles roses aux insectes et aux oiseaux butineurs de février à mai (février-mai 1982; mars 1983; avril-mai 1984; fin janvier-avril 1985). Les fruits apparaissent dès le mois d'avril (1983, 1985); ils mûrissent et s'ouvrent pour libérer, de juillet à octobre (1982, 1983), leurs petites graines enfouies dans de longues fibres légères (kapoc).

¹Suivant la recommandation de A. Gentry, nous adopterons dès maintenant ce nom pour l'espèce très connue sous le nom *Tabebuia ipe* C. Martius.



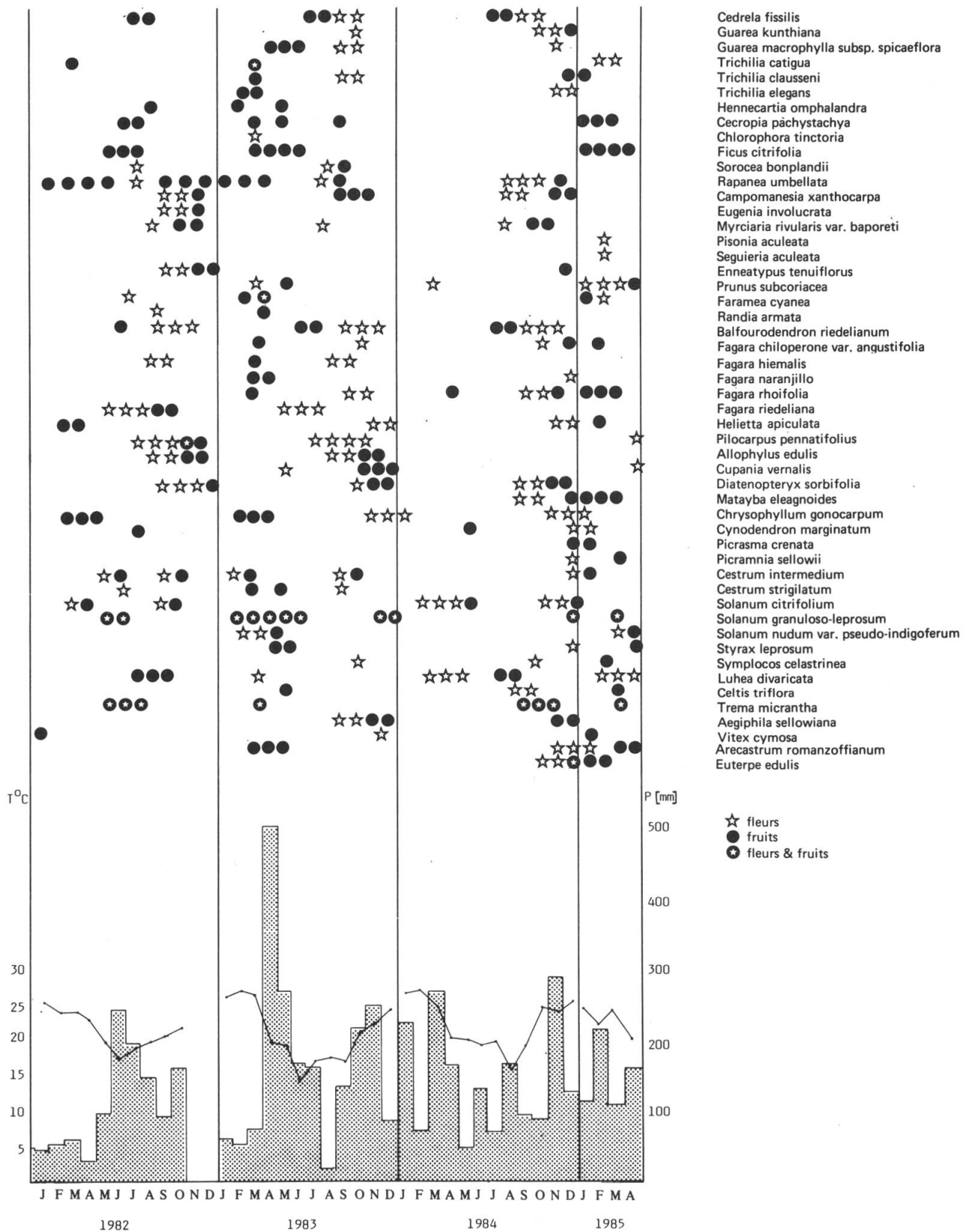


Fig. 1. — Observations de la floraison et de la fructification des espèces forestières.

BORAGINACEAE

Cordia ecalyculata Vell. Conc. (Colita). Cette espèce fleurit de décembre à mars (mars 1983; décembre 1984; janvier-février 1985). Aux fleurs blanc crème succèdent des baies rouges à pulpe très collante, visibles sur les arbres de février à juillet (mai-juillet 1982; février-mai 1983; mars 1985).

Cordia trichotoma (Vell. Conc.) Arrab. ex Steudel (Peterevy). La floraison de cet arbre est observée chaque année entre janvier et avril (février-avril 1982; mars 1983; fin janvier-avril 1985). Les abondantes fleurs blanches mûrissent sans perdre leur corolle, celle-ci sèche et persiste sur le fruit servant plus tard d'hélice à la petite drupe enfermée dans le calice. La fructification débute en avril et dure jusqu'en août (1982, 1983, 1984). **Patagonula americana** L. (Guajayvi). Il fleurit les mois de septembre et octobre (1982, 1983, 1984). Les fruits sont mûrs de novembre à décembre (mêmes années). Différant de l'espèce précédente, ce ne sont pas les pétales secs qui aident à l'aérodynamisme du fruit, mais les sépales membraneux.

CARICACEAE

Jacaratia spinosa (Aublet) DC. (Jakaratia, papaya de monte). Cette espèce fut observée lors du début de sa fructification soit, fin novembre-décembre (1984). La floraison avait eu lieu en octobre. Les fruits mûrs, de couleur jaune orangé, sont visibles sur les plantes de février à avril (avril 1983; mars 1984; février-avril 1985). Ces grosses baies attractives sont recherchées par tous les frugivores de la forêt.

EUPHORBIACEAE

Alchornea triplinervia (Spreng.) Müll. Arg. (Tapia guasu y). Cette espèce fleurit de septembre à novembre (1982, 1984). Les fruits capsulaires apparaissent dès fin novembre et persistent sur l'arbre jusqu'en février (1985). **Sapium klotzschianum** (Müll. Arg.) Huber (Kurupicay). La floraison de cette espèce fut observée en décembre (1984). Les capsules sont à maturité en février (1985). **Sebastiania brasiliensis** Sprengel (Yvyra kamby). Cet arbre fut observé en fleur en septembre 1983 et en octobre 1984, mais aussi en janvier 1985. Les capsules sont présentes dès fin octobre jusqu'à juin de l'année suivante (octobre-décembre 1982; mars 1983; février-juin 1984; janvier 1985). **Sebastiania serrata** (Baill.) Müll. Arg. (Ñuati arroyo). Cette espèce, essentiellement de lieux humides, fut observée en fleur en janvier et février 1985. Les petites capsules apparaissent dès janvier (1985). L'eau semble jouer un rôle important dans la dispersion des capsules des *Sebastiania*, la distribution de celles-ci au bord des ruisseaux nous invite à cette hypothèse. **Tetrorchidium rubrivenium** Poepp. & Endl. (Ombu ra). Cet arbre fleurit en août-septembre 1984; la chute des capsules mûres commence dès novembre et dure jusqu'à janvier (1985).

FLACOURTIACEAE

Banara tomentosa Clos (Mbavy ra) fut observé en fleur en juin 1982, en mars et mai 1983, puis en décembre 1984. Les fleurs jaune pâle font place rapidement à des baies de couleur orangée (juillet 1982; mai 1983; janvier 1985). **Casearia gossypiosperma** Briquet (Mbavy guasu). Cet arbre a fleuri en octobre 1984 et a fructifié dès janvier 1985; les capsules libèrent jusqu'en mars des graines enveloppées dans une arille laineuse. **Casearia sylvestris** Swartz (Burro ka'a). Les petites fleurs blanchâtres de cet arbuste furent observées en juillet 1982, puis en septembre-octobre 1983. Les capsules, rouges à maturité, furent observées en octobre et novembre de la même année. Les graines demeurent dans les loges ouvertes du fruit, où elles sont retenues par une arille rouge et collante. **Xylosma venosum** N. E. Brown (Espina de corona). Les petits fruits charnus rouges de cet arbre furent observés en décembre 1984.

ICACINACEAE

Citronella paniculata (Mart.) Howard (Ka'a ra). Cet arbre portait de novembre 1984 à fin janvier 1985 des drupes noires brillantes.

LAURACEAE

Les baies des *Lauraceae* sont consommées par de nombreux rongeurs et par les oiseaux au bec puissant comme les toucans.

Endlicheria paniculata (Spreng.) Macbride (Laurel aguacate, laurel moroti). Les fleurs jaune pâle de cette espèce furent observées de fin janvier à mars (février-mars 1983 et 1984; fin janvier-février 1985). Les fruits sont à maturité en juillet-août (1984). **Nectandra lanceolata** Nees (Laurel moroti). Des fruits immatures furent récoltés en décembre 1984. **Nectandra megapotamica** (Spreng.) Mez (Laurel hù). Cet arbre fleurit d'août à novembre (août-novembre 1982; août-septembre 1984). Les fruits apparaissent dès fin novembre; ce sont des baies noires, à maturité, retenues par le calice et le pedoncule rouges. La chute des fruits s'achève en mars. **Ocotea puberula** Nees (Laurel guaika). La floraison de cette espèce peut débuter très tôt dans l'année, dès juillet (1982), voire juin (1983) et durer jusqu'au printemps (octobre 1981). Les fruits sont mûrs en septembre-octobre (1983, 1984) et peuvent être récoltés jusqu'en janvier (1982). **Ocotea spectabilis** (Meissn.) Mez (Laurel say ju). La floraison de cet arbre est toujours observée au printemps de septembre à novembre, le plus souvent en octobre (1982, 1983, 1984). Les fruits à calice et pédoncule rouges mûrissent de décembre à mars.

LEGUMINOSAE

Les 22 espèces de *Leguminosae* pour lesquelles des observations ont été recueillies utilisent plusieurs modes de dispersion de leurs diaspores. L'anémochorie est choisie par la plupart des *Leguminosae* citées dans ce travail. Les *Acacia* spp., *Albizia hassleri*, *Copaifera langsdorffii*, *Erythrina falcata* et *Piptadenia rigida* ont des gousses déhiscentes, papyracées à coriaces, toujours assez légères pour être enlevées par le vent. Ces gousses demeurent, d'ailleurs, sur les plantes jusqu'à l'arrivée des vents violents d'hiver. Leurs graines, libérées par l'ouverture des gousses, ne peuvent que tomber au pied de la plante. Toutefois, l'adaptation au transport aérien est bien mieux affirmée chez les espèces à gousses indéhiscentes, membraneuses (*Dalbergia frutescens*, *Myrcarpus frondosus*) ou papyracées (*Apuleia leiocarpa*, *Lonchocarpus* spp., *Peltophorum dubium*), voire samaroides (*Machaerium* spp. et *Pterogyne nitens*). Quelques espèces ont des gousses charnues, à pulpe comestible attractive pour les frugivores (*Inga* spp. et *Enterolobium contortisiliquum*) ou même des baies (*Holocalyx balansae*).

Acacia bonariensis Gill. ex Hook. & Arn. (Jukeri moroti). Cet arbuste fut observé en fleur en décembre 1984. Ses fruits furent observés en mars 1985. **Acacia paniculata** Willd. (Jukeri i). Cet arbuste, abondant dans la région, fleurit en été dès décembre jusqu'en mars (février-mars 1983; décembre 1984; janvier-mars 1985). Aux fleurs jaune pâle, succèdent de nombreux fruits qui persistent sur la plante jusqu'en juillet (1982). **Acacia polyphylla** DC. (Jukeri guazu). Cet arbre commence à fleurir fin janvier (1985); ses fleurs persistent jusqu'en mars (1983, 1985). La fructification a lieu probablement dès mars. **Albizia hassleri** (Chodat) Burk. (Yvyra ju). Cet arbre fleurit au printemps (septembre 1983 et 1984); des fruits secs furent récoltés en mars 1985. **Apuleia leiocarpa** (Vog.) Macbr. (Yvyra pere). Cet arbre fleurit toujours en août-septembre (1983, 1984); les fruits tombent de novembre à février (décembre 1981-janvier 1982; novembre 1982-février 1983; janvier-février 1984; décembre 1984; janvier 1985). **Bauhinia forficata** Link var. **pruinosa** (Vog.) Hassler (Pata de buey). Les grandes fleurs blanches de cette espèce s'épanouissent de décembre à fin février (janvier-février 1982; février 1983; décembre 1984; janvier-février 1985). Les fruits apparaissent dès mars et persistent jusqu'en hiver (1982). **Calliandra foliolosa** Benth. (Niño azote). Ce petit arbre fleurit au printemps (août-septembre 1983; septembre-octobre 1982), mais un exemplaire fut observé en fleur en mars 1985. Les fleurs roses et blanches sont suivies par des gousses velues persistant jusqu'en mars (mars 1983 et octobre-novembre 1983; novembre 1984). **Copaifera langsdorffii** Desf. (Kupay). Cet arbre fut observé portant des boutons floraux en novembre 1984, puis en fleur de janvier à fin février 1985. Les petits fruits apparurent en mars. La récolte de ces fruits mûrs a lieu de mai à juillet (1982, 1983). **Dalbergia frutescens** Britton (Ysyro copy). Les fleurs jaune pâle de cet arbuste s'épanouissent en novembre et décembre (1983, 1984). Les fruits arrivent à maturité à fin mars, puis tombent rapidement (mars 1983; décembre 1983-mars 1984; décembre 1984-mars 1985). **Enterolobium contortisiliquum** (Vell. Conc.) Morong (Timbo). Cet arbre fleurit

dès mi-septembre jusqu'en novembre (1982, 1983, 1984); les fruits arrivent à maturité entre juin et août. **Erythrina falcata** Benth. (Ceibo). Cet arbre fleurit de janvier à avril (février-avril 1982; janvier 1984; avril 1985). Ses grandes corolles rouges font place aux fruits jusqu'en hiver. **Holocalyx balansae** M. Micheli (Yvyra pepe). Cet arbre fleurit en octobre (1984); ses fruits jaunes furent observés en avril 1982 et en mars 1985. **Inga marginata** Willd. (Inga i). Cet arbuste fut observé en fleur en mai 1982, janvier et mars 1983, février et mars 1985. Des fruits mûrs peuvent être récoltés de mars à juin. **Inga uragiensis** Hook. & Arn. (Inga guazu). La floraison de cette espèce fut souvent observée deux fois par année soit, au printemps, de septembre à novembre (1982, 1983, 1984) et en automne, en mars-avril (1982, 1985). Les fruits sont mûrs en novembre-décembre (1982) et en mai-juin (1982). **Lonchocarpus leucanthus** Burk. (Yvyra ita). Les petites corolles blanches de cet arbre furent observées en décembre 1984. **Lonchocarpus muehlbergianus** Hassler (Ka'a vusu). La floraison de cette espèce dure de mi-novembre à fin décembre (1982, décembre 1983; décembre 1984). Les fleurs, de corolle blanche et de calice violet, sont suivies par des fruits plats; ceux-ci sont mûrs en mars (1982, 1984) et persistent sur l'arbre jusqu'en juin (1982). **Machaerium aculeatum** Raddi (Jukeri vusu guazu). Cet arbre fleurit en février-mars (1982, 1985). Contrairement aux floraisons des deux autres espèces du genre *Machaerium*, celle-ci est très remarquable: l'arbre apparaissant couronné de fleurs lavande. Les fruits sont mûrs en juin-juillet (1982, 1983). **Machaerium paraguariense** Hassler (Ysapy y pyta). Cet arbre fut observé en fleur en février 1985; ses fleurs jaune verdâtre sont peu visibles, mais extrêmement parfumées. **Machaerium stipitatum** Vogel (Ysapy y moroti). Cette espèce fleurit en mars (1983, 1985). Les fleurs sont verdâtres et passent très inaperçues. Les fruits mûrissent de mai à août (mai 1983; mai-août 1984). **Myrocarpus frondosus** Allemão (Incienso, yvyra pajé). Cet arbre a une floraison régulièrement printanière (septembre-octobre 1982; septembre 1983; septembre-octobre 1984). Les petites fleurs jaunes recouvrent densément l'arbre avant l'apparition des nouvelles feuilles. Les fruits mûrissent rapidement et demeurent sur l'arbre jusqu'en décembre (1982, 1983, 1984). **Piptadenia rigida** Benth. (Kurupay ra). La floraison de cette espèce a lieu de septembre à novembre (octobre-novembre 1983; septembre-octobre 1984). Les fruits sont mûrs et s'ouvrent dès février, puis demeurent sur la plante jusqu'en juin (1982). **Peltophorum dubium** (Spreng.) Taubert (Yvyra pyta). La floraison, particulièrement belle de cet arbre, a lieu dès mi-décembre et dure jusqu'à fin janvier (1982, 1983, 1984-85). Les corolles jaunes sont progressivement remplacées par des gousses devenant rousses à maturité et restant sur l'arbre jusqu'à novembre (avril-novembre 1982; mai 1983; avril 1984; mars 1985). **Pterogyne nitens** Tul. (Yvyra ro). Cet arbre fleurit de janvier à mars (mi-janvier-mi-mars 1982; janvier-février 1983; février 1985). Les fruits sont mûrs en avril-mai et restent sur l'arbre jusqu'en hiver (1982, 1983).

LOGANIACEAE

Strychnos brasiliensis (Spreng.) Mart. (Ñuati curusu). Les petites fleurs blanches de cet arbre apparaissent en octobre-décembre (1984). Les baies orangées qui leur succèdent sont mûres en mars-avril (1983; 1985).

MALVACEAE

Bastardiopsis densiflora (Hook. & Arn.) Hassler (Loro blanco). Cet arbre a une floraison typiquement hivernale; ses grands panicules de fleurs jaunes s'épanouissent en juillet-août (1982, 1983, 1984). Les fruits capsulaires sont mûrs en septembre-octobre (1983) jusqu'en décembre (1982).

MELIACEAE

Cabralea canjerana (Vell. Conc.) Mart. subsp. **canjerana** (Cancharana). Cette espèce fleurit au printemps (octobre 1983; septembre-octobre 1984). Les capsules se développent ensuite devenant de couleur rouge (juillet 1982; mai 1983). Ces capsules s'ouvrent pour libérer des graines orangées jusqu'en août. **Cedrela fissilis** Vell. Conc. (Cedro, ygary). Cet arbre fleurit en septembre-octobre (1983, 1984). Les capsules sont mûres seulement en juillet-août de l'année suivante (1982, 1983, 1984), périodes à laquelle, elles s'ouvrent pour libérer des petites graines ailées. **Guarea kun-**

thiana A. Juss. (Mborevi rembiu). Les fleurs rosées de cette espèce furent observées en octobre-novembre 1984. Les fruits arrivent à maturité dès l'été, et d'énormes quantités de capsules ouvertes sont visibles, jonchant le sol sous les plantes-mères, en décembre (1984). **Guarea macrophylla** Vahl subsp. **spicaeflora** (A. Juss.) Pennington (Cedrillo). Cet arbuste fleurit de septembre à novembre (septembre-octobre 1983; novembre 1984). Des fruits immatures furent récoltés en janvier 1985; ces capsules sont mûres en avril-juin (1983). Ces deux espèces de *Guarea* ont des graines recouvertes d'un tégument orangé les signalant bien à certains animaux consommateurs. **Trichilia catigua** A. Juss. (Katigua pyta). Les fleurs jaune pâle de cette espèce furent observées en février-mars (mars 1983; février-mars 1985). Les capsules sont mûres en mars (1982, 1983). **Trichilia clauseni** C. DC. (Katigua guasu). Cet arbre fleurit en septembre-octobre (1983); les capsules sont mûres en mars (mars 1983; décembre 1984; janvier 1985). **Trichilia elegans** A. Juss. subsp. **elegans** (Katigua i). Les fleurs jaune pâle de cette espèce furent observées en fin novembre et décembre 1984; les fruits sont mûrs en février-mars (1983).

MONIMIACEAE

Hennecartia omphalandra Poisson (Yvyra carai). Cet arbuste ne fut observé qu'avec des fruits mûrs (août 1982; février et mai 1983). La capsule ouverte retient une graine noire brillante.

MORACEAE

Cecropia pachystachya Trécul (Ambay i). Les inflorescences blanchâtres de ce petit arbre furent observées à peu près toute l'année. A maturité, les infrutescences sont épaisses, remplies de pulpe comestible (juin-juillet 1982; mars, mai et septembre 1983; janvier-mars 1985). **Chlorophora tinctoria** (L.) Gaudich. (Tatajyva). Des inflorescences immatures furent observées en novembre et décembre 1984; fleurie, cette espèce avait été observée en mars 1983. **Ficus citrifolia** P. Miller (Guapoy). Sur les trois années d'observation, le même arbre a été vu porteur de fruits de janvier à juillet (mai-juillet 1982; mars-juin 1983; janvier-mai 1985). **Sorocea bonplandii** (Baill.) Burger, Lanj. et Boer (Nandypa i). Les fleurs rosées de ce petit arbre furent observées en juillet 1982. En 1983, il fleurit en août et fructifia en septembre.

MYRSINACEAE

Rapanea umbellata (Mart.) Mez (Canelon pyta). Cet arbre fleurit en hiver jusqu'au printemps (juillet 1982; août 1983; août-octobre 1984). Les petites drupes noires furent observées en décembre 1984. On peut les récolter de septembre à avril (1981-82, 1982-83).

MYRTACEAE

Campomanesia xanthocarpa Berg var. **xanthocarpa** (Guavyra pyta). Cet arbre fleurit d'août à octobre (septembre-octobre 1982; août-septembre 1984). Les fleurs blanches passées, les fruits se développent de octobre à décembre (novembre 1982; septembre-novembre 1983; novembre-décembre 1984). Ces baies de couleur jaune intense sont consommées par tous les frugivores. **Eugenia involucrata** DC. (Arraigan). Cet arbre fleurit en septembre-octobre (1982). Les baies rouge vineux arrivent à maturité en novembre (1982). **Myrciaria rivularis** Cambess. var. **baporeti** (Legr.) Legr. (Yva poroity). La floraison de cet arbre est observée régulièrement en août (1982, 1983, 1984). Les fruits sont mûrs dès octobre jusqu'à fin novembre (1982, 1984).

NYCTAGINACEAE

Pisonia aculeata L. (Jagua pinda). Cet arbuste fréquent dans les formations secondaires fut observé en fleur en février 1985.

PHYTOLACACEAE

Seguieria aculeata Jacq. (Joyvi). Les fleurs blanches de cet arbuste furent observées en février 1985.

POLYGONACEAE

Enneatypus tenuiflorus Roberty & Vautier (Yvyra piu guazu). Cette espèce fleurit en septembre-octobre (1982) et les petites nucules ailées tombent jusqu'à fin décembre (1982, 1984).

ROSACEAE

Prunus subcoriacea (Chod. & Hassler) Koehne (Yva ro). Cet arbre fleurit en été dès janvier jusqu'en mars (mars 1983; mars 1984; janvier-mars 1985). Les drupes apparaissent en mars, mais ne sont mûres qu'en mai (1983, 1985).

RUBIACEAE

Faramea cyanea Müll. Arg. (Mborevi ka'a). Les fleurs bleu vif de cet arbuste furent observées en février 1985, mars 1983 et juillet 1982; les baies noires, en janvier 1985 et en février-mars 1983. **Randia armata** (Sw.) DC. (Ñuati curusu). Cet arbuste fut observé portant des fruits verts en mars 1983. Il fleurit habituellement au printemps (septembre 1979 et 1982).

RUTACEAE

Balfourodendron riedelianum (Engl.) Engl. (Guatambu, yvyra ñeti). Cet arbre fleurit régulièrement entre septembre et novembre (1982, 1983, 1984). Les fruits commencent à tomber des arbres dès juin jusqu'en août (juin 1982; juin-juillet 1983; juillet-août 1984). **Fagara chiloperone** Engl. var. **angustifolia** (Engl.) Engl. (Tembetary jhovi). La floraison est printanière (octobre 1983 et 1984). Les fruits furent observés en mars 1983, en décembre 1984 et en février 1985. **Fagara hiemalis** (A. St. Hil.) Engl. (Curatura). Cet arbre fleurit en août-septembre (1982, 1983). Ses fruits furent observés en mars 1983. **Fagara naranjillo** (Griseb.) Engl. (Tembetary moroti). Les fleurs jaunes de cet arbre furent observées en décembre 1984; les fruits étaient encore verts en février 1985. Ils sont généralement mûrs en automne (mars-avril 1983). **Fagara rhoifolia** (Lam.) Engl. (Tembetary mi). Cet arbuste fleurit en septembre-octobre (1983, 1984). Ses fruits furent observés en été (mars 1983; avril 1984; novembre 1984; janvier-mars 1985). **Fagara riedeliana** Engl. (Tembetary say ju). Cette espèce fleurit entre mai et juillet (1982, 1983) et fructifie en août-septembre (1982). Tous les *Fagara* mentionnés ci-dessus ont des fleurs jaune pâle et des fruits capsulaires apocarpiques s'ouvrant sur des graines noires brillantes. **Helietta apiculata**¹ Benth. (Yvyra ovi). Cette espèce fleurit en novembre-décembre (1983, 1984). Les petites samares sont mûres entre février et mi-avril (février-avril 1982; février 1985). **Pilocarpus pennatifolius** Lem. (Yvyra tai). Cet arbuste fut observé en fleur de juillet à octobre 1982 et 1983 et en avril 1985. Ses fruits furent remarqués de octobre à novembre 1982.

SAPINDACEAE

Allophylus edulis Radlk. (Koku). Cet arbre fleurit de août à fin septembre (1982, 1983). A ses petites fleurs blanches, succèdent des drupes jaunes mûres en octobre-novembre (1982, 1983). **Cupania vernalis** Cambess. (Jaguaratay pyta). Cet arbre présente une floraison automnale. Ses fleurs jaune pâle furent observées en avril 1985 et mai 1983. Les capsules sont mûres en octobre-décembre. **Diatenopteryx sorbifolia** Radlk. (Yvyra piu). Cet arbre fleurit entre septembre et novembre (septembre-novembre 1982; octobre 1983; septembre-octobre 1984). Après les petites fleurs blanches, apparaissent des samares, mûres en novembre-décembre (1982, 1983, 1984). **Matayba eleagnoides** Radlk. (Jaguaratay moroti). Cet arbre fleurit en septembre-octobre (1984). Les capsules sont mûres en décembre-janvier et peuvent être rencontrées sur la plante jusqu'en mars (1985).

¹Durant la révision des Rutaceae de la flore du Paraguay, il est apparu que ce nom revient à l'arbre très connu comme *Helietta longifoliata* Britton.

SAPOTACEAE

Chrysophyllum gonocarpum (Mart. & Eichler) Engl. (Aguai). Cet arbre qui peut fleurir de novembre à janvier (1983, 1984), se couvre ensuite de fruits de couleur jaune, mûrs dès février jusqu'en mars (1982, 1983). **Cynodendron marginatum** (Hook. & Arn.) Baehni (Pykasu rembiu). Les nombreuses petites fleurs blanches au parfum de vanille de cet arbre s'épanouissent dès fin décembre jusqu'à fin janvier (1984-85). Les fruits arrivent à maturité dès mai (1984) et peuvent être récoltés jusqu'à fin juillet (1982).

SIMARUBACEAE

Picrasma crenata (Vell. Conc.) Engl. (Pire ro). Seule la fructification de cette espèce fut observée; celle-ci se déroule en décembre-janvier (1984-85). **Picramnia sellowii** Planch. Pour cet arbuste, les observations faites durant l'été 84-85 furent les suivantes: fleurs immatures en fin novembre, fleurs épanouies dès mi-décembre, fruits immatures en fin janvier, fruits mûrs dès mars.

SOLANACEAE

Les petits arbres et les arbustes de cette famille semblent fleurir indifféremment du printemps jusqu'au début de l'hiver. Les fruits sont des baies; tous sont consommés par les oiseaux.

Cestrum intermedium Sendtner (Dama de noche). Les fleurs jaune verdâtre furent observées en mai et septembre 1982, février et septembre 1983, décembre 1984. Les baies, noires à maturité, mûrissent et tombent rapidement. **Cestrum strigilatum** Ruiz Lopez & Pavon (Tintara). Les fleurs jaunâtres de cet arbustes furent observées en juin 1982 et en septembre 1983. Les fruits noirs le furent en mars et mai 1983. **Solanum citrifolium** Willd. (Ka'a ne). Les fleurs blanches de cet arbuste malodorant furent observées en mars et septembre 1983, puis en février-avril et octobre-novembre 1984. Il y a des fruits toute l'année sur les plantes. **Solanum granuloso-leprosum** Dunal (Fumo bravo, hui moneha). Ce petit arbre très abondant dans la région porte en permanence des fleurs mauves et des fruits vert pâle (mai-juin 1982; février-juin et novembre-décembre 1983; décembre 1984; mars 1985). **Solanum nudum** Kunth var. **pseudo-indigoferum** Hassler (Mboy rembiu). Cet arbuste fut observé avec une profusion de fleurs blanches en février-mars 1983 et en mars 1985. Les fleurs sont immédiatement suivies par des fruits vert foncé.

STYRACACEAE

Styrax leprosum Hook. & Arn. (Kaati). Cet arbre fleurit en décembre 1984; ses fleurs blanches furent suivies tardivement par des fruits mûrs en avril-mai (1983, 1985).

SYMPLOCACEAE

Symplocos celastrinea Mart. (Kaa chiri). Cet arbuste portait des fruits mûrs en février 1985. Sa floraison a lieu généralement au printemps (octobre 1983 et 1984).

TILIACEAE

Luhea divaricata Mart. (Kaa oveti). Cet arbre fleurit dès fin février jusqu'en avril (mars 1983; février-avril 1984 et 1985). Ses fleurs roses et parfumées sont suivies par des capsules mûres en hiver (juillet-septembre 1982 et 1984).

ULMACEAE

Celtis triflora (Klotzsch) Miq. (Tala). Cet arbuste fleurit en août-septembre (1984). Les fruits sont mûrs dès mars jusqu'à mai (mars 1985; mai 1983). **Trema micrantha** Decsne. (Kurundiy). Cet arbuste abondant dans les formations secondaires fleurit et fructifie de septembre à juillet. Les fleurs sont jaunes et les baies mûres orangées (mai-juillet 1982) mars 1983; novembre 1984; mars 1985).

VERBENACEAE

Aegiphila sellowiana Cham. Cette espèce fleurit en septembre-octobre (1979, 1983). Les fruits orangés apparaissent en novembre-décembre (1983, 1984); ils sont mûrs en mars-mai (1983, 1985).
Vitex cymosa Bert. ex Sprengel (Taruma). Cet arbre fleurit en novembre 1983, ses fruits noirs furent observés en janvier 1982 et 1985.

PALMAE

Arecastrum romanzoffianum var. **australe** (C. Martius) Beccari (Pindo). Fleurit durant une longue période allant de septembre à mars, quoique la plupart des plantes soient fleuries seulement entre novembre et janvier (1984-85). Les fruits sont mûrs et commencent à tomber dès mars (1983, 1985).

Euterpe edulis Mart. (Palmito). Fleurit de octobre à décembre et fructifie de décembre à février (1984, 1985).

Rythmicité de la reproduction

Nos observations montrent que les arbres et les arbustes fleurissent et fructifient généralement une fois par année. Seules quelques espèces présentent un comportement phénologique différent, soit en fleurissant plusieurs fois au cours de l'année à quelques mois voire quelques semaines d'intervalle, soit en formant des fleurs et des fruits tout au long de l'année. Ces deux groupes sont donc composés d'espèces arythmiques. Toutefois, ce sont seulement les espèces du dernier groupe qui s'avèrent indifférentes aux variations climatiques saisonnières; même l'hiver, leur activité reproductrice ne connaît qu'un faible ralentissement. En revanche, quoique non rythmique, la floraison de l'*Inga marginata* et de la *Banara tomentosa* fut toujours observée à la suite de fortes chutes de pluie, elles-mêmes succédant à une période sèche. L'*Inga uragüensis* fleurit et fructifie régulièrement deux fois par an. Enfin, il ne semble pas y avoir parmi les espèces observées d'arbres à floraison bisannuelle.

Calendrier des floraisons et fructifications

Les données du tableau 1 nous montrent une rythmicité climatique annuelle très claire. Cependant, la nature sub-tropicale du climat et les facteurs évoqués plus haut agissent ensemble de telle manière que les saisons ressenties dans le Haut Parana ne correspondent pas aux quatre périodes annuelles délimitées par les moments cosmiques, solstices et équinoxes. D'autre part, parler de saison sèche dans le Haut Parana nous paraît un peu exagéré. Certes, quelques mois sont régulièrement beaucoup plus secs que les autres, mais il ne semble jamais y avoir de saison sèche éprouvée comme telle dans cette partie du pays. C'est pourquoi, à l'instar des anciens Egyptiens qui divisaient l'année en trois saisons, nous proposons d'en distinguer cinq pour cette région paranéenne. Ces saisons sont définies comme suit:

- un **printemps** humide, avec des températures moyennes encore assez fraîches, de septembre mi-novembre;
- un **pré-été** humide, avec des températures plus élevées, de mi-novembre à mi-janvier;
- un **été** très chaud et sec, de mi-janvier à mars;
- un **automne** humide, connaissant des températures fraîches, d'avril à juin;
- un **hiver** froid et sec, de juillet à août.

En suivant le calendrier proposé, nous avons groupé les espèces selon leurs périodes de floraison et de fructification (tableau 2).

Relation entre la saison de floraison et la saison de fructification

Le tableau 3 indique que, en règle générale, la maturité des fruits est atteinte pendant les deux saisons suivant la floraison. Nous observons un grand nombre d'arbres portant des fruits mûrs durant l'été et l'automne; ces arbres appartiennent en majorité aux espèces qui fleurissent au prin-

temps. Quelques espèces, toutefois, nécessitent plus de deux saisons voire une année pour que leurs fruits atteignent leur pleine maturité, ceci est le cas des *Cedrela fissilis*, *Cabralea canjerana* et *Jacaranda micrantha*, par exemple (voir tableau 2).

Relation entre la saison de fructification et le type de fruit

L'examen des tableaux 2 et 3 nous a conduit à nous poser la question de la relation entre le mode de dispersion des diaspores et la période de maturité des fruits. En effet, nous remarquons que les espèces dont les fruits arrivent à maturité durant les deux mois d'hiver, sont tributaires du vent pour le transport de leurs diaspores. Ces espèces produisent soit des graines ailées, soit des fruits samaroides. De manière à approfondir cette question, nous indiquons au tableau 4, pour chaque espèce observée, son type de diaspore et le mode de dispersion probable de celle-ci. Une synthèse entre les tableaux 3 et 4 nous permet d'examiner alors la relation entre la période de fructification et le type de diaspore (tableau 5). D'autre part, la connaissance du terrain de notre collaborateur paraguayen M. Enrique Ortega et les informations récoltées auprès de M. Carlo Dlouy, zoologue, nous permettent de suggérer un rôle probable de dispersion par certains animaux consommateurs des fruits et des graines (tableau 4).

Dispersion des diaspores

Deux groupes de frugivores ont pu être distingués. Les oiseaux (perroquets, toucans, pigeons et passereaux) et les chauves-souris constituent le premier groupe. Ces animaux se nourrissent directement sur les plantes. Le second groupe est celui des mammifères terrestres ou arboricoles comme les agoutis, singes, tatous, coatis, souris, renards, tapirs, chevreuils et sangliers, et parfois, l'homme.

Il est connu que la dispersion de nombreuses espèces végétales est réalisée par l'ingestion des fruits par les animaux qui restituent plus loin les graines non altérées par la digestion (SMYTHE, 1970). Ce mode de dispersion doit probablement être largement utilisé par les espèces forestières citées dans ce travail. En effet, la grande majorité d'entre elles produisent des fruits, baies ou drupes, petits et vivement colorés, très attractifs pour les oiseaux. Certaines espèces offrent aux oiseaux des fruits à pulpe abondante et douce dans laquelle sont immergées de très petites graines (*Cecropia pachystachya*). BAUD (communication personnelle) a observé que les chauves-souris frugivores habitant la région pillent les fruits mûrs des *Ficus*.

L'eau doit jouer un rôle de vecteur pour la dissémination de quelques espèces. Les *Sebastiania*, par exemple, dont les petites capsules ouvertes peuvent flotter, sont fréquentes au bord des ruisseaux. Le courant peut être responsable de la distribution des graines le long des berges.

Certaines espèces jouissent d'un dispositif autonome. Ceci est le cas des *Bauhinia forficata* et des *Calliandra foliolosa* dont la déhiscence élastique des gousses projette les graines à quelque distance de la plante-mère. Enfin, la simple pesanteur est un moyen de dissémination offert à toutes les espèces. La chute des fruits ou des graines entraînent quelquefois la formation de petites populations de plantules au pied de la plante-mère (Lauraceae).

Les espèces anémochores nécessitent pour que leur dissémination soit efficace une association entre la gravité et le vent quoique ce dernier soit irrégulièrement présent le long de l'année. Nous notons que les espèces anémochores sont fréquentes parmi les arbres du Haut Parana. La grande quantité d'arbres anémochores présents dans la flore du Paraguay fut déjà remarquée par BERNARDI (1983) qui n'hésite pas à y voir le fruit d'une influence écosystémique.

Discussion des résultats

La majorité des espèces examinées dans ce travail présente une activité reproductrice se manifestant régulièrement chaque année lors d'une seule floraison et fructification. Une floraison périodique régulière avait déjà été observée dans les forêts de plusieurs régions inter-tropicales (RICHARDS, 1952; HOLTUM, 1953; MEDWAY, 1972; FRANKIE & al., 1974b; ALENCAR & al., 1979). Une demi-douzaine d'espèces, seulement, ne montre pas de rythmicité dans la reproduction et fleurissent puis fructifient indifféremment durant l'année, ce sont toutes des espèces arbustives.

Tableau 2. — Groupement des espèces selon les saisons de leur floraison/fructification (il n'a pas été tenu compte des espèces arhythmiques ni de celles pour lesquelles les observations sont uniques).

Floraison**printemps**

Annona squamosa
Aspidosperma polyneuron
Peschiera australis
Ilex paraguariensis
Tabebuia alba
Patagonula americana
Jacaratia spinosa
Alchornea triplinervia
Sebastiania brasiliensis
Casearia sylvestris
Nectandra megapotamica
Ocotea spectabilis
Albizia hassleri
Apuleia leiocarpa
Calliandra foliolosa
Enterolobium contortisiliquum
Holocalyx balansae
Inga uragüensis
Myrocarpus frondosus
Piptadenia rigida
Strychnos brasiliensis
Cabrera canjerana
Cedrela fissilis
Guarea kunthiana
Guarea macrophylla subsp. *spicaeflora*
Trichilia clauseni
Rapanea umbellata
Campomanesia xanthocarpa
Enneatypus tenuiflorus
Balfourodendron riedelianum
Fagara chiloperone var. *angustifolia*
Fagara hiemalis
Fagara rhoifolia
Allophylus edulis
Diatenopteryx sorbifolia
Matayba eleagnoides
Symplocos celastrina
Celtis triflora
Aegiphila sellowiana
Vitex cymosa
Arecastrum romanzoffianum
Euterpe edulis

pré-été

Bauhinia forficata var. *pruinosa*
Copaifera langsdorffii
Dalbergia frutescens
Lonchocarpus leucanthus
Lonchocarpus muehlbergianus
Pentapanax warmingianus
Peltophorum dubium
Trichilia elegans
Fagara naranjillo
Helietta apiculata
Chrysophyllum gonocarpum
Cynodendron marginatum
Styrax leprosum
Arecastrum romanzoffianum

Fructification**printemps**

Gilibertia cuneata
Tabebuia heptaphylla
Casearia sylvestris
Ocotea puberula
Bastardiopsis densiflora
Sorocea bonplandii
Rapanea umbellata
Myrciaria rivularis var. *baporeti*
Fagara riedeliana
Allophylus edulis
Cupania vernalis

pré-été

Tabebuia alba
Patagonula americana
Alchornea triplinervia
Sebastiania brasiliensis
Calliandra foliolosa
Inga uragüensis
Myrocarpus frondosus
Guarea kunthiana
Rapanea umbellata
Campomanesia xanthocarpa
Enneatypus tenuiflorus
Diatenopteryx sorbifolia
Matayba eleagnoides
Vitex cymosa

été

Chorisia speciosa
Cordia ecalyculata
Cordia trichotoma
Endlicheria paniculata
Acacia paniculata
Acacia polyphylla
Bauhinia forficata var. *pruinosa*
Erythrina falcata
Machaerium aculeatum
Machaerium paraguayense
Machaerium stipitatum
Pterogyne nitens
Trichilia catigua
Prunus subcoriacea
Luhea divaricata
Arecastrum romanzoffianum

automne

Inga uragüensis
Fagara riedeliana
Cupania vernalis

hiver

Gilibertia cuneata
Jacaranda micrantha
Tabebuia heptaphylla
Casearia sylvestris
Ocotea puberula
Apuleia leiocarpa
Bastardiopsis densiflora
Sorocea bonplandii
Rapanea umbellata
Myrciaria rivularis var. *baporeti*
Fagara hiemalis
Allophylus edulis

été

Annona squamose
Peschiera australis
Ilex paraguariensis
Pentapanax warmingianus
Jacaratia spinosa
Sebastiania brasiliensis
Nectandra megapotamica
Ocotea spectabilis
Albizia hassleri
Calliandra foliolosa
Dalbergia frutescens
Holocalyx balansae
Piptadenia rigida
Strychnos brasiliensis
Guarea kunthianaa
Trichilia catigua
Trichilia clauseni
Trichilia elegans
Ficus citrifolia
Rapanea umbellata
Fagara chiloperone var. *angustifolia*
Fagara hiemalis
Fagara rhoifolia
Helietta apiculata
Chrysophyllum gonocarpum
Symplocos celastrinea
Celtis triflora
Aegiphila sellowiana
Arecastrum romanzoffianum
Euterpe edulis

automne

Peschiera australis
Jacaranda micrantha
Cordia ecalyculata
Cordia trichotoma
Sebastiania brasiliensis
Acacia paniculata
Bauhinia forficata var. *pruinosa*
Copaifera langsdorffii
Inga uragüensis
Lonchocarpus muehlbergianus
Machaerium aculeatum
Machaerium stipitatum
Piptadenia rigida
Peltophorum dubium
Pterogyne nitens
Cabralea canjerana
Guarea macrophylla subsp. *spicaeflora*
Ficus citrifolia
Prunus subcoriacea
Balfourodendron riedelianum
Fagara naranjillo
Cynodendron marginatum
Styrax leprosum
Celtis triflora
Aegiphila sellowiana
Arecastrum romanzoffianum

hiver

Aspidosperma polyneuron
Jacaranda micrantha
Chorisia speciosa
Cordia trichotoma
Endlicheria paniculata
Enterolobium contortisiliquum
Machaerium stipitatum
Peltophorum dubium
Cabralea canjerana
Cedrela fissilis
Balfourodendron riedelianum
Fagara riedeliana
Luhea divaricata

Saison de floraison	Nombre d'espèces	Nombre d'espèces dont les fruits sont mûrs						Nombre d'es- pèces fructi- fiant durant plus d'une saison
		printemps	pré-été	été	automne	hiver	inconnu	
Printemps	42	3	14	23	9	5	0	12
Pré-été	14	0	0	6	8	1	1	2
Été	16	0	0	2	9	5	3	3
Automne	3	2	0	0	1	1	0	1
Hiver	12	9	2	1	1	1	0	2

Tableau 3. — Comparaison entre la saison de floraison et celle de fructification des espèces forestières.

Tableau 4. — Dispersion des diaspores. 1: rôle probable des oiseaux et chauves-souris. 2: rôle probable des mammifères terrestres ou arboricoles.

Espèces	Diaspore	Mode principal de dis- persión	
		anémochorie	autre
<i>Acacia bonariensis</i>	graine/gousse papyracée	x	x
<i>Acacia paniculata</i>	graine/gousse papyracée	x	x
<i>Acacia polyphylla</i>	graine/gousse papyracée	x	x
<i>Aegiphila sellowiana</i>	drupe		x ¹
<i>Albizia hassleri</i>	graine/gousse légère	x	x
<i>Alchornea triplinervia</i>	graine		x
<i>Allophylus edulis</i>	drupe		x ¹
<i>Anona squamosa</i>	polydrupe		x ²
<i>Apuleia leiocarpa</i>	gousse papyracée	x	
<i>Arecastrum romanzoffianum</i>	drupe		x ²
<i>Aspidosperma australe</i>	graine ailée	x	
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	graine ailée	x	
<i>Balfourodendron riedelianum</i>	fruit ailé	x	
<i>Banara tomentosa</i>	baie		x
<i>Bastardiopsis densiflora</i>	graine		x
<i>Bauhinia forficata</i> var. <i>pruinosa</i>	graine		x
<i>Cabralea canjerana</i>	graine		x
<i>Calliandra foliolosa</i>	graine		x
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	baie		x ²
<i>Casearia gossypiosperma</i>	graine à arille laineuse	x	
<i>Casearia sylvestris</i>	graine		x ¹
<i>Cecropia pachystachya</i>	infrutescence charnue		x ¹
<i>Cedrela fissilis</i>	graine ailée	x	
<i>Celtis triflora</i>	drupe		x ¹
<i>Cestrum intermedium</i>	baie		x ¹
<i>Cestrum strigilatum</i>	baie		x ¹
<i>Chlorophora tinctoria</i>	infrutescence charnue		x
<i>Chorisia speciosa</i>	graine avec fibres cotonneuses	x	
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	baie		x ^{1, 2}
<i>Citronella paniculata</i>	drupe		x ¹
<i>Copaifera langsdorffii</i>	graine/gousse légère	x	x
<i>Cordia ecalyculata</i>	baie		x ¹
<i>Cordia trichotoma</i>	drupe ailée	x	
<i>Cupania vernalis</i>	graine		x
<i>Cynodendron marginatum</i>	baie		x ¹
<i>Dalbergia frutescens</i>	gousse papyracée	x	
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i>	samare	x	

<i>Endlicheria paniculata</i>	baie		x ²
<i>Enneatypus tenuiflorus</i>	nucule ailée	x	
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	gousse charnue		x ²
<i>Erythrina falcata</i>	graine		x
<i>Eugenia involucrata</i>	baie		x ^{1, 2}
<i>Euterpe edulis</i>	drupe		x ^{1, 2}
<i>Fagara chiloperone</i> var. <i>angustifolia</i>	graine		x
<i>Fagara hiemalis</i>	graine		x
<i>Fagara naranjillo</i>	graine		x
<i>Fagara rhoifolia</i>	graine		x
<i>Fagara riedeliana</i>	graine		x
<i>Faramea cyanea</i>	baie		x ²
<i>Ficus citrifolia</i>	syncone		x ^{1, 2}
<i>Gilibertia cuneata</i>	drupe		x ¹
<i>Guarea kunthiana</i>	graine		x ²
<i>Guarea macrophylla</i> subsp. <i>spicaeflora</i>	graine		x ²
<i>Helietta apiculata</i>	samare	x	
<i>Hennecartia omphalandra</i>	graine		x ¹
<i>Holocalyx balansae</i>	baie		x ²
<i>Ilex brevicuspis</i>	drupe		x ¹
<i>Ilex paraguariensis</i>	drupe		x ¹
<i>Inga marginata</i>	gousse charnue		x ^{1, 2}
<i>Inga uraguensis</i>	gousse charnue		x ^{1, 2}
<i>Jacaratia spinosa</i>	baie		x ^{1, 2}
<i>Lithraea molleoides</i>	baie		x ¹
<i>Lonchocarpus leucanthus</i>	gousse indéhiscente plate	x	
<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i>	gousse indéhiscente plate	x	
<i>Luhea divaricata</i>	graine ailée	x	
<i>Machaerium aculeatum</i>	samare	x	
<i>Machaerium paraguariense</i>	samare	x	
<i>Macherium stipitatum</i>	samare	x	
<i>Matayba eleagnoides</i>	graine		x
<i>Myrciaria rivularis</i> var. <i>baporeti</i>	baie		x ^{1, 2}
<i>Myrocarpus frondosus</i>	gousse membraneuse	x	
<i>Nectandra lanceolata</i>	baie		x ²
<i>Nectandra megapotamica</i>	baie		x ²
<i>Ocotea puberula</i>	baie		x ²
<i>Ocotea spectabilis</i>	baie		x ²
<i>Patagonula americana</i>	drupe ailée	x	
<i>Peltophorum dubium</i>	gousse papyracée	x	
<i>Pentapanax warmingianus</i>	drupe		x ¹
<i>Peschiera australis</i>	graine		x
<i>Picramnia sellowii</i>	baie		x
<i>Picrasma crenata</i>	drupe		x
<i>Pilocarpus pennatifolius</i>	graine		x
<i>Piptadenia rigida</i>	graine		x
<i>Pisonia aculeata</i>	anthocarpe coriace		x
<i>Prunus subcoriacea</i>	drupe		x ^{1, 2}
<i>Pterogyne nitens</i>	samare	x	
<i>Randia armata</i>	baie		x
<i>Rapanea umbellata</i>	drupe		x ¹
<i>Rauwolfia sellowii</i>	follicule drupacé		x
<i>Sapium klotzschianum</i>	graine		x
<i>Schinus terebinthifolius</i>	baie		x ¹
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	graine		x
<i>Sebastiania serrata</i>	graine		x
<i>Seguiera aculeata</i>	samare	x	
<i>Solanum citrifolium</i>	baie		x ¹
<i>Solanum granuloso-leprosum</i>	baie		x ¹
<i>Solanum nudum</i> var. <i>pseudo-indigoferum</i>	baie		x ¹
<i>Sorocea bonplandii</i>	baie		x ¹
<i>Strychnos brasiliensis</i>	baie		x ¹
<i>Styrax leprosum</i>	akène		x
<i>Symplocos celastrinea</i>	drupe		x
<i>Tabebuia alba</i>	graine ailée	x	
<i>Tabebuia heptaphylla</i>	graine ailée	x	
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i>	graine		x
<i>Trema micrantha</i>	baie		x ¹
<i>Trichilia catigua</i>	graine		x
<i>Trichilia claussenii</i>	graine		x
<i>Trichilia elegans</i>	graine		x
<i>Vitex cymosa</i>	drupe		x ^{1, 2}
<i>Xylosma venosum</i>	baie		x ¹

<i>Saison de fructification</i>	<i>Nombre d'espèces dont les fruits sont mûrs</i>	<i>Fruits charnus</i>	<i>Fruits ou graines transportables par le vent</i>	<i>Autres types de fruits</i>
Printemps	11	7	1	3
Pré-été	15	5	6	4
Été	30	18	3	9
Automne	26	10	10	6
Hiver	13	3	9	1

Tableau 5. — Relation entre la saison de fructification et le type de fruit.

<i>Espèces</i>	<i>Perte totale du feuillage</i>	<i>Perte importante du feuillage (env. 75%)</i>	<i>Saison de formation des nouvelles feuilles</i>	<i>Floraison par rapport à la formation des nouvelles feuilles</i>
<i>Cedrela fissilis</i>	x	—	printemps	pendant*
<i>Cordia trichotoma</i>	—	x	printemps	après*
<i>Enneatypus tenuiflorus</i>	—	x	printemps	après*
<i>Erythrina falcata</i>	—	x	printemps	après*
<i>Jacaranda micrantha</i>	x	—	printemps	avant*
<i>Myrocarpus frondosus</i>	x	—	été humide	avant*
<i>Peltophorum dubium</i>	x	—	printemps	après*
<i>Tabebuia alba</i>	x	—	printemps	avant
<i>Tabebuia heptaphylla</i>	x	—	printemps	avant

* espèces défoliées durant la maturité des fruits

Tableau 6. — Relation entre la perte du feuillage et la floraison (nos données sur le renouvellement foliaire des autres espèces sont trop peu complètes pour en faire état dans cet article).

Notons que si la présence d'une rythmicité de la reproduction a souvent été rencontrée, la proportion entre les espèces à floraison rythmée et les espèces arythmiques varie. A Jenaro Herrera, Amazonie péruvienne (4°55'S 73°45'W), la proportion d'espèces fleurissant lors d'une période préférentielle est de 63%, les espèces fleurissant lors de deux périodes préférentielles sont le 17% et les espèces arythmiques le 20% (GAUTIER & SPICHIGER, 1985). A Puerto Presidente Ströessner, nous obtenons respectivement (en ne considérant que les arbres): 98,7%, 1,3% et 0%. Ceci pourrait suggérer que dans une région où l'amplitude des changements climatiques et photopériodiques est peu importante, comme en Amazonie, la reproduction des arbres est moins strictement liée à une seule période de l'année. Cependant, d'autres éléments entre probablement en compte. En effet, les résultats obtenus dans une autre région équatoriale soit à Ulu Gombak Forest Reserve, en Malaisie (3°21'N 101°47'E), révèlent que l'ensemble des arbres de la canopée possède une phénologie qui suit un cycle saisonnier régulier (MEDWAY, 1972).

JANZEN (1967) met en évidence que "les différentes espèces d'une communauté réagissent à l'ensemble des stimuli de l'environnement pour déterminer la période la plus avantageuse pour se reproduire". Dans le Haut Parana, il ne fait pas de doute que la période préférée par les espèces forestières pour fleurir soit le printemps. Sur les 78 espèces dont la floraison figure au tableau 2, 42 fleurissent au printemps. La saison enregistrant le moins de floraison est l'automne, avec seulement 3 espèces. Quant aux autres saisons, elles voient la floraison de 14 espèces (pré-été), 16 espèces (été) et 12 espèces (hiver). En considérant la pluviosité des saisons, on remarque 59 floraisons, soit les deux tiers, durant les périodes pluvieuses contre 28 floraisons durant les périodes sèches. Cette constatation diverge de celle qui est habituellement faite en milieu forestier inter-tropical, car c'est durant la saison sèche que de nombreux auteurs observent un maximum de floraison, que ce soit en forêt humide ou en forêt sèche (AUBREVILLE, 1938; HOLTTUM, 1953; NJOKU

1963 et 1964; ARAUJO, 1970; MEDWAY, 1972; DAUBENMIRE, 1972; MALAISSE, 1974; FRANKIE & al., 1974b; ALENCAR & al., 1979; GAUTIER & SPICHIGER, 1985; les études citées par JANZEN, 1967).

Certains auteurs postulent qu'au cours du temps, les changements climatiques réguliers ont conduit les végétaux à mémoriser génétiquement l'amplitude annuelle des variations de température et de photopériode de même que les défauts et les surabondances temporaires d'eau disponible. Ainsi se formèrent des rythmes physiologiques endogènes calqués sur le rythme des saisons. L'ensemble des variables de l'environnement agit ensuite comme modulateur des rythmes endogènes de formation et de perte des organes végétatifs ou reproducteurs.

Pour répondre à la question de ce qui peut contrôler le rythme de floraison des arbres tropicaux, JANZEN (1967) propose de reconnaître le maximum d'efficacité que revêt la synchronisation entre la perte du feuillage et l'épanouissement de fleurs devant attirer des insectes pour leur fécondation. Des observations postérieures, comme celles de DAUBENMIRE (1972) au Costa Rica, confirment la séquence: saison sèche — défoliation — floraison car entomophilie. En effet, les arbres tropicaux sont en majorité entomophiles (WHITEHEAD, 1969; DAUBENMIRE, 1972), si bien que l'éclosion des fleurs, tandis que les branches sont dépourvues de feuilles, représente un élément avantageux pour la reproduction. En outre, certains facteurs abiotiques ont été tour à tour reconnus comme jouant un rôle prépondérant dans le contrôle de la floraison des arbres tropicaux. La photopériode (NJOKU, 1963 et 1964) et les facteurs liés à l'humidité (FRANKIE & al., 1974b; WHITMORE, 1975) ont montré une responsabilité indéniable dans le mécanisme de l'induction florale. McCLURE (1966) et MEDWAY (1972), en Malaisie, regardent la floraison de certaines espèces comme une réponse à une période de sécheresse.

Où situer, d'un point de vue phénologique, la forêt paranéenne parmi les situations tropicales déjà connues? Comme nous l'avons vu plus haut, le 64% des espèces forestières fleurit entre le printemps et le pré-été. La saison dont la pluviosité est la plus basse, soit juillet-août, n'enregistre que 14% des espèces en fleur. Les fructifications, quant à elles sont regroupées dans une proportion de 75% entre l'été humide et l'automne. Avec de telles données, on serait tenté de reconnaître que la forêt paranéenne possède une périodicité de reproduction plus proche de celle d'une forêt tempérée que de celle d'une forêt tropicale. Cette hypothèse n'est certainement pas sans fondement. En effet, à la latitude du Haut Parana, les changements thermiques et l'amplitude photopériodique revêtent une importance beaucoup plus grande que dans les régions intertropicales étudiées par les auteurs cités plus haut.

La période la plus sèche vécue dans le Haut Parana est aussi un hiver froid, dont les températures nocturnes peuvent être inférieures à zéro, trois ou quatre fois entre juillet et août. Sous les climats connaissant des gelées hivernales régulières importantes, la végétation s'est adaptée à ne pas commencer de cycle végétatif ou reproducteur avant que la probabilité de gel soit devenue très faible, cela afin d'éviter la destruction des nouveaux organes. D'autre part, lorsque la température est basse, d'autres organismes vivants adoptent un rythme ralenti qui les soustrait momentanément de la vie active. Ceci est le cas de la faune vertébrée et surtout invertébrée de la région paranéenne. A cet égard, il est utile de noter que la réduction du nombre des insectes actifs en hiver concerne surtout les coléoptères et les lépidoptères; la présence des hyménoptères ne varie pas beaucoup. A ce stade de l'analyse, on reconnaît deux raisons du choix de la période post-hivernale pour fleurir: échapper aux gelées nocturnes et coïncider avec le réveil des insectes pollinisateurs. Ainsi, en agissant à la fois sur l'organogenèse des arbres et sur la biologie des insectes, la température joue un rôle déterminant dans l'évocation du rythme reproducteur de la majorité des arbres du Haut Parana.

L'activité végétative semble elle aussi rythmée par les variations du climat. Dans plusieurs forêts tropicales, les arbres profitent du retour de la pluie pour former de nouvelles feuilles et croître sans avoir à mobiliser de l'énergie pour fleurir puisque cela est déjà fait. La synchronisation de floraison puis de croissance évite aux arbres de perdre leur place dans la canopée (JANZEN, 1967). Dans le Haut Parana, l'activité végétative reprend aussi dès les précipitations printanières, mais, pour les essences caducifoliées, la règle est beaucoup moins stricte quant à la dissociation dans le temps de la floraison et du renouvellement foliaire (tableau 6). Au printemps, de nombreuses espèces forment à la fois fleurs et feuilles, d'autres se limitent à produire des feuilles, leur floraison étant soit déjà terminée soit retardée à l'été. Enfin, une espèce de notre liste, le *Myrocarpus frondosus*, fleurit au printemps, alors qu'il est défolié, puis fructifie rapidement pour ne produire de nouvelles feuilles qu'en été.

Toutefois, si ce caractère thermo-contrôlé de la floraison nous incite à faire le rapprochement entre la phénologie de cette forêt et celle d'une forêt de zone tempérée, la comparaison s'arrête à mi chemin. En effet, les floraisons, bien qu'inégalement réparties sur les cinq saisons, ne sont pas moins étalées sur l'ensemble de l'année. Ceci est inconnu dans les forêts tempérées, mais fréquent dans les forêts tropicales où l'étalement des floraisons limite la compétition pour les pollinisateurs (FRANKIE & al., 1974a). D'autre part, il reste à considérer la floraison de 11 espèces en hiver et la reproduction durant toute l'année d'une demi douzaine d'espèces arythmiques, soit deux situations étrangères aux forêts de régions tempérées, mais connues des forêts tropicales.

Une baisse saisonnière des chutes de pluie amène souvent les arbres à réduire leur feuillage voire à le perdre complètement. Même partielle, cette réduction du feuillage a lieu dans toutes les forêts tropicales, jusque dans les régions où les changements climatiques sont peu marqués. Dans le Haut Parana, le défaut de pluie en hiver provoque une réduction apparemment moyenne du feuillage des arbres de la forêt. Néanmoins, quelques espèces sont régulièrement observées totalement dépourvues de feuilles durant les mois d'hiver (tableau 6). Ce sont tous des arbres de grande taille, souvent émergents de la canopée. Cette relation entre la position dominante des arbres et leur défoliation périodique s'explique par le fait que la plus haute strate de végétation est la partie de l'écosystème où les changements d'humidité atmosphériques sont les plus marqués (WHITMORE, 1975). La séquence défoliation-floraison car entomophile commentée par JANZEN (1967) est-elle tout de même visible dans le Haut Parana? Très peu. Parmi les espèces subissant une perte complète de leur feuillage durant l'hiver, deux seulement fleurissent en août, parfois même dès juillet. Ce sont les *Tabebuia heptaphylla* et *Jacaranda micrantha*. Ces deux espèces sont essentiellement pollinisées par les abeilles et leurs fleurs vivement colorées signalent les plantes de très loin. Quant aux autres espèces à floraison hivernale (cf. tableau 2), leur chute de feuilles est peu sensible. Ces espèces sont pollinisées par les abeilles et les fourmis; leurs fleurs sont petites et de couleur discrète.

Le petit groupe formé à la fois des espèces à floraison et fructification continues, *Cecropia pachystachya*, *Solanum granuloso-leprosum*, *Trema micrantha*, et des espèces dont la reproduction est réalisée plusieurs fois par année, *Banara tomentosa*, *Cestrum intermedium*, *Faramea cyanea*, *Inga marginata*, *Pilocarpus pennatifolius* et *Solanum citrifolium* rappelle une observation faite dans quelques régions tropicales. En effet, ces espèces appartiennent à la strate arbustive, de plus ce sont des espèces dites pionnières, en particuliers les *Cecropia pachystachya*, *Trema micrantha* et *Solanum granuloso-leprosum* (STUTZ, 1983). Nous avons, en outre, noté que les sous-arbustes, catégorie ne figurant pas dans ce travail, comme les *Justicia brasiliensis*, *Hybanthus bigibbosus* et les *Piper* spp. sont en fleur pratiquement toute l'année. Au Costa Rica, les relevés de Allen mentionnent aussi des *Inga* spp. et des *Cecropia* spp. comme fleurissant et fructifiant entre 6 et 12 mois par année (JANZEN, 1967). D'autre part, WHITMORE (1975) cite, pour la région indo-malaise, des espèces à reproduction continue qui sont toutes typiques de formations secondaires. L'évidence d'une rythmicité moindre de la reproduction fut également constatée au Costa Rica pour des arbres de strates inférieures (FRANKIE & al., 1974b).

Le moyen grâce auquel une espèce parvient à disperser ses diaspores et le temps nécessaire pour que celles-ci arrivent à leur pleine maturité peuvent être deux facteurs impliqués dans la détermination de la période à laquelle cette espèce fleurit. En observant les données du tableau 3, on s'aperçoit que les espèces à floraison printanière portent des fruits mûrs surtout durant l'été. En outre, le tableau 5 nous indique que les fruits mûrs en été, et particulièrement durant l'été sec, sont en majorité des fruits charnus, abondamment consommés par les animaux (tableau 4). En automne, sur les 26 espèces fructifiant, 10 produisent des fruits charnus. Or c'est surtout l'été et l'automne que les animaux prédateurs-disperseurs sont actifs. SMYTHE (1970) démontra à Panama que le fait que les fruits charnus à grosses graines abondent tandis que les frugivores sont actifs reflète, certes, une condition avantageuse pour la dissémination par zoochorie mais aussi un moyen de défense contre les dégâts causés par ces mêmes frugivores. L'agouti *Dasyprocta* spp. est spécialement incriminé. Cet animal, fréquent dans le Haut Parana, disperse les fruits qu'il ne mange pas, mais détruit ceux qu'il absorbe. D'où la synchronisation de fructification des espèces consommées; celle-ci garantit qu'une certaine quantité de fruits échappera à l'estomac du rongeur. La nécessité pour les espèces, concernées par ce genre de prédateurs, à fructifier en été et en automne peut donc avoir influencé le choix de la période à laquelle elles doivent fleurir.

Un petit groupe d'espèces, les cinq *Lauraceae*, a attiré notre attention par le fait que leurs époques de fructification sont disjointes. Une espèce fructifie au printemps, l'*Ocotea puberula*, trois autres fructifient en été, les *Nectandra megapotamica*, *N. lanceolata* et *Ocotea spectabilis*, enfin, la dernière, *Endlicheria paniculata*, fructifie en hiver. Ces cinq espèces, par ailleurs communes dans la forêt, ont des fruits très semblables, aussi sont-elles probablement consommées-dispersées par les mêmes frugivores. La présence de trois époques d'offre de ces fruits pourrait être une adaptation de ces espèces à réduire la compétition pour attirer les animaux disperseurs (SNOW, 1965). Cette relation plante consommateur fut même qualifiée de symbiotique (SNOW, 1970).

La sélection d'une période de fructification avantageuse à la dissémination des diaspores ne regarde pas seulement les espèces à fruits charnus. En effet, il semble, à la vue des données du tableau 5, que les arbres anémochores "préfèrent" l'automne et l'hiver pour amener leurs fruits à maturité (66% des anémochores). En lisant ce tableau dans un autre sens, on remarque que les espèces fructifiant en hiver sont majoritairement anémochores (69% des espèces); en automne elles sont fréquentes, mais seulement dans la proportion de 38%. Or, ainsi qu'il est exposé au paragraphe du climat, ces deux saisons sont les plus venteuses. L'hiver, en particulier, avec ses raffales de vent sec du sud, est typiquement la saison de déhiscence des capsules des *Cedrela fissilis*, *Luhea divaricata*, *Jacaranda micrantha* et *Chorisia speciosa*. Quant aux fruits samaroïdes des *Peltophorum dubium* et *Balfourodendron riedelianum*, ce sont aussi les vents d'hiver qui les emportent loin de la plante-mère. Le fait de disperser ses graines ou ses fruits en hiver, soit avant la saison humide, trouve peut être un avantage supplémentaire. DAUBENMIRE (1972) a observé une concentration d'espèces dispersant leurs graines juste avant le retour de la saison humide. Ceci lui permit de postuler que le choix de cette période résulte de la nécessité pour la graine de rencontrer des conditions ombrothermiques favorables à sa germination. En tombant des arbres en hiver, les graines sont assurées avoir immédiatement devant elles plusieurs mois bien arrosés.

Conclusion

Ce travail a permis d'apporter quelques informations sur la biologie de la forêt encore mal connue du Haut Parana. Le comportement phénologique de cette forêt ressemble à celui d'une formation forestière de climat tempéré, avec une majorité de floraisons au printemps et de fructifications en été et en automne. Néanmoins, la présence d'une dizaine d'espèces fleurissant en saison sèche et quelques-unes qui fleurissent indifféremment toute l'année révèlent l'aspect tropical de cette formation. Ce comportement composite, rappelant partiellement l'un et l'autre des deux domaines qui limitent cette région au nord et au sud, reflète le caractère sub-tropical de cette partie du Paraguay.

Mais, bien entendu, afin de mettre à jour avec précision la phénologie des arbres du Haut Parana, il serait souhaitable de procéder à une étude rigoureuse sur plusieurs années comme celles qui furent pratiquées en Malaisie par McCLURE (1966) et MEDWAY (1972), en Amazonie brésilienne par ALENCAR & al. (1979) ou en Amazonie péruvienne par GAUTIER & SPICHIGER (1985).

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie MM. G. Bocquet et R. Spichiger d'avoir lu cet article durant sa préparation et d'y avoir apporté leurs critiques. Ses remerciements vont aussi à M. E. Ortega pour sa collaboration sur le terrain et à M^{me} M. Kolakowski pour son aide lors de la mise au net de la figure.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALENCAR, J. C., R. A. ALMEIDA & N. P. FERNANDES (1979). Fenologia de especies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazonia Central. *Acta Amazonica* 9: 163-198.
- ARAUJO, V. C. (1970). Fenologia de essencias florestais amazonicas I. *Boletim do INPA* 4: 25 pp.
- BERNARDI, L. (1983). Contribución a la dendrología paraguaya. *Boissiera* 35: xxv, 341 pp.
- AUBREVILLE, A. (1938). La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique occidentale française. *Ann. Acad. Sci. Colon.* 9: 1-245.
- DAUBENMIRE, R. (1972). Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north-western Costa Rica. *J. Ecol.* 60: 147-170.

- FAO (1964). Report on the soils of Paraguay. *Soil map of the world*. FAO / UNESCO Project.
- FARINA, T. (1970). Rasgos climatológicos del este de Paraguay. *Bol. Soc. Arg.* 11 suplemento p. 111-119.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER & P. A. OPLER (1974a). Tropical phenology: applications for studies in community ecology. In: LIETH, H. (ed.), *Phenology and seasonality modelling*: 287-296. Berlin and New York, Springer Verlag, Ecological Studies No. 8, 444 pp.
- FRANKIE, G. W., H. G. BAKER & P. A. OPLER (1974b). Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the Lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62: 881-919.
- GAUTIER L. & R. SPICHIGER (1985). Ritmos de reproducción en el estrato arboreo del Arboretum Jenaro Herrera (provincia de Requena, departamento de Loreto, Peru). Contribucion al estudio de la flora y de la vegetacion de la Amazonia peruana. *Candollea* 41: 000-000.
- GORHAM, R. (1973). *Paraguay: ecological essays*. Academy of the Arts and Sciences of the Americas, Miami.
- HOLTUM, R. E. (1931). On periodic leaf-change and flowering of trees in Singapore. *Gard. Bull. Singapore* 5: 173-206.
- JANZEN, D. H. (1967). Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- MALASSE, F. P. (1974). Phenology of the Zambezian woodland area with emphasis on the miombo ecosystem. In: LIETH, H. (ed.), *Phenology and seasonality modelling*: 269-286. Berlin and New York, Springer Verlag, Ecological Studies No. 8, 444 p.
- McCLURE, H. E. (1966). Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. *Malayan Forester* 29: 182-203.
- MEDWAY, Lord (1972). Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.* 4: 117-146.
- NJOKU, E. (1963). Seasonal periodicity in the growth development of some forest trees in Nigeria. *J. Ecol.* 51: 617-624.
- NJOKU, E. (1964). Seasonal periodicity in the growth development of some forest trees in Nigeria. *J. Ecol.* 52: 19-26.
- RICHARDS, P. W. (1952). *The Tropical Rain Forest, an Ecological Study*. Cambridge University Press.
- SIMEONE, R. (1982). *Calendario de fructificación y floración de los árboles nativos del Paraguay*. C.F.A.P., sección investigación.
- SMYTHE, N. (1970). Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Amer. Naturalist* 104: 25-35.
- SNOW, D. W. (1965). A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos* 15: 274-281.
- SNOW, D. W. (1970). Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- SPICHIGER, R. & J.-M. MASCHERPA (1983). Annonaceae. In: R. SPICHIGER & G. BOCQUET, *Flora del Paraguay*. Conserv. Jard. Bot. Genève & Missouri Bot. Gard.
- 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: 541-573.
- WHITEHEAD, D. R. (1969). Wind pollination in the angiosperms: evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28-35.
- WHITMORE, T. C. (1975). *Tropical rain forest of the far east*. Clarendon Press, Oxford. 282 pp.