

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

Herausgeber: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

Band: 45 (1990)

Heft: 1

Artikel: Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental) : structure, composition floristique et recrû forestier : analyse de cinq stades de succession secondaire

Autor: Stutz de Ortega, Liliane C.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-879688>

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: 02.05.2026

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

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

Structure, composition floristique et recrû forestier: analyse de cinq stades de succession secondaire

LILIANE C. STUTZ DE ORTEGA

RÉSUMÉ

STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1990). Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental). Structure, composition floristique et recrû forestier: analyse de cinq stades de succession secondaire. *Candollea* 45: 81-123. En français, résumés français et anglais.

Le département du Haut Parana est très durement soumis à la déforestation. En relevant la composition floristique de 5 stades secondaires d'âges différents (1, 2, 3¹/₂, 10 et 30 ans), on a pu mettre en évidence la progression régionale de certains taxa rares à moyennement importants en forêt primaire. Les stades pionniers sont dominés par *Solanum granuloso-leprosum* et *Trema micrantha*. Le *Cecropia pachystachya* acquiert rapidement une place prépondérante dans les successions. Certaines malvales (*Chorisia*, *Luehea*, *Bastardiopsis*) ont aussi un bon développement dans les jeunes stades secondaires, de même que les papilionacées *Lonchocarpus* et *Machaerium*. A 30 ans, la communauté secondaire est dominée par des lauracées des genres *Ocotea* et *Nectandra*.

ABSTRACT

STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1990). Floristic study of several secondary states of forests in Alto Parana (Eastern Paraguay). Structure, floristic composition and regeneration: analysis of five states of secondary successions. *Candollea* 45: 81-123. In French, French and English abstracts.

The department of Alto Parana is sharply submitted to desforestation. This study of the floristic composition of 5 secondary states (1, 2, 3¹/₂, 10 and 30 years) has allowed to establish the quick extension of several taxa which remain quite sparse in primary forest. The pioneers states are dominated by both *Solanum granuloso-leprosum* and *Trema micrantha*. The *Cecropia pachystachya* gets quickly a leading position in the secondary communities. We have also noticed the development of some species of Malvales (*Chorisia*, *Luehea*, *Bastardiopsis*) and of the Leguminosae *Lonchocarpus* and *Machaerium*. At 30 years old, the succession is dominated by species of *Ocotea* and *Nectandra* (Lauraceae).

Dans un précédent article, il était fait état de la comparaison entre trois formations forestières de natures différentes: une forêt primaire mature sur sol drainé, représentant le climax climatique régional, une forêt primaire immature sur sol mal drainé ou de bas de pente et une forêt de haut de pente sélectivement exploitée (STUTZ DE ORTEGA, 1987). Dans cet article, nous proposons l'étude de trois successions forestières de type secondaire.

Présentation des formations étudiées

Sur la même parcelle, trois très jeunes stades secondaires, soit: 1 an, 2 ans et 3¹/₂ ans furent observés entre 1982 et 1985. Cette parcelle, située au C.F.A.P. à 12 km à l'ouest de Ciudad del Este, était issue du défrichement suivi du brûlis, en avril 1981, d'un hectare de forêt primaire. En mai

1982, seul un demi-hectare de la succession était intact, l'autre moitié ayant été utilisée pour un essai agro-sylvicole. Notre observation commença à cette époque, soit exactement 13 mois après que la succession eût débuté; c'est le stade "1 an". Cette observation put être poursuivie en mars 1983, alors que la succession avait 23 mois; c'est le stade "2 ans". Elle dut être achevée en décembre 1984, après 44 mois; c'est le stade "3¹/₂ ans". Physionomiquement, les trois stades diffèrent peu. Il s'agit d'abord d'un fourré dense, très riche en lianes herbacées héliophiles. ce fourré s'éclaircit, peu à peu, avec la mort d'une certaine quantité des arbustes pionniers et la diminution progressive du nombre de lianes.

La deuxième succession secondaire examinée est un ancien champ de maïs. Dans une propriété jouxtant le territoire du C.F.A.P., une parcelle d'un peu plus d'un demi-hectare de forêt primaire fut défrichée, puis brûlée entre décembre 1972 et janvier 1973. Du maïs fut cultivé et récolté, deux années consécutives, selon le calendrier suivant:

1973: semailles en août;

1974: récolte en février, binage et feu en mai-juin, semailles en août;

1975: récolte en février; puis la parcelle est laissée en friche.

Nous avons effectué l'analyse de cette parcelle en mars 1985, soit exactement 10 ans après son abandon. C'est un fourré très dense, difficilement pénétrable à cause des lianes et des nombreux sous-arbustes épineux enchevêtrés.

La troisième succession put être observée alors qu'elle était âgée de 30 ans, un cas exceptionnel dans le Haut Parana. Cette succession est localisée à Puerto Bertoni, soit sur le fleuve Parana, à une trentaine de kilomètres au sud de Ciudad del Este. Il s'agit d'une ancienne culture de yerba maté (*Ilex paraguariensis* A. St. Hil.) abandonnée depuis 1955. Cette parcelle est éloignée d'environ 1 km ¹/₂ du rio Parana. Le propriétaire nous a révélé qu'en 1940, ce sont deux hectares de forêt primaire qui furent abattus et brûlés. Puis, de jeunes plants de yerba maté furent mis en culture, en ligne, à une distance de 5 m l'un de l'autre. L'espace libre futensemencé de maïs et de manioc. Cette culture mixte devait être entretenue pendant 5 ans. Après 3 ou 4 ans, le colon commença à récolter les feuilles de yerba maté. Cette cueillette eut lieu chaque année jusqu'en 1955, après quoi la culture fut abandonnée, non sans que l'on eût coupé les troncs de yerba maté pour le bois de feu.

Notre analyse fut effectuée en mai 1985. A première vue, cette forêt secondaire présente un aspect bien distinct de celui de la forêt primaire. On y remarque immédiatement une plus grande quantité de tiges dont le diamètre est compris entre 10 et 20 cm, ainsi qu'une canopée beaucoup moins dense. En effet, bien que les arbres mesurant entre 10 et 15 m ne soient pas rares, ils sont assez espacés. Il en résulte un couvert semi-ouvert, c'est-à-dire plus ouvert qu'en forêt primaire.

Echantillonnage et prise des données

Nous avons appliqué le même plan d'analyse aux forêts secondaires de 10 et 30 ans qu'aux forêts primaires et perturbées examinées antérieurement (STUTZ DE ORTEGA, 1987). Rappelons brièvement que chaque relevé porte sur ¹/₄ d'hectare, traité en 25 sous-unités de 10 × 10 m. Nos mesures de D, d, H et h nous ont permis, en outre, de lever 5 profils de 10 × 50 m pour les arbres et les arbustes vivants dont le D > 10 cm. Les herbacées, sous-arbustes et lianes sont évaluées à l'aide d'indices de fréquence.

Les stades 1 an, 2 ans et 3¹/₂ ans furent analysés un peu différemment. L'homogénéité de la communauté végétale et l'uniformité de sa structure, dont les éléments sont, par ailleurs, de très faibles dimensions, nous ont autorisé à ne considérer qu'une surface de 500 m², traitée en 5 sous-unités de 10 × 10 m. La présence des herbacées, des sous-arbustes et des lianes fut évaluée au moyen d'indices de fréquence. Aux stades 1 an et 2 ans, la présence des arbres et des arbustes fut relevée en différenciant les rejets des plantules. Au stade 3¹/₂ ans, nous avons effectué pour chaque espèce, le comptage des tiges et les mesures de D et de H.

Analyse des forêts secondaires de 10 et 30 ans

Structure

Les valeurs de diamètre à 1.30 m (D) et de hauteur totale (H) figurent, pour les deux forêts secondaires et pour chaque espèce, au tableau 1. Ces données permettent d'établir la distribution diamétrique et d'analyser la densité, la stratification et la phytomasse de chaque forêt.

Distribution des diamètres

Les jeunes forêts secondaires sont peuplées de ligneux d'âge peu élevé, d'où l'étroitesse de leur distribution diamétrique. D'autre part, il est connu que les espèces composant le peuplement des stades secondaires jeunes ont un comportement vis à vis de la lumière qui est différent de celui des espèces de la forêt primaire. On peut ainsi s'attendre, dans une jeune forêt secondaire, à obtenir une courbe diamétrique de forme particulière, et qui reflète la culmination de plusieurs types de distributions diamétriques (Fig. 1).

Selon ce qui est indiqué au tableau 1A, on constate que, dans la forêt secondaire de 10 ans, il ne demeure des pionnières *Solanum granuloso-leprosum* et *Trema micrantha* que des colonies en déclin, sans régénération. D'autre part, quelques arbustes, qui, dans la forêt primaire sont rares et confinés dans les clairières, semblent en plein développement à ce stade de la succession. Les *Peschiera australis*, *Inga marginata* et *Cecropia pachystachya*, surtout, affichent le comportement d'espèces héliophiles "succédant" aux pionnières. Ce peuplement comporte aussi des espèces arborescentes connues pour avoir une certaine longévité et habituellement éparses en forêt primaire. En effet, les *Inga uraguensis*, *Bastardiopsis densiflora*, *Luehea divaricata*, *Fagara chiloperone* et *F. riedeliana* sont représentées dans presque toutes les classes diamétriques. On remarque aussi le dynamisme affiché par les *Lonchocarpus leucanthus*, *Machaerium paraguariense* et *M. stipitatum*; l'importance de leur recrû tranche avec la discrétion de leur présence en forêt primaire.

Par ailleurs, le tableau 1A révèle la présence de très nombreuses jeunes tiges d'arbres édificateurs de la forêt (STUTZ DE ORTEGA, 1987, p. 260). Si la plupart des arbres de cette catégorie n'ont encore que des tiges inférieures à 15 voire à 10 cm, en revanche les deux lauracées *Ocotea puberula* et *O. spectabilis* se sont déjà développées de manière beaucoup plus conséquente et possèdent plusieurs tiges mesurant entre 15 et 35 cm de diamètre. La même observation peut être faite à propos d'une troisième lauracée, *Nectandra lanceolata*, un arbre d'"importance" moyenne en forêt primaire. Enfin, les espèces arbustives et arborescentes du sous-étage de la forêt climax (*Sorocea bonplandii*, *Banara tomentosa*, *Campomanesia xanthocarpa* etc.) fournissent déjà un certain effectif de petites tiges.

On réalise ainsi que, déjà 10 ans après le début de la succession, le recrû forestier est de nature très composite. La diversité des tempéraments sylvicoles auxquels appartiennent les éléments de ce recrû explique la structure diamétrique que nous observons dans cette parcelle.

A l'âge de 30 ans, le peuplement d'une succession secondaire comporte des tiges distribuées dans toutes les classes diamétriques jusqu'à 70 cm (Tab. 1B et Fig. 1B). La structure diamétrique de cette formation révèle la présence d'une quantité de tiges comprises entre 10 et 20 cm ainsi qu'un quotient d'environ 5 entre cet effectif et celui de la classe diamétrique voisine (Fig. 1B). On remarque immédiatement que la progression des effectifs ressemble encore beaucoup à celle que nous avons observée dans la forêt secondaire de 10 ans. L'examen du tableau 1B indique, pour l'effectif des diamètres compris entre 10 et 20 cm, que de nombreuses tiges sont fournies par:

- *Ilex paraguariensis*; les plantes anciennement mises en culture se maintiennent dans la parcelle par de vigoureux rejets.
- *Cedrela fissilis*; l'espèce la plus "importante" de la forêt primaire de cette région possède un bon recrû dans cette parcelle.
- *Cecropia pachystachya*, *Inga uraguensis*, *Peltophorum dubium*, *Nectandra lanceolata* et *Annona squamosa*.

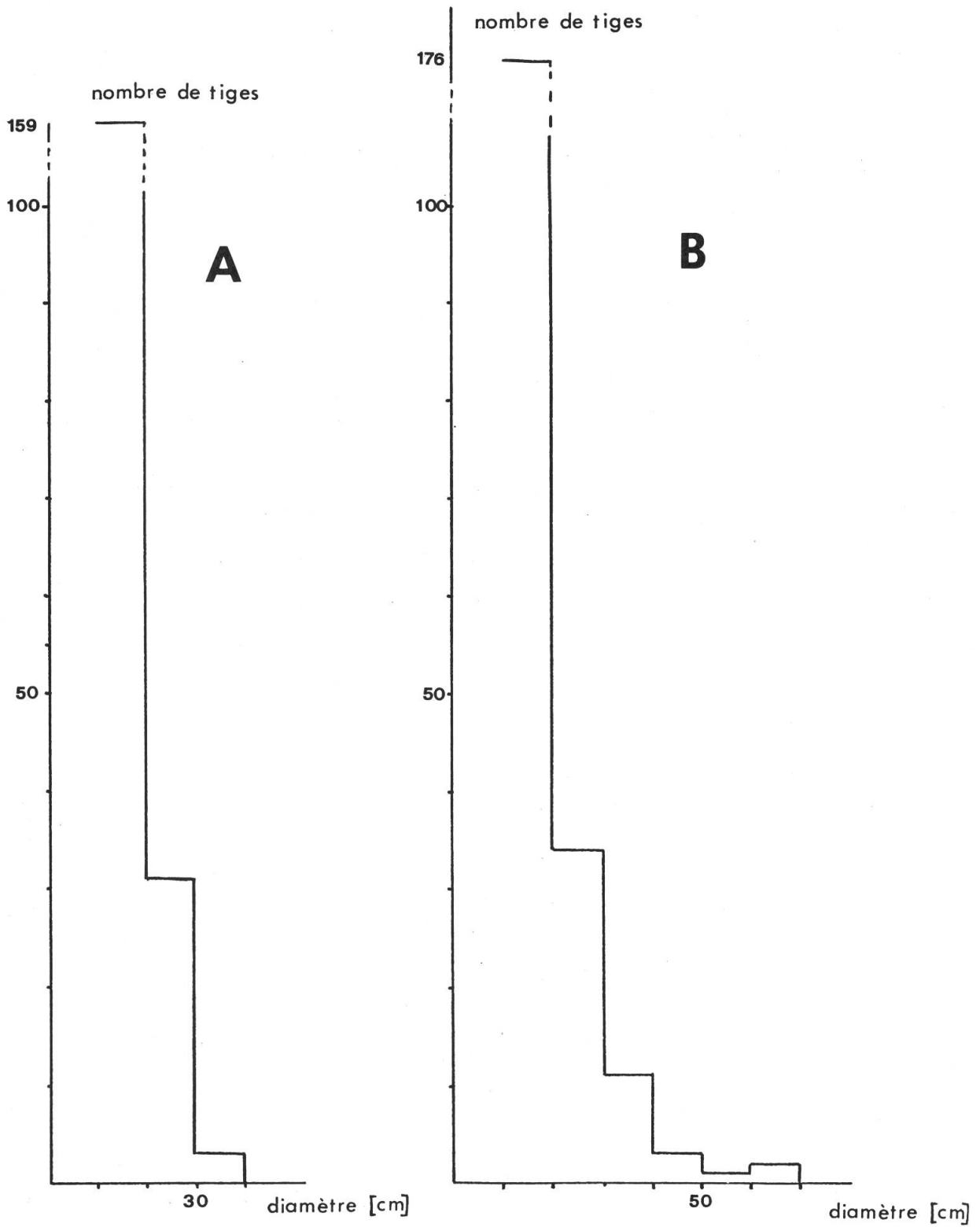


Fig. 1. — Histogrammes des distributions diamétriques des arbres et des arbustes ($D \geq 10$ cm); **A**: forêt secondaire de 10 ans; **B**: forêt secondaire de 30 ans.

Densité des arbres et surface terrière

Les histogrammes de distributions diamétriques ont indiqué, dans ces deux stades secondaires, de gros effectifs de jeunes tiges de diamètre compris entre 10 et 20 cm. Les résultats du tableau 2 permettent de se concentrer sur cette observation et de mesurer l'importance du recrû. En forêt climax, nous avons obtenu un rapport a/b à peine supérieur à 2, reflet d'un peuplement constitué surtout d'espèces à distribution en L équilibré. Comparativement, lorsque la succession est très jeune (10 ans), ce quotient est très élevé (5.97). Force est de constater qu'il diminue assez rapidement puisqu'à 30 ans, l'effectif des diamètres supérieurs à 20 cm est suffisant pour abaisser ce quotient à 3.83.

Les valeurs proposées au tableau 3 indiquent que le recouvrement basal augmente très vite dans les successions de cette région. En effet, entre le stade 10 ans et le stade 30 ans, le recouvrement basal a presque doublé. Les histogrammes présentés à la figure 2 indiquent, quant à eux, que la plus forte contribution à la surface terrière du stade 10 ans est due aux petits diamètres, les 10-20 cm, surtout tandis qu'au stade 30 ans, la surface terrière est assez régulièrement répartie entre les diamètres compris entre 10 et 50 cm.

Stratification et composition spécifique du niveau supérieur de feuillage

Nous avons établi les histogrammes de distribution des hauteurs pour les deux formations (Fig. 3). L'allure de ces histogrammes ne permet pas de distinguer une quelconque stratification. Au plus, on peut reconnaître, au stade "10 ans" une nette diminution du nombre de tiges au-dessus de 9 m.

Les profils levés dans cette station confirment cette observation (Fig. 4). On voit clairement, sur ces profils, que la couverture ligneuse est composée, de manière homogène, de petits arbres dont le houppier dépasse rarement 8-9 m de hauteur. Par ailleurs, lorsque les arbres dépassent ce niveau, il n'est pas rare d'observer que leur houppier est de forme arrondie et se détache tout entier au-dessus du fourré. Dans ce cas, nous trouvons les espèces suivantes:

- *Aspidosperma australe* (2), *Cordia trichotoma* (3), *Endlicheria paniculata* (3), *Nectandra lanceolata* (2), *Ocotea puberula* (6), *Ocotea spectabilis* (2), *Enterolobium contortisiliquum* (1), *Inga uraguensis* (2), *Bastardiopsis densiflora* (4), *Jacaratia spinosa* (4) et surtout *Cecropia pachystachya* (21) (cf. Tab. 4).

L'examen des profils levés en forêt secondaire de 30 ans, (Fig. 5), nous permet de distinguer un étagement sur deux niveaux de densité différente: un niveau relativement dense jusqu'à 12 m de hauteur, puis, au-dessous, un niveau de houppiers assez peu fourni (Tab. 4). On remarque que l'étage supérieur de cette formation est occupé par seulement quelques espèces. Sur le terrain, il nous apparaissait déjà qu'à ce niveau de la distribution verticale, il y avait une nette dominance des lauracées. Les valeurs de notre inventaire indiquent le peuplement suivant (à 12 m et au-dessus):

- *Annona squamosa* (1), *Cordia trichotoma* (1), *Nectandra lanceolata* (14), *Ocotea puberula* (10), *Ocotea spectabilis* (6), *Aloysia virgata* (1), *Inga uraguensis* (10), *Peltophorum dubium* (2), *Cabrera canjerana* (3), *Cedrela fissilis* (3), *Cecropia pachystachya* (4), *Diatenopteryx sorbifolia* (1). La prépondérance des trois lauracées est nette puisque ces espèces forment 54 % de l'occupation à ce niveau. Les espèces les plus fréquentes sont ensuite *Inga uraguensis*, surtout, puis *Cedrela fissilis* et *Cecropia pachystachya*.

Phytomasse

Les valeurs calculées de phytomasse sont indiquées au tableau 5 et la répartition de celle-ci dans les différentes classes diamétriques est présentée à la figure 6. On peut constater que 30 ans après le début d'une succession secondaire, la phytomasse totale est, à peu près, la moitié de celle de la forêt climax (STUTZ DE ORTEGA, 1987, Tab. 5); la phytomasse due aux arbres de plus de 40 cm de diamètre équivaut au tiers de celle mesurée en forêt climax.

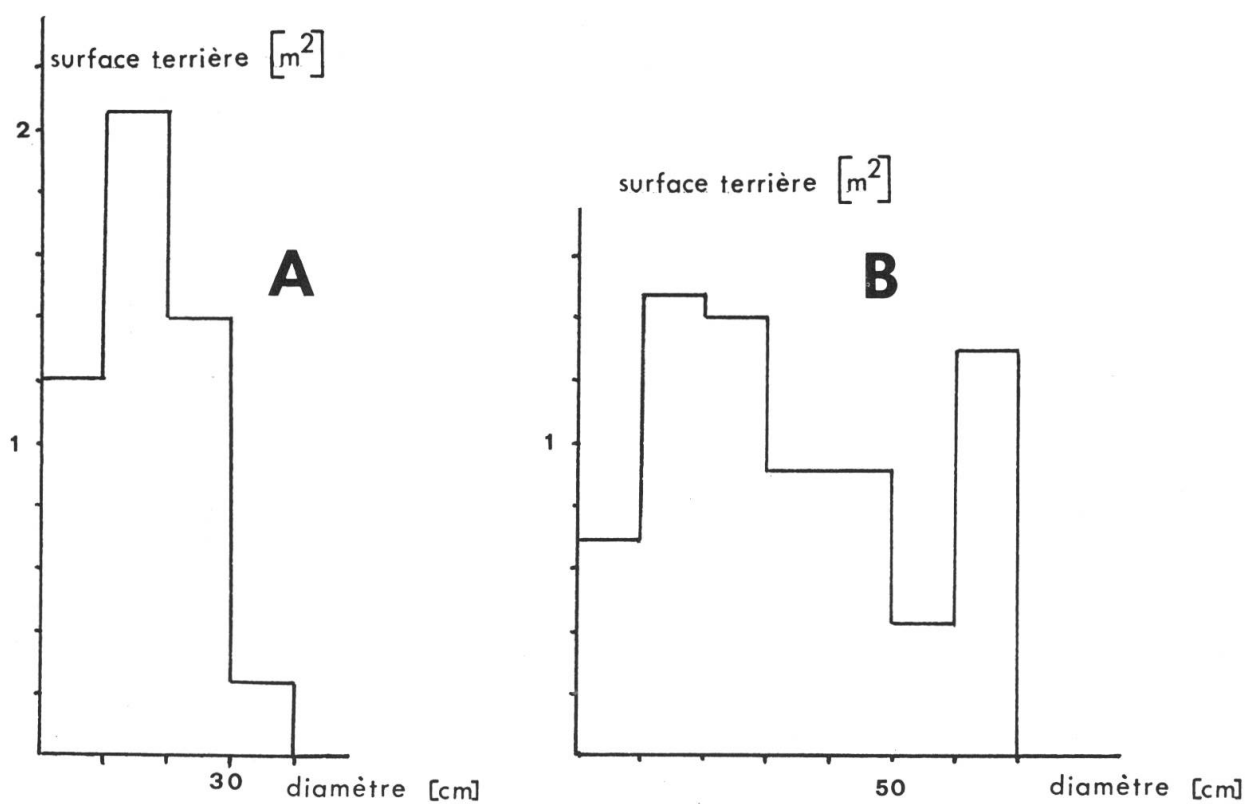


Fig. 2. — Histogrammes des distributions de la surface terrière par classe de diamètre.
A: forêt secondaire de 10 ans. B: forêt secondaire de 30 ans.

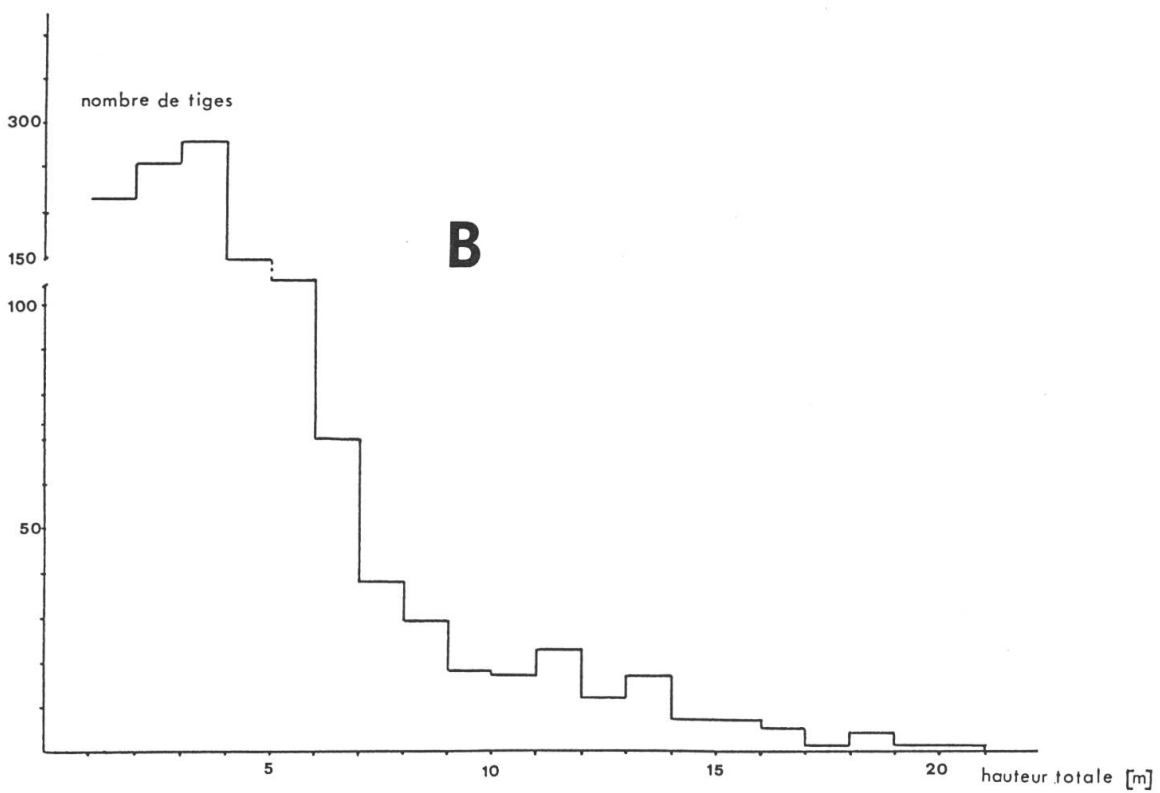
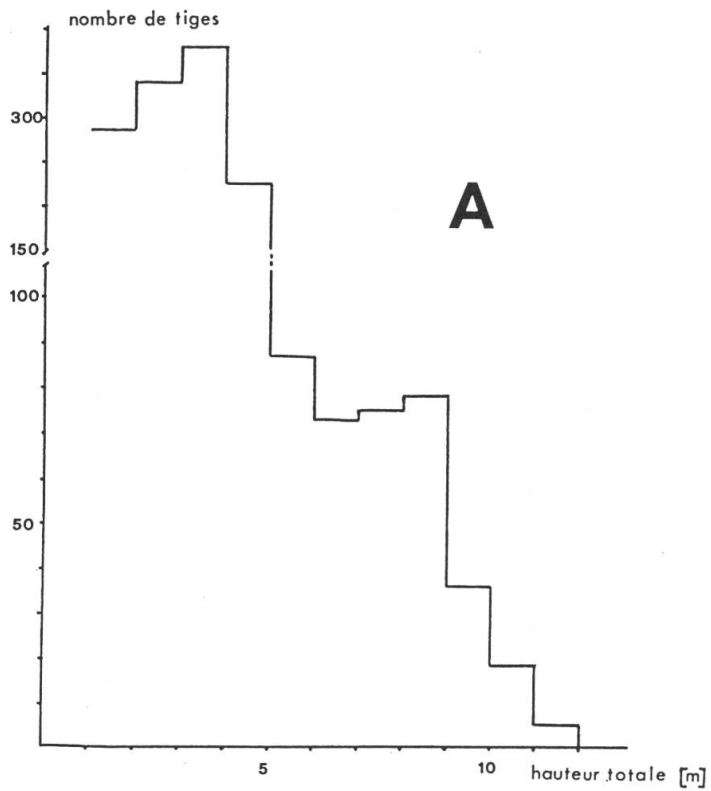


Fig. 3. — Histogrammes des distributions des arbres et arbustes vivants par classe de hauteur totale ($H \geq 1$ m).
A: forêt secondaire de 10 ans. B: forêt secondaire de 30 ans.

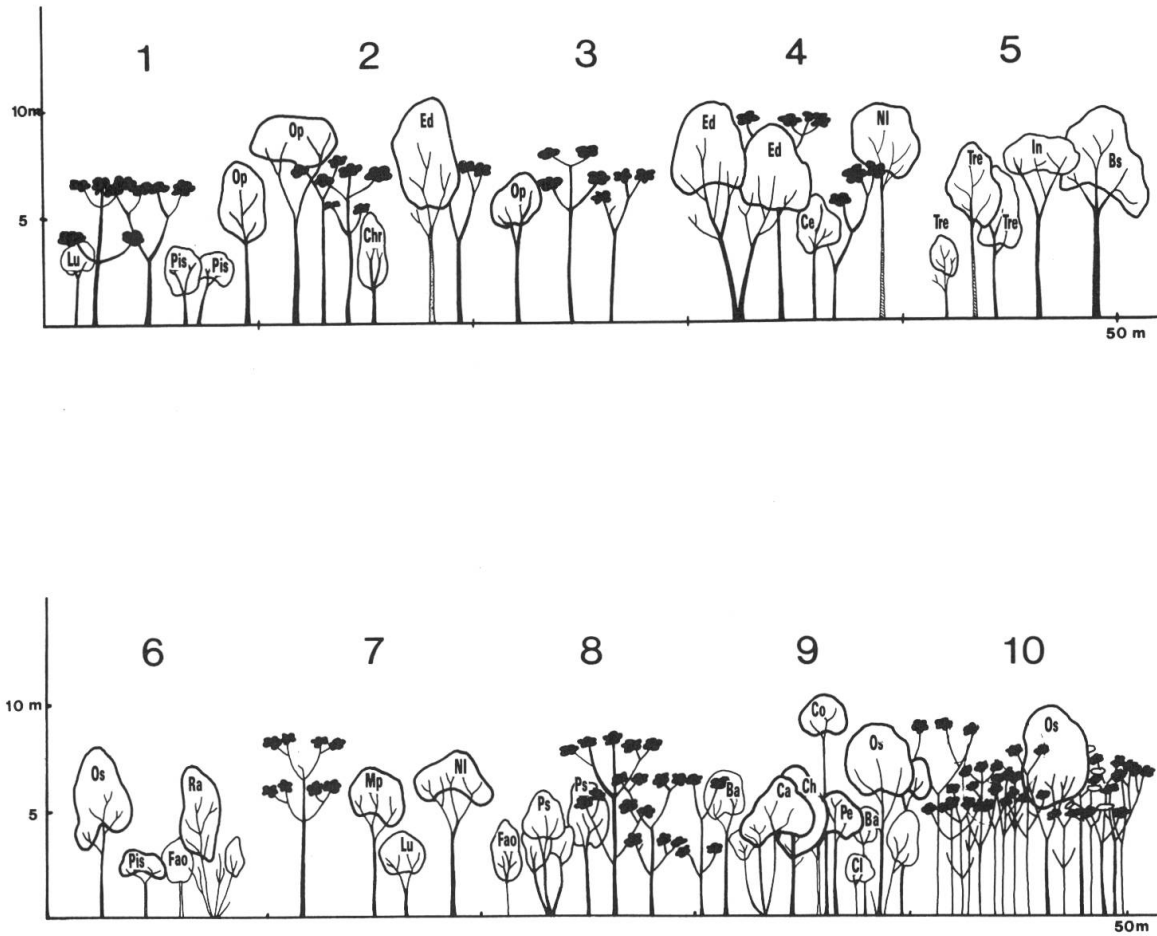
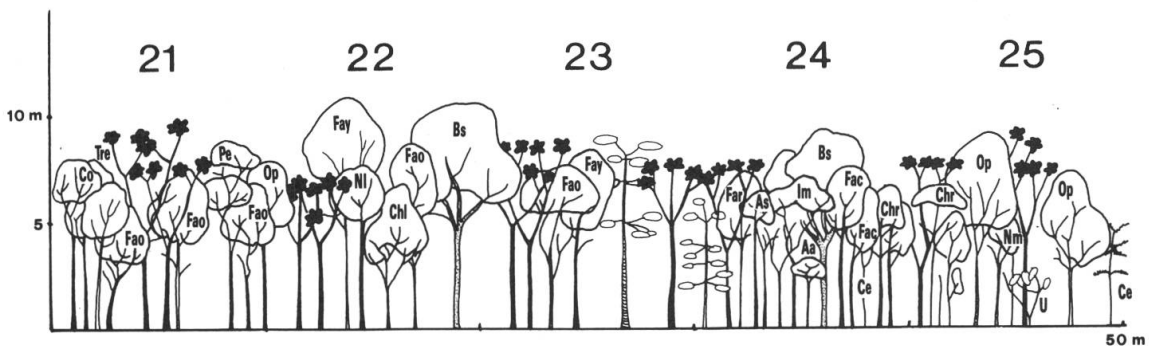
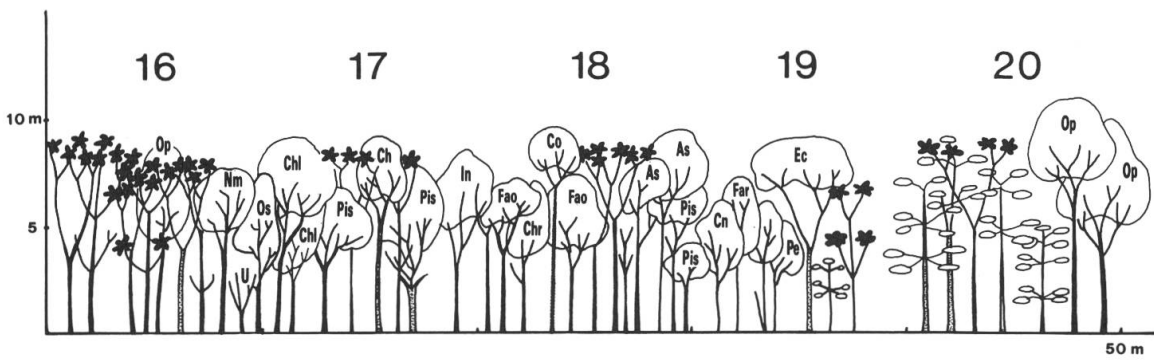
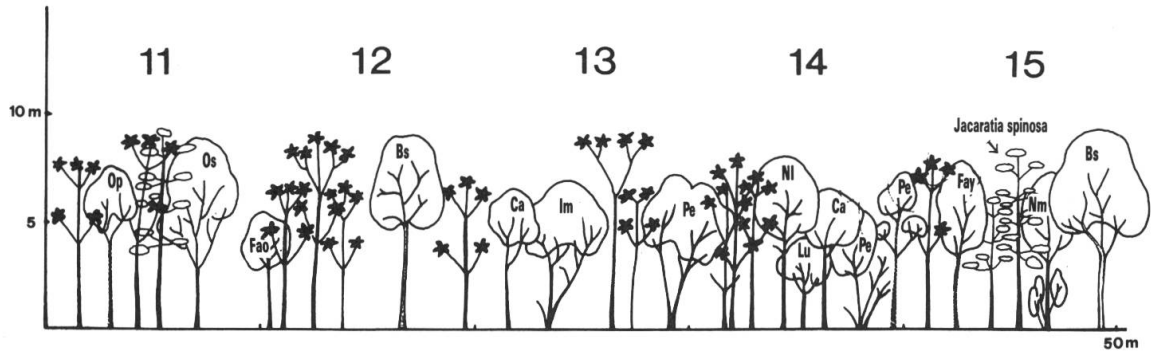


Fig. 4. — Diagrammes des profils de la forêt secondaire de 10 ans.

Aa: *Annona amambayensis*; **As:** *Annona squamosa*; **Ap:** *Aspidosperma australe*; **Ba:** *Balfourodendron riedelianum*; **Bs:** *Bastardiopsis densiflora*; **Ca:** *Cabralea canjerana*; **Ce:** *Cedrela fissilis*; **Cn:** *Cestrum intermedium*; **Ch:** *Chorisia speciosa*; **Chl:** *Chlorophora tinctoria*; **Chr:** *Chrysophyllum gonocarpum*; **Cl:** *Cordia ecalyculata*; **Co:** *Cordia trichotoma*; **Ed:** *Endlicheria paniculata*; **Ec:** *Enterolobium contortisiliquum*; **Fac:** *Fagara chiloperone*; **Fay:** *Fagara hyemalis*; **Far:** *Fagara riedeliana*; **Fao:** *Fagara rhoifolia*; **Im:** *Inga marginata*; **In:** *Inga uruguensis*; **Lu:** *Luehea divaricata*; **Mp:** *Machaerium paraguariense*; **Nl:** *Nectandra lanceolata*; **Nm:** *Nectandra megapotamica*; **Op:** *Ocotea puberula*; **Os:** *Ocotea spectabilis*; **Pe:** *Peltophorum dubium*; **Ps:** *Peschiera australis*; **Pis:** *Pisonia ambigua*; **Ra:** *Rapanea umbellata*; **Tre:** *Trema micrantha*; **U:** *Ureia caracasana*.



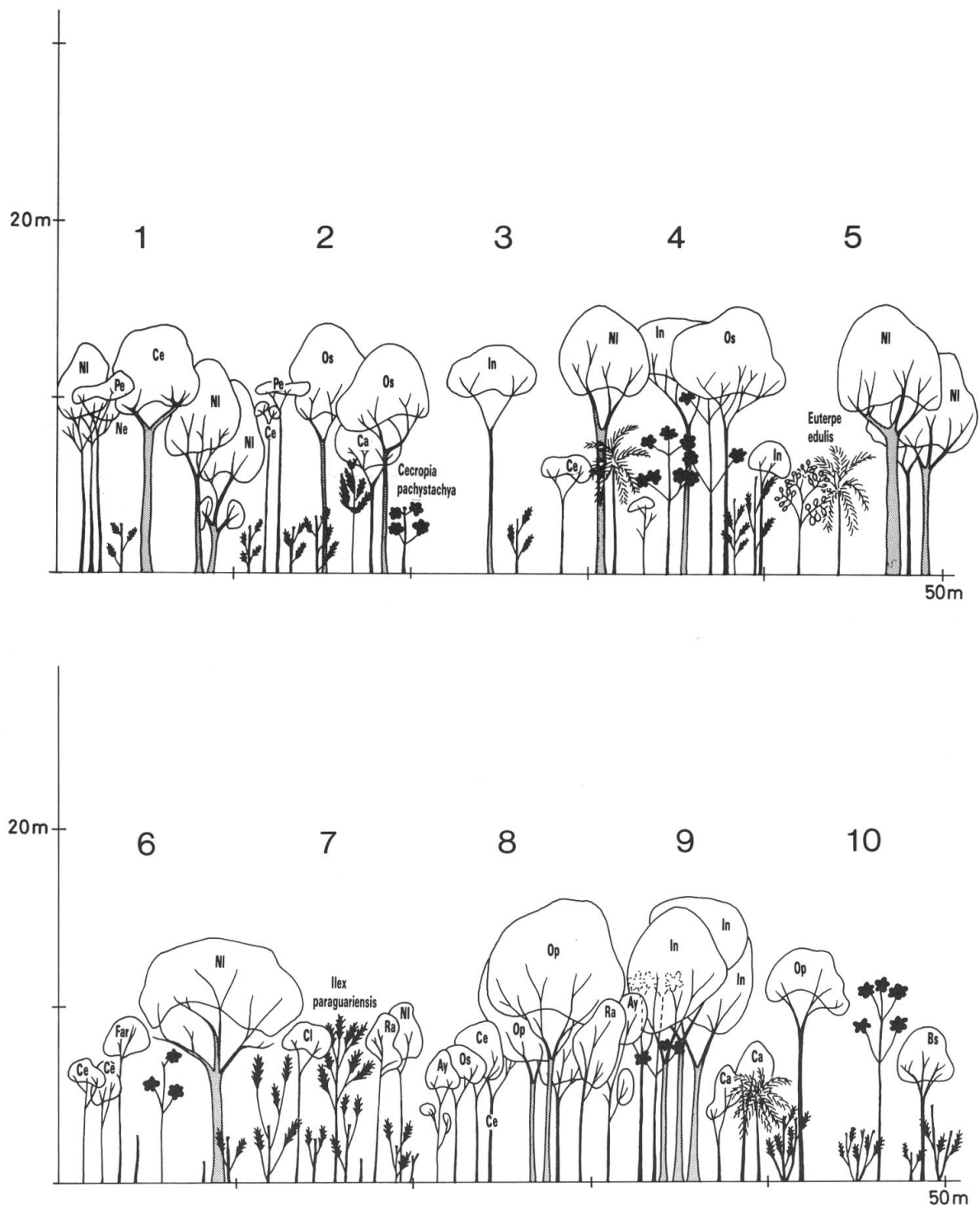


Fig. 5. — Diagrammes des profils de la forêt secondaire de 30 ans.

Ac: *Acacia polyphylla*; **Al:** *Alchornea triplinervia*; **Ae:** *Allophylus edulis*; **Ay:** *Aloysia virgata*; **As:** *Annona squamosa*; **Ba:** *Balfourodendron riedelianum*; **Bs:** *Bastardiopsis densiflora*; **Ca:** *Cabralea canjerana*; **Ce:** *Cedrela fissilis*; **Chl:** *Chlorophora tinctoria*; **Chr:** *Chrysophyllum gonocarpum*; **Cl:** *Cordia ecalyculata*; **Co:** *Cordia trichotoma*; **Di:** *Diatenopteryx sorbifolia*; **E:** *Euterpe edulis*; **Far:** *Fagara riedeliana*; **Gi:** *Gilibertia cuneata*; **Guk:** *Guarea kunthiana*; **Gum:** *Guarea macrophylla*; **In:** *Inga uraguensis*; **Nl:** *Nectandra lanceolata*; **Op:** *Ocotea puberula*; **Os:** *Ocotea spectabilis*; **Pe:** *Peltophorum dubium*; **Ra:** *Rapanea umbellata*; **Se:** *Sebastiania brasiliensis*.

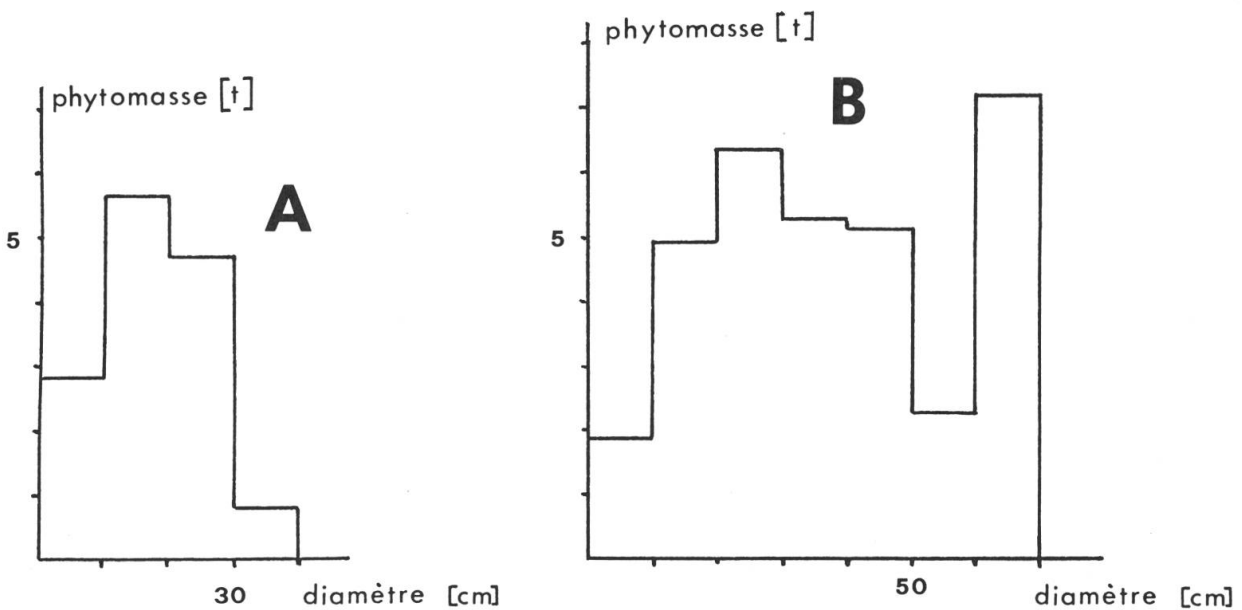


Fig. 6. — Histogrammes des distributions de la phytomasse par classe de diamètre.
A: forêt secondaire de 10 ans. B: forêt secondaire de 30 ans.

Physionomie

L'aspect des troncs en forêt secondaire de 30 ans n'offre rien de particulier; leur base est cylindrique ou cônique. En revanche, en forêt secondaire de 10 ans, nous avons remarqué que les *Cecropia pachystachya* ont très souvent des racines échasses.

L'examen de la physionomie foliaire (Tab. 6) nous permet de constater peu de différences entre les forêts secondaires de 10 et 30 ans et la forêt primaire, lorsque l'on s'arrête au niveau spécifique (STUTZ DE ORTEGA, 1987, Tab. 6). Si l'on considère le nombre d'arbres dont le D est supérieur ou égal à 10 cm, c'est à dire les arbres mesurant au moins 6 m de haut, on s'aperçoit que le spectre des types de feuille établi en forêt secondaire de 30 ans est proche de celui établi en forêt exploitée pour la canopée (STUTZ DE ORTEGA, 1987, Fig. 9C). Quant au spectre des tailles de feuille de la forêt secondaire de 30 ans, il ne ressemble à aucun de ceux établis antérieurement. Cette formation est beaucoup plus riche en arbres mésophylles que les types de forêts déjà examinés; sa richesse en lauracées explique ce fait.

Entre la forêt secondaire de 10 ans et celle de 30 ans, les spectres de types de feuille diffèrent peu. Par contre, les arbres du fourré de 10 ans sont proportionnellement plus macrophylles, ce qui est dû à la présence importante de *Cecropia pachystachya*.

Composition floristique

Arbres et arbustes: diversité floristique et espèces prépondérantes

Les valeurs du quotient de mélange présentées au tableau 7, soit 0.18 pour la forêt secondaire de 10 ans et 0.16 pour celle âgée de 30 ans, sont révélatrices d'une diversité floristique moindre dans ces deux stades successionnels par rapport à la forêt climax (STUTZ DE ORTEGA, 1987, Tab. 7). D'autre part, dans ces deux stades secondaires, le nombre d'espèces représentées par un seul spécimen est deux fois moins grand qu'en forêt climax. Pour la forêt secondaire de 30 ans, la raison de cet état réside dans le fait qu'à ce stade de la succession, les espèces fréquentes en forêt climax sont déjà établies, mais pas les espèces rares ou très occasionnelles (*Styrax leprosus*, *Hexachlamys edulis*, *Annona amambayensis*, *Didymopanax longepetiolatus*, etc).

Enfin, la présence de palmiers dans ces deux stades successionnels est encore très discrète. Dans le fourré âgé de 10 ans, on a répertorié des plantes d'*Arecastrum romanzoffianum* mesurant 2 cm

de diamètre au plus et quelques plantules d'*Euterpe edulis*. Dans la forêt secondaire de 30 ans, qui est située presque en bordure du rio Parana dans une zone encore riche en *Euterpe edulis*, c'est cette espèce de palmier que l'on a observé dans le peuplement. Nous en avons dénombré 4 plantes vivantes au D supérieur ou égal à 10 cm; l'*Arecastrum romanzoffianum* n'est représenté dans cette station que par 8 plantules. Ces observations vérifient un fait connu dans d'autres régions néotropicales, à savoir que les palmiers n'apparaissent que très progressivement dans les successions secondaires.

Le calcul de l'indice de valeur d'importance (IVI) pour chaque espèce comportant au moins un arbre au D supérieur ou égal à 10 cm nous permet de distinguer les espèces prépondérantes dans chacune des deux formations secondaires examinées (Tab. 8). En considérant les valeurs d'IVI supérieures ou égales à 10, nous avons pu établir les deux listes d'espèces suivantes:

- Forêt secondaire de 10 ans: *Cecropia pachystachya*, *Jacaratia spinosa*, *Ocotea puberula*, *O. spectabilis*, *Bastardiopsis densiflora*, *Pisonia ambigua*, *Fagara rhoifolia*, *F. hyemalis*, *Peschiera australis*, *Inga uraguensis*.
- Forêt secondaire de 30 ans: *Nectandra lanceolata*, *Cedrela fissilis*, *Ocotea spectabilis*, *O. puberula*, *Cabralea canjerana*, *Inga uraguensis*, *Cecropia pachystachya*, *Ilex paraguariensis*, *Peltophorum dubium*, *Annona squamosa*.

On s'aperçoit immédiatement qu'à dix ans, une succession est dominée par une association d'arbustes et d'arbres héliophiles auxquels sont adjoints des lauracées appartenant au peuplement de la forêt climax. L'importance du *Cecropia pachystachya* est même telle que l'on pourrait désigner ce stade de succession de "fourré à *Cecropia*".

Les héliophiles *Cecropia pachystachya*, *Jacaratia spinosa*, *Bastardiopsis densiflora*, *Peschiera australis*, *Inga uraguensis* et les deux *Fagara* sont des espèces connues pour coloniser les vieilles friches, les lisières, les forêts exploitées, les bord de route ainsi que les rives des cours d'eau. Le *Pisonia ambigua* est un arbuste de lisière, peu fréquent dans la région. Les lauracées *Ocotea puberula*, *O. spectabilis* et *Nectandra lanceolata* sont des espèces communes en forêt climax. Nous avons même remarqué que *O. spectabilis* fait partie des espèces prépondérantes de la forêt climax (STUTZ DE ORTEGA, 1987). Quant à *Nectandra megapotamica*, qui est présente en forêt climax surtout sous forme de jeunes plants et très développée en forêt exploitée (STUTZ DE ORTEGA, 1987 Tab. 1A et 1C), elle semble avoir débuté plus tard dans la succession (IVI = 6,74) mais possède un semis bien plus important que les trois autres lauracées préalablement citées. Quant à *Endlicheria paniculata*, sa population dans cette succession est comparable à celle de *N. lanceolata*. Le développement de ces lauracées nous suggère qu'il s'agit là d'espèces forestières très adaptables et tolérantes à des conditions microenvironnementales bien différentes de celles de la forêt climax et auxquelles d'autres espèces forestières ne résistent pas. Nous avons d'ailleurs pu observer, dans la forêt de bas de pente, que quatre d'entre-elles ont un établissement beaucoup plus important que certaines espèces prépondérantes de la forêt climax.

Parmi les espèces prépondérantes de la forêt secondaire de 30 ans, les lauracées *Nectandra lanceolata*, surtout, puis *Ocotea spectabilis* et *O. puberula* occupent le plus haut niveau d'importance. Les deux méliacées *Cedrela fissilis* et *Cabralea canjerana* tiennent aussi une place considérable dans cette communauté. L'*Inga uraguensis*, dont on avait remarqué l'importance dans le stade 10 ans, dépasse en valeur d'importance le *Cecropia pachystachya*. Ce groupe dominant comporte encore le *Peltophorum dubium*, une légumineuse très fréquente dans la forêt climax, l'*Annona squamosa* ainsi que l'*Ilex paraguariensis* provenant de l'ancienne plantation.

Ces observations confirment parfaitement nos suppositions quant au rôle joué par les lauracées dans la reconstitution forestière. On remarque aussi la régénération de *Cedrela fissilis*, l'espèce la plus importante de la forêt climax, est tout à fait appréciable après 30 ans de succession. On pourrait qualifier le stade 30 ans de "forêt de lauracées à *Cedrela fissilis*".

Notons enfin que dans cette formation l'importance que possèdent ensemble les espèces dont l'IVI est supérieur ou égal à 10 est proportionnellement beaucoup plus grande que dans les autres phases sylviginétiques observées (86 pour 300 contre 56 pour 300 en forêt climax).

Composition du sous-bois

Nous avons inventorié les herbacées, les lianes et les sous-arbustes selon le procédé décrit précédemment (STUTZ DE ORTEGA, 1987). Ces relevés figurent aux tableaux 9 et 10.

Dix ans après le début de la succession, la plupart des espèces du sous-bois de la forêt climax sont déjà intégrées à la communauté secondaire. Certaines constituent une population tout à fait comparable à celle que l'on peut observer en forêt climax (par ex. *Piper amalago* var. *medium*). D'autres, en revanche, s'intègrent à cette communauté dans une proportion différente. On remarque, tout d'abord, qu'au sol l'*Hydrocotyle callicephala* est bien moins dense qu'en forêt climax. Le *Ruellia sanguinea*, fréquent en forêt climax, est peu développé, alors qu'une autre acanthacée, habituelle dans les grandes clairières, le *Justicia flexuosa*, est présent dans cette formation.

Nous avons pu observer le *Bromelia balansae* dans la forêt de bas de pente; c'est une espèce fréquente dans les friches au sol très humide.

La présence des fougères est importante à ce stade de succession. Le *Lastreopsis effusa* est ici beaucoup plus développé qu'en forêt climax; ainsi en va-t-il de *Pteris deflexa*. A ce stade, on trouve fréquemment la *Dennstaedtia globulifera*, une fougère absente de notre parcelle de forêt climax, mais commune en forêt exploitée.

La composition en graminées est plus variée qu'en forêt climax, ce qui est dû à la présence de graminées héliophiles de distribution non forestière. Toutefois, la graminée ayant le plus important recouvrement est *Olyra ciliatifolia*, une espèce de la forêt primaire.

A ce stade de la succession, on remarque encore la présence de deux marantacées fréquentes dans les très jeunes stades secondaires (cf. analyse des stades 1, 2 et 3 1/2 ans) et l'extrême rareté de *Psychotria leiocarpa*.

Au niveau des sous-arbustes, on constate qu'il y a encore peu de *Justicia brasiliana*, alors que le *Trichilia elegans* est assez bien représenté. Le *Piper amalago* var. *medium*, qui, avec l'espèce précédente, possède le plus fort recouvrement dans la strate sous-arbustive de la forêt climax, est déjà très bien représenté à ce stade de la succession; le *Piper gaudichaudianum* est, lui, nettement plus rare. Les sous-arbustes qui sont absents ou très rares dans la forêt climax et bien développés dans cette station sont: *Dalbergia frutescens*, *Pisonia aculeata*, *Seguiera aculeata*, *Celtis triflora*, *Solanum gracilimum* et *Hybanthus bigibbosus*.

La richesse en lianes est grande. Plusieurs espèces de la forêt climax sont absentes de cette station. C'est à la présence de nombreuses lianes herbacées héliophiles que cette communauté secondaire doit sa structure de fourré. Sur 27 espèces, 20 sont absentes de notre relevé en forêt climax.

En forêt secondaire de 30 ans, on remarque au sol la présence dominante de *Geophila macropoda*; l'*Hydrocotyle callicephala* et le *Geophila repens* sont moins abondants. A la strate herbacée supérieure, le recouvrement est essentiellement dû à trois fougères, *Lastreopsis effusa*, *Pteris deflexa* et *Thelypteris hispidula* et une graminée *Olyra ciliatifolia*. Cette dernière possède ici un recouvrement plus important qu'en forêt climax. L'acanthacée *Ruellia sanguinea* est plus fréquente qu'au stade "10 ans", mais beaucoup moins qu'en forêt climax.

Le sous-arbuste le plus abondant est le *Piper amalago* var. *medium*. Puis, participant à la strate sous-arbustive, on trouve principalement: *Acacia paniculata*, *Dalbergia frutescens*, *Gouania latifolia*, *Hamelia patens* et *Allophylus guaraniticus*. Ces espèces sont typiques des fourrés (cf. stade "10 ans"), des lisières et des forêt exploitées. En forêt climax, leur présence est limitée aux grandes clairières. La sapindacée *Allophylus guaraniticus* est un des sous-arbustes principaux de la forêt primaire de bas de pente.

En ce qui concerne la population de lianes, nous notons la présence, peu marquée, des espèces héliophiles relevées dans les très jeunes stades secondaires comme dans le fourré de 10 ans.

Epiphytes

Dans la forêt secondaire de 10 ans, aucun épiphyte n'a été observé. Dans la forêt secondaire de 30 ans, les épiphytes sont rares. Les espèces répertoriées dans cette station sont: *Bilbergia nutans*, *Rhipsalis cassytha*, *R. cereuscula* et *R. lumbricoides*, soit des broméliacées et des cactacées qui indiquent que cette station est plus sèche que la forêt climax et la forêt de bas de pente.

Richesse floristique

Aux figures 7 & 8, nous avons représenté les courbes aire/espèces des deux formations secondaires. Toutes les courbes du stade "10 ans" continuent clairement leur progression au-delà de $1/4$ ha, ce qui rappelle celles de la forêt exploitée (STUTZ DE ORTEGA, 1987 Fig. 12). En forêt secondaire de 30 ans, les courbes aire/espèces sont plus basses et amorcent rapidement un certain plateau, surtout la courbe des espèces du sous-bois. Cette allure rappelle celle des courbes obtenues en forêt primaire (STUTZ DE ORTEGA, 1987 Fig. 10 & 11). L'interprétation de ces observations est la suivante.

Au stade "10 ans", la communauté végétale est composite puisqu'elle comporte des espèces herbacées et des lianes héliophiles, des sous-arbustes et des arbustes pionniers, des espèces secondaires de deuxième installation et des espèces de la forêt climax. Cette présence simultanée des éléments de plusieurs flores ressemble au cas de la forêt exploitée, où nous avons vu qu'une flore héliophile était venue cicatrifier les espaces ouverts dans le peuplement primaire. Après 30 ans de succession, nous constatons une richesse floristique moins élevée qu'au stade "10 ans". En effet, à cet âge, on ne trouve plus dans la succession les herbacées et les lianes pionnières. Elles ont été remplacées par des espèces de la forêt climax. La courbe du sous-bois présente ainsi le même plateau, très rapidement atteint, que l'on remarque en forêt primaire.

Les familles caractéristiques

Forêt secondaire de 10 ans: 73 espèces réparties dans 33 familles.

- Pourcentage des espèces¹: légumineuses 17.8%, rutacées 8.2%, lauracées et méliacées 6.8%, sapindacées 5.4%, borraginacées, flacourtiacées, moracées et solanacées 4.1%, soit 61.4% des espèces réparties dans 9 familles.
- Pourcentage des plantes²: légumineuses 37.4%, moracées 14.4%, lauracées 7.7%, rutacées 7.6%, méliacées 4.9%, apocynacées 4.4%, soit 76.4% des plantes réparties dans 6 familles.

Forêt secondaire de 30 ans: 69 espèces réparties dans 29 familles.

- Pourcentage des espèces¹: légumineuses 17.4%, méliacées, moracées et rutacées 7.2%, lauracées 5.8%, borraginacées, euphorbiacées, flacourtiacées et sapindacées 4.3%, soit 62% dans 9 familles.
- Pourcentage des plantes²: méliacées 24.8%, légumineuses 22.9%, lauracées 8.2%, aquifoliacées 6.6%, moracées 4.8%, sapotacées 4.0, soit 71.3% des plantes dans 6 familles.

En comparant l'importance des familles entre les deux stades de succession et la forêt climax, on s'aperçoit que:

- au niveau du nombre d'espèces par familles, le fourré de 10 ans et la forêt de 30 ans possèdent un spectre très comparable à celui de la forêt climax.
- les myrtacées, qui apparaissent dans les deux spectres de la forêt climax, sont absentes des spectres des deux stades secondaires.

Dynamisme et croissance de la forêt

Relation diamètre/hauteur

Au tableau 11 figurent les résultats de nos comptages des arbres en fonction de leur relation D/H.

En forêt secondaire, la croissance des arbres est généralement rapide. Le peuplement de ces formations est partiellement constitué d'espèces connues pour avoir une capacité à croître très vite.

¹Espèces ayant des plantes vivantes $D \geq 1$ cm.

²Plantes vivantes $D \geq 1$ cm.

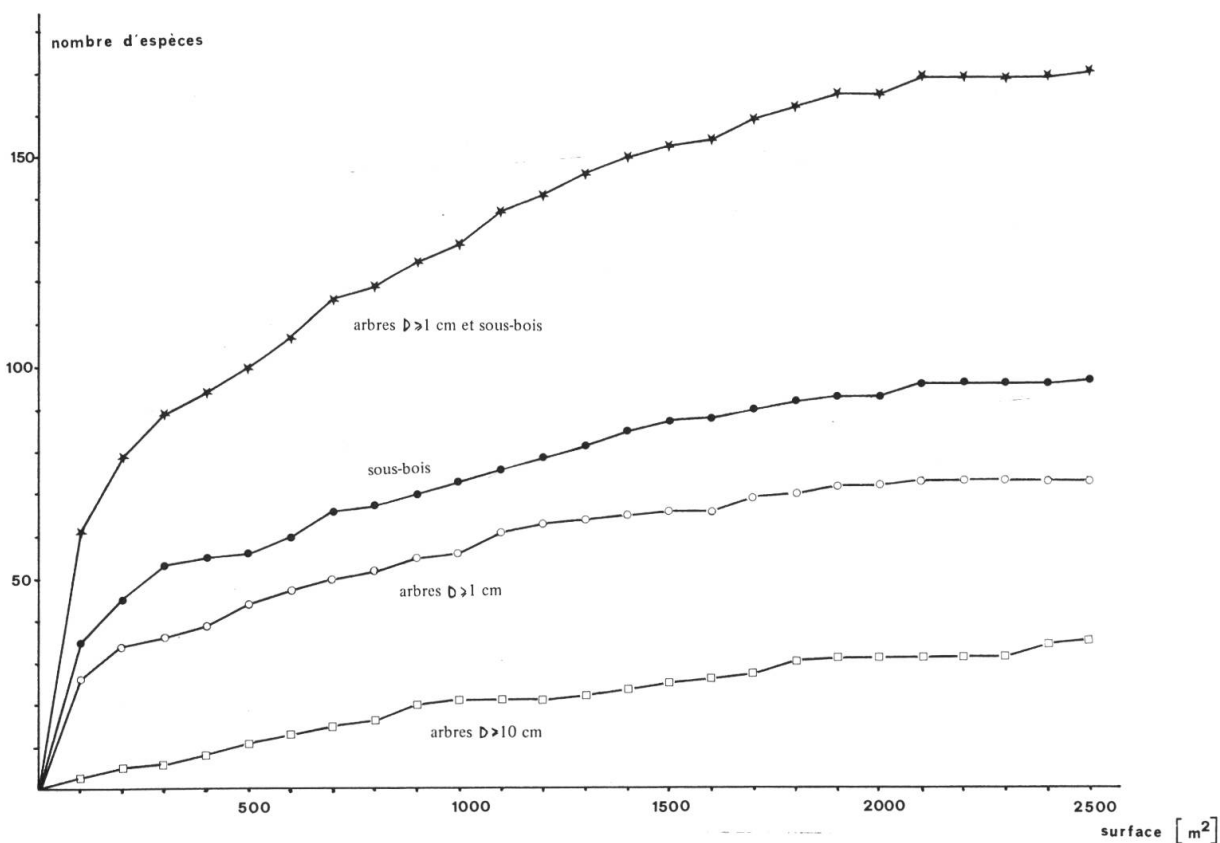
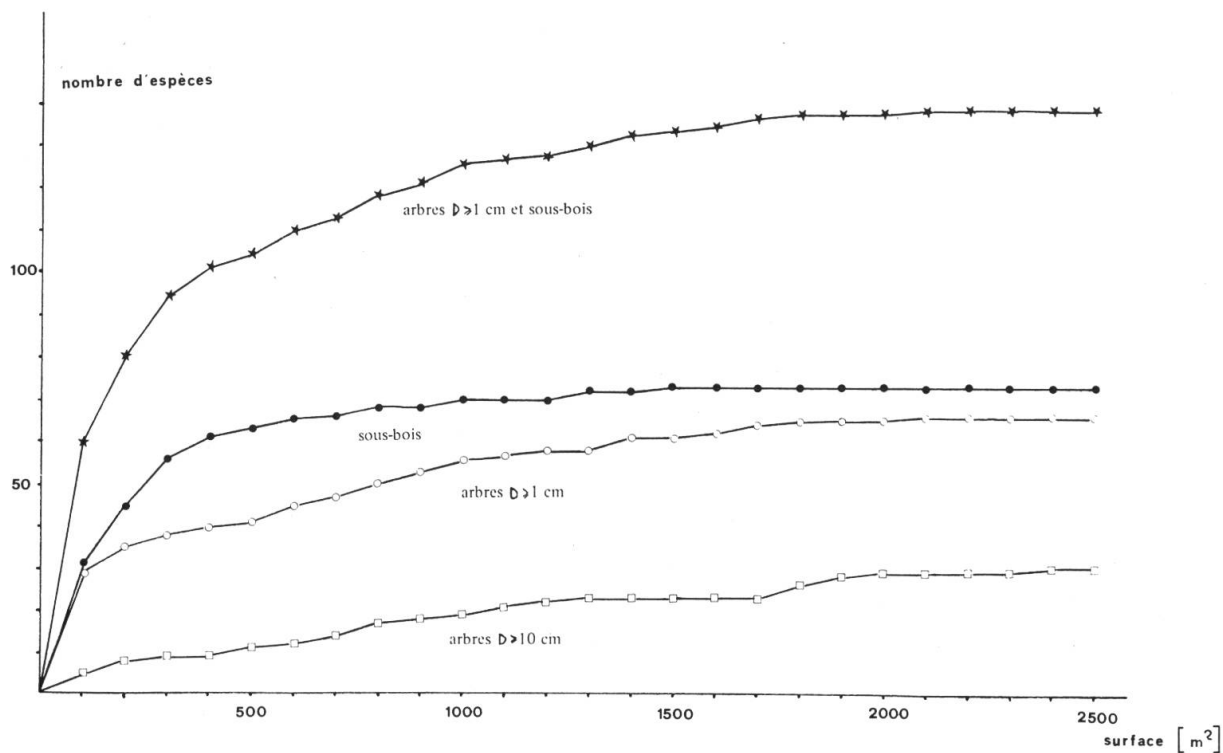


Fig. 7. — Courbes aire/espèces de la forêt secondaire de 10 ans.

Fig. 8. — Courbes aire/espèces de la forêt secondaire de 30 ans.



Par ailleurs, la croissance des jeunes arbres de la forêt climax est aussi stimulée par la quantité de lumière disponible lorsque le couvert est endommagé; sous ces conditions, ces espèces répondent habituellement par une élongation de leur tige au détriment de la croissance cambiale.

L'examen du tableau 11 et sa comparaison avec les tableaux établis en forêt climax et en forêt exploitée (STUTZ DE ORTEGA, 1987 Tab. 12) permettent de remarquer que l'élongation des jeunes arbres est importante dans les deux stades secondaires. En forêt secondaire de 10 ans, dans la catégorie des tout petits diamètres (2 cm), on s'aperçoit que 20% des tiges ont un rapport H/D supérieur à 100, alors que seulement 10,5% en forêt climax; en forêt secondaire de 30 ans, la proportion dans la même classe diamétrique est de 37% et en forêt exploitée nous avons obtenu 48%. En comparant, par exemple, la catégorie $5 \leq D < 10$ et $5 \leq H < 10$, on obtient 132 tiges en forêt secondaire de 10 ans, 141 tiges en forêt secondaire de 30 ans, 134 tiges en forêt exploitée et 53 tiges en forêt climax.

Dans la forêt de 10 ans, les espèces fournissant la plupart des tiges dans cette catégorie de D/H sont: *Peschiera australis*, *Jacaratia spinosa*, *Banara tomentosa*, *Nectandra megapotamica*, *Inga marginata*, *Cecropia pachystachya*, *Balfourodendron riedelianum*, *Chrysophyllum gonocarpum*, *Ocotea spectabilis*, *Fagara hyemalis* et *F. rhoifolia*.

Dans la forêt de 30 ans, ce sont: *Ilex paraguariensis*, *Cordia trichotoma*, *Nectandra lanceolata*, *Peltophorum dubium*, *Cedrela fissilis*, *Cecropia pachystachya* et *Allophylus edulis*. Ces deux listes confirment que dans les forêts perturbées, comme dans les forêts secondaires, la croissance apicale des arbres est rapide, non seulement chez les espèces dont la nature est d'occuper rapidement les espaces libres, soit les pionnières, mais aussi chez les espèces forestières qui, dans ces conditions nouvelles, manifestent une capacité de croissance qu'elles ne peuvent exprimer en forêt climax.

Régénération du peuplement et apport latéral d'espèces

Nous avons compté toutes les plantules (semis; $H < 1$ m et $D < 1$ cm) des espèces arborescentes et arbustives dans chacune des deux parcelles. Les résultats de ces comptages figurent au tableau 1. De plus, nous avons relevé la présence d'espèces seulement à l'état de semis. Ces espèces sont:¹

- Forêt secondaire de 10 ans: *Euterpe edulis* (19), *Eugenia burkardtiana* (4), *Hexachlamys edulis* (8), *Garcinia brasiliensis* (2).
- Forêt secondaire de 30 ans: *Arecastrum romanzoffianum* (8), *Cupania vernalis* (6), *Machaerium paraguariense* (4), *Urera caracasana* (2), *Fagara hyemalis* (1).

Au tableau 12, l'ensemble du semis est considéré en deux groupes: celui des espèces présentes dans le peuplement (avec $D \geq 1$ cm) et celui des espèces extérieures. Cela permet tout d'abord de constater que l'apport latéral d'espèces est modeste dans les deux stades secondaires.

D'autre part, lorsque l'on compare, entre forêt climax, exploitée et secondaires, les quotients des quatre catégories envisagées, on s'aperçoit de plusieurs faits:

- globalement, le semis est moins important dans la forêt secondaire de 10 ans que dans les trois autres formations analysées;
- les espèces sans aucun semis sont plus nombreuses dans la forêt secondaire de 10 ans qu'ailleurs; parmi ces espèces on remarque des espèces pionnières et secondaires longévives (*Cecropia pachystachya*, *Trema micrantha*, *Jacaratia spinosa*, *Fagara* spp. et *Luehea divaricata*), mais aussi des espèces bien établies dans la forêt climax;
- en forêt secondaire de 30 ans, à l'exception de *Cecropia pachystachya*, les espèces sans semis sont toutes représentées par un très petit nombre de tiges (1-3) dans le peuplement; en outre, ce sont des espèces plutôt rares ou occasionnelles en forêt climax.

En comparant la distribution des petits diamètres ($D < 10$ cm) en forêt climax avec celles que l'on a relevées dans les deux forêts secondaires (Fig. 9), on ne note aucune différence significative.

¹Le nombre de plantes figurent entre parenthèses.

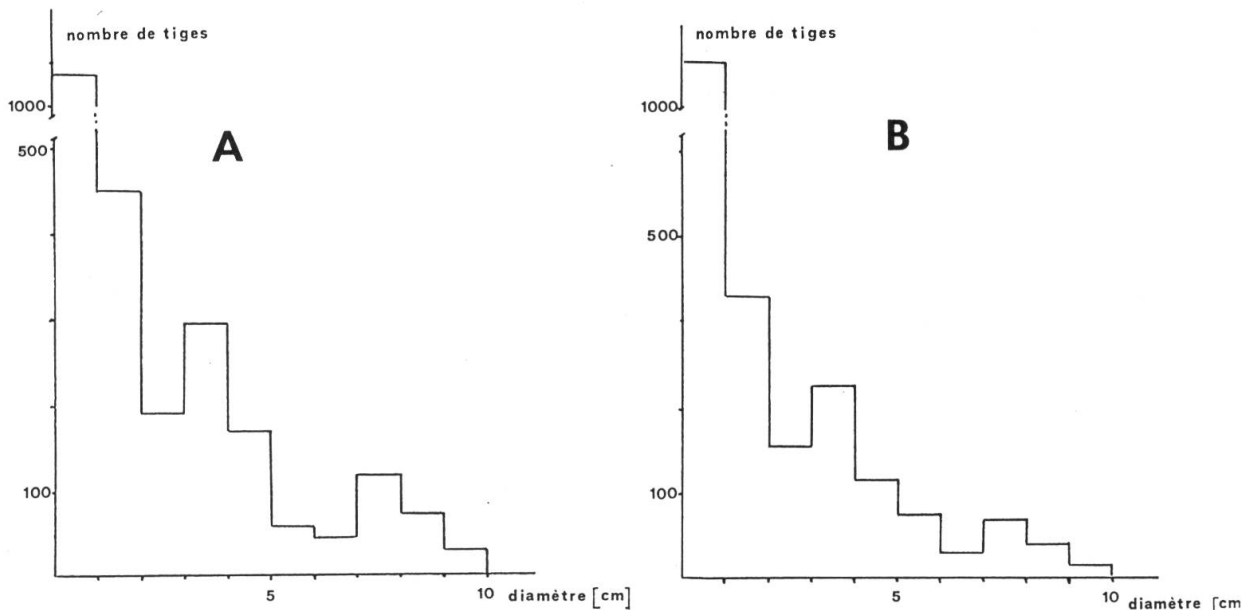


Fig. 9. — Histogrammes des distributions dimétriques des arbres et arbustes dont le $D < 10$ cm; **A**: forêt secondaire de 10 ans; **B**: forêt secondaire de 30 ans.

Analyse du recrû forestier d'une parcelle récemment défrichée

Trois années consécutives, nous avons effectué des relevés floristiques sur 500 m^2 d'une parcelle simplement défrichée un an avant le début de nos investigations. Ces relevés sont présentés au tableau 13 pour les herbacées, les sous-arbustes et les lianes, et au tableaux 14 et 15, pour les espèces arborescentes et arbustives.

De ces tableaux nous tirons les éléments suivants:

- Au niveau des plantes de sous-bois, les premières années de la succession comptent déjà avec la présence de nombreuses espèces de la forêt primaire voisine. La plus grande partie du recouvrement des herbacées est due à des fougères de la forêt primaire (*Lastreopsis effusa*, *Pteris deflexa*, *Thelypteris hispidula*) ou de stations plus éclairées (*Dennstaedtia globulifera*) ainsi qu'à des herbacées bien installées en forêt primaire (*Olyra ciliatifolia*, *Piper mikanianum*, *Ruellia sanguinea*) ou limitées à des endroits très exposés comme les lisières, les clairières et les forêt exploitées (*Heliotropium transalpinum*, *Canna paniculata*, *Maranta divaricata*, *Acalypha villosa*).
- Plusieurs espèces, absentes de la forêt, sont nombreuses durant ces trois premières années de succession. Ce sont toutes des espèces communes dans les cultures et les bords de chemins (*Amaranthus quitensis*, *Iresine diffusa*, *Baccharis* sp., *Eupatorium hecathantum*, *Pterocaulon interruptum*, *Digitaria insularis*, *Paspalum plicatum*, *Setaria palmifolia*, *Desmodium* sp., *Buddleia brasiliensis*, *Calathea lindbergii*, *Solanum americanum* var. *nodiflorum*).
- La population de sous-arbustes est un mélange d'espèces de friches et de broussailles (*Cordia monosperma*, *Tournefortia paniculata*, *Carica papaya*, *Manihot grahami*), de clairières (*Acacia paniculata*, *Celtis triflora*) et de forêt primaire (*Justicia brasiliana*, *Piper amalago* var. *medium*, *P. gaudichaudianum*).
- La population de lianes est importante et variée. Les espèces les plus développées sont en majorité des espèces absentes de la forêt primaire (*Aristolochia triangularis*, *Dalechampia micromeria*, *D. stipulacea*, *Centrosema hastatum*, *Dicella nucifera*, *Mascagnia ovatifolia*, *Manettia luteo-rubra*, *Urvillea ulmacea*, entre autres. On remarque que

plusieurs espèces sont présentes à 1 an puis disparaissent brusquement de la communauté (*Passiflora tenuifolia*, *Banisteriopsis muricata*, *Dioscorea dodecaneura*, *Clematis dioica*, *Anchietea pyrifolia*, etc).

- En ce qui concerne les espèces arborescentes et arbustives, le tableau 14 nous apprend qu'après 1 an de recrû, 31 espèces sont présentes dont 21 par des rejets du peuplement primaire et 10 sous forme de semis. Après 2 ans, 3 espèces avaient disparu de la succession et 5 espèces y étaient nouvelles. En outre, durant la seconde année, 3 espèces déjà présentes par des rejets apparurent sous forme de semis.

Sur le plan phytosociologique, cette succession se présente:

- A 1 an comme un fourré de 2,5 m à 3 m de hauteur codominé par *Solanum granuloseleprosum*, à raison de 30-35 plantes vivantes au mètre carré, et *Trema micrantha*, à raison de 12-16 plantes vivantes au mètre carré.
- A 2 ans comme un fourré de 4-4,5 m de hauteur, moins dense qu'avant et dont une partie des constituants sont morts. On y répertorie 18-20 *Solanum* vivants par mètre carré et 10-12 *Trema* vivants par mètre carré.
- A 3 1/2 ans, le fourré atteint la hauteur moyenne de 5-6 m et est surtout peuplé de *Solanum* et de *Trema* dont la mortalité est très élevée (voir tab. 15). Le sous-arbuste *Manihot grahami* possède à ce stade une importante population dont le déclin à déjà commencé. Les espèces les plus fréquentes sont ensuite: *Cecropia pachystachya*, *Peschiera australis* et *Urera caracasana*. L'espèce participant le plus au semis est le *Machaerium paraguayense*. On ne trouve, par ailleurs, plus aucun jeunes plants des dominants *Solanum* et *Trema*. Notons enfin, qu'entre 2 et 3 1/2 ans, 7 espèces forestières ont disparu de la succession et 9 y sont apparues, dont le palmier *Euterpe edulis*.

Conclusion

La forêt des rives paraguayennes du rio Parana est un des derniers massifs de forêt subtropicale du monde actuel. Cette forêt, habituellement considérée comme une extension occidentale de l'immense massif forestier qui recouvrait, jadis, le Brésil méridional, la mata atlantica, est aujourd'hui un des deux derniers vestiges de ce massif; la forêt naturelle du rio Uruguay étant le second. En effet, la forêt côtière du Brésil n'existe pratiquement plus. Les états de Santa Catarina et de Rio Grande do Sul sont presque totalement défrichés. Quant à la forêt de l'état du Parana (Brésil) et de la province de Misiones (Argentine), elle est à ce jour quasiment réduite à néant. L'état du Parana est essentiellement occupé par des pâturages et la forêt à *Araucaria angustifolia* n'y subsiste plus que par quelques lambeaux de forêts-galerie. La province argentine de Misiones, quant à elle, est devenue une gigantesque et monotone plantation de pins.

Ainsi, c'est au Paraguay, seulement, qu'existe encore de nos jours d'importantes surfaces de la forêt naturelle de cette partie de l'Amérique australe. Notons que si le défrichement et l'exploitation sont déjà bien avancés dans les départements du Haut Parana, de Caazapa et d'Itapua, en revanche, les départements de Canindeyu et Amambay demeurent des territoires presque exclusivement forestiers.

Bien que la diversité floristique de la forêt du Haut Parana ne soit pas aussi élevée que celle d'une formation de région intertropicale, nous avons observé une grande richesse en espèces et en formes biologiques. En outre, cette forêt renferme plusieurs espèces endémiques. Parmi celles-ci, nos relevés comportent: *Arrabidaea mutabilis*, *Macfadyena mollis*, *Hennecartia omphalandra*, *Balfourodendron riedelianum* et *Holocalyx balansae*; les trois derniers étant des genres monospécifiques.

Nous avons vu plus haut que les conditions climatiques et l'influence du rio Parana permettent à certains taxa tropicaux (*Bignoniaceae*, *Leguminosae*, *Myrtaceae*, *Meliaceae*, *Sapindaceae*) d'être bien représentés dans cette forêt et d'y occuper même une place fort importante sur le plan phytosociologique (*Cedrela*, *Peltophorum*, etc). La haute diversité spécifique des *Meliaceae* (7 espèces), qui est la famille d'arbres la plus importante d'Amérique tropicale, est un révélateur de la richesse

du sol forestier. Il est d'ailleurs tout à fait probable que la qualité des sols ferrugineux à ferralitiques d'origine basaltique de cette région et l'importante réserve d'eau sous-terrainne soient des éléments déterminants pour l'existence d'une forêt aussi dense et floristiquement riche. Notons encore que l'importante diversité spécifique des *Rutaceae* est typique du bassin du Parana (KLEIN in REITZ, 1965-), tandis que la richesse en *Myrtaceae* est un caractère de la mata atlantica (SOBRAL, comm. pers.)

L'exploitation et la destruction forestière, qui se poursuit dans la forêt du Haut Parana, conduit à d'importantes modifications de cet écosystème, bien que celui-ci fasse preuve de beaucoup de dynamisme. Dans ce travail, nous nous sommes attachés aux modifications d'ordre floristique et nous avons vu qu'une intervention humaine d'une certaine intensité entraîne d'abord la multiplication d'espèces pionnières et leur invasion de l'écosystème forestier. Avec le temps, les pionniers régressent et plusieurs espèces abondantes dans la forêt climax possèdent un recrû très appréciable (*Cedrela fissilis*, *Cordia trichotoma*, *Peltophorum dubium*, *Ocotea spectabilis*, *O. puberula*, *Nectandra lanceolata*, *N. megapotamica*, *Balfourodendron riedelianum*). Mais la perturbation de l'écosystème reste bien visible, et cela de deux manières.

Premièrement certaines espèces sont vraisemblablement incapables de repousser lorsque l'écosystème est trop perturbé. Les forestiers locaux déplorent l'absence de recrû de *Tabebuia heptaphylla* (et probablement *T. impetiginosa*), le lapacho rosado, un des arbres préférés au Paraguay.

Deuxièmement, notre étude a permis de mettre en évidence que certains taxa de seconde importance dans la forêt climax du Haut Parana prospèrent grâce à l'ouverture pratiquée dans le couvert forestier, voire à sa destruction. Ces taxa (*Lonchocarpus*, *Machaerium*, *Chorisia*, *Luehea*, *Inga*, surtout) sont fréquents, soit dans des massifs forestiers situés à des latitudes plus méridionales, c'est à dire qui se rapprochent des formations de climat très contrasté, soit dans des régions au climat plus sec (*Chorisia speciosa* dans le Chaco). La progression de ces taxa est-elle le signe d'une augmentation du caractère xérophytique de la forêt du Haut Parana? Si oui, jusqu'à quel point l'exploitation forestière influe-t-elle sur cette augmentation?

C'est sur ces deux questions que nous concluons ce travail de recherche, tout en invitant le lecteur à les considérer comme des hypothèses nécessitant un approfondissement de l'étude de cette forêt et particulièrement de la biologie de ses espèces édificatrices.

Tableau 1B (suite). — Inventaire des arbres et arbustes, forêt secondaire de 30 ans.

| | Diamètre | | | | | | | | | | Hauteur totale | | | | | | | Total arbres vivants | Arbres cassés | Arbres morts | |
|---------------------------------------|----------|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----------------|----|----|----|-----|-----|-----|----------------------|---------------|--------------|-----|
| | ≥1 | ≥2 | ≥3 | ≥5 | ≥10 | ≥15 | ≥25 | ≥35 | ≥45 | ≥60 | ≥80 | ≥1 | ≥2 | ≥3 | ≥5 | ≥10 | ≥15 | | | | ≥25 |
| | <1 | <2 | <3 | <5 | <10 | <15 | <25 | <35 | <45 | <60 | <80 | <2 | <3 | <5 | <10 | <15 | <25 | | | | >25 |
| <i>Piptadenia rigida</i> | 13 | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — |
| LOGANIACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Strychnos brasiliensis</i> | 6 | 2 | 1 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 4 | — | — |
| MALVACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Bastardiopsis densiflora</i> | — | — | 1 | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | — | — |
| MELLIACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cabralea canjerana</i> | 133 | 21 | 8 | 15 | 5 | 4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 67 | 2 | — |
| <i>Cedrela fissilis</i> | 44 | 11 | 17 | 50 | 42 | 21 | 7 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 149 | 14 | 1 |
| <i>Guarea kunthiana</i> | 38 | 18 | 22 | 38 | 9 | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 89 | — | — |
| <i>Guarea macrophylla</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| subsp. <i>spicaeflora</i> | 10 | 3 | — | 2 | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6 | — | — |
| <i>Trichilia catigua</i> | 4 | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 3 | — | — |
| MORACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Castilla elastica</i> | — | — | — | 2 | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 3 | 3 | — |
| <i>Cecropia pachystachya</i> | — | 2 | 1 | 3 | 12 | 17 | 4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 37 | 2 | 2 |
| <i>Chlorophora tinctoria</i> | 2 | 1 | — | 2 | 2 | 3 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 9 | — | — |
| <i>Ficus citrifolia</i> | — | — | 1 | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | — | — |
| <i>Sorocea bonplandii</i> | 14 | 5 | 1 | 4 | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 12 | — | — |
| MYRSINACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Rapanea umbellata</i> | 62 | 20 | 6 | 10 | 11 | 3 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 51 | 3 | — |
| MYRTACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Campomanesia xanthocarpa</i> .. | 46 | 15 | 4 | 13 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 33 | — | — |
| <i>Eugenia burkartiana</i> | 4 | 2 | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 5 | — | — |
| PALMAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Euterpe edulis</i> | 71 | 1 | 1 | 1 | 11 | 4 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 18 | 1 | 1 |
| POLYGONACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Enneatypus tenuiflorus</i> | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — |
| PROTEACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Roupala meisneri</i> | — | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — |
| ROSACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Prunus subcoriacea</i> | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — |
| RUBIACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Randia armata</i> | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — |
| RUTACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Balfouriodendron riedelianum</i> | 4 | 6 | 5 | 16 | 3 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 31 | — | — |
| <i>Citrus nobilis</i> | 1 | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — |
| <i>Fagara chiloiperone</i> | 2 | 2 | 3 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6 | — | — |
| <i>Fagara riedeliana</i> | — | — | 1 | 2 | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6 | — | — |
| <i>Pilocarpus pennatifolius</i> | 15 | 1 | — | 3 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 4 | — | — |
| SAPINDACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Allophylus edulis</i> | 23 | 4 | 2 | 11 | 7 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 25 | — | — |
| <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> | — | 1 | — | — | — | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 3 | — | — |

Tableau 1B (suite et fin). — Inventaire des arbres et arbustes, forêt secondaire de 30 ans.

| | Diamètre | | | | | | | | | | Hauteur totale | | | | | | | Total arbres vivants | Arbres cassés | Arbres morts | |
|--|----------|----------|----------|-----------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|----------------|----------|----------|----------|-----------|------------|------------|----------------------------|------------------|-----------------|------------|
| | ≥1 <2 | ≥2 <3 | ≥3 <5 | ≥5 <10 | ≥10 <15 | ≥15 <25 | ≥25 <35 | ≥35 <45 | ≥45 <60 | ≥60 <80 | ≥80 | ≥1 <2 | ≥2 <3 | ≥3 <5 | ≥5 <10 | ≥10 <15 | ≥15 <25 | | | | ≥25 |
| | <1 | ≥1 <2 | ≥2 <3 | ≥3 <5 | ≥5 <10 | ≥10 <15 | ≥15 <25 | ≥25 <35 | ≥35 <45 | ≥45 <60 | ≥60 <80 | ≥80 | ≥1 <2 | ≥2 <3 | ≥3 <5 | ≥5 <10 | ≥10 <15 | | | | ≥15 <25 |
| <i>Matayba eleagnoides</i> | — | 2 | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 2 | 1 | — | — | — | 3 | — | — |
| SAPOTACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> . | 37 | 4 | 10 | 5 | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | 8 | 10 | 9 | 1 | — | 42 | — | — |
| <i>Chrysophyllum marginatum</i> . | 21 | 5 | 2 | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 3 | 2 | 1 | — | — | 10 | — | — |
| SOLANACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cestrum strigilatum</i> | 25 | 9 | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 6 | 1 | — | — | — | 12 | — | — |
| <i>Solanum nudum</i> var. <i>pseudo-indigoferum</i> | 1 | 1 | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — | 2 | — | — |
| STYRACACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Styrax leprosus</i> | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | — | — | — | — | 1 | — | — |
| ULMACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trema micrantha</i> | — | — | 2 | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 | 1 | 1 | — | — | 3 | — | — |
| VERBENACEAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aloysia virgata</i> | — | — | 3 | 11 | 4 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 4 | 1 | — | — | 9 | — | 1 |
| <i>Vitex cymosa</i> | 4 | 3 | 4 | 4 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 4 | 12 | 2 | — | — | 19 | — | — |

| | <i>Diamètre ≥ 10 cm</i> <i>a</i> | <i>Diamètre ≥ 20 cm</i> <i>b</i> | <i>a/b</i> |
|---------------------------------|---|---|------------|
| Forêt secondaire "10 ans" | 1939 | 34 | 5.67 |
| Forêt secondaire "30 ans" | 238 | 62 | 3.83 |

Tab. 2. — Densité des arbres: nombre d'arbres sur 2500 m².

| | <i>Forêt secondaire</i> <i>"10 ans"</i> | <i>Forêt secondaire</i> <i>"30 ans"</i> |
|-----------------------------------|--|--|
| Diamètre (cm) | | |
| ≥ 1 | 4.8 | 7.1 |
| ≥ 10 | 3.6 | 6.4 |
| ≥ 40 | 0 | 2.6 |
| Surface terrière pour 1 ha | | |
| ≥ 10 | 14.4 | 25.6 |
| ≥ 40 | 0 | 10.4 |

Tab. 3. — Valeurs de surface terrière en m² sur 2500 m² et 10.000 m².

| | | |
|----------------------------------|--------|-------------|
| Forêt secondaire "10 ans" | | |
| niveau (m) | H < 9 | 9 \leq H |
| nombre de tiges | 1537 | 59 |
| Forêt secondaire "30 ans" | | |
| niveau (m) | H < 12 | 12 \leq H |
| nombre de tiges | 1222 | 56 |

Tableau 4. — Nombre d'arbres par niveau de houppiers sur 2500 m².

| | <i>Forêt secondaire</i> <i>"10 ans"</i> | <i>Forêt secondaire</i> <i>"30 ans"</i> |
|-----------------------------|--|--|
| Diamètre (cm) | | |
| ≥ 1 | 13.9 | 33.0 |
| ≥ 10 | 11.1 | 31.1 |
| ≥ 40 | 0 | 14.5 |
| Phytomasse pour 1 ha | | |
| ≥ 10 | 44.5 | 124.6 |
| ≥ 40 | 0 | 58 |

Tab. 5. — Valeurs de phytomasse en tonnes sur 2500 m² et 10.000 m².

| | <i>Forêt "10 ans"</i> | | <i>Forêt "30 ans"</i> | |
|------------------------------------|------------------------------|---|------------------------------|---|
| | <i>% espèces¹</i> | <i>% arbres² D ≥ 10 cm</i> | <i>% espèces³</i> | <i>% arbres⁴ D ≥ 10 cm</i> |
| Type de feuilles | | | | |
| feuilles simples..... | 58 | 73 | 63 | 60 |
| feuilles pennées..... | 31 | 17 | 25 | 31 |
| feuilles palmées ou trifoliolées . | 7 | 8 | 4 | 1 |
| feuilles bipennées..... | 4 | 2 | 8 | 8 |
| Taille des feuilles | | | | |
| leptophylles..... | 2 | 0 | 4 | 2 |
| nanophylles..... | 8 | 9 | 6 | 7 |
| microphylles..... | 58 | 38 | 55 | 24 |
| mésophylles..... | 31 | 19 | 34 | 57 |
| macrophylles..... | 1 | 34 | 1 | 10 |

Tableau 6. — Physionomie foliaire: type de feuilles et taille des feuilles: pourcentage des espèces et des arbres.
¹72 espèces; ²190 arbres de 35 espèces; ³68 espèces; ⁴165 arbres de 27 espèces.

| | <i>Forêt "10 ans"</i> | <i>Forêt "30 ans"</i> |
|---|-----------------------|-----------------------|
| Nombres d'arbres (sauf palmiers)..... | 190 | 165 |
| Nombre de palmiers..... | 0 | 4 |
| Nombre d'espèces..... | 35 | 28 |
| Quotient de mélange..... | 0.18 | 0.16 |
| Nombre d'espèces représentées plus d'une fois.... | 28 | 21 |
| Nombre d'espèces représentées une fois..... | 7 | 7 |

Tableau 7. — Nombre d'arbres vivants (D ≥ 10 cm) et d'espèces sur 2500 m².

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

| Espèce | Abondance absolue | Abondance relative | Fréquence absolue | Fréquence relative | Dominance absolue | Dominance relative | IVI |
|--|-------------------|--------------------|-------------------|--------------------|-------------------|--------------------|------------|
| Forêt secondaire "10 ans" | | | | | | | |
| <i>Cecropia pachystachya</i> | 64 | 33.68 | 100 | 6.17 | 1.0280 | 27.95 | 67.8 |
| <i>Jacaratia spinosa</i> | 11 | 5.79 | 80 | 4.9 | 0.4344 | 11.81 | 22.5 |
| <i>Ocotea puberula</i> | 11 | 5.79 | 80 | 4.9 | 0.3491 | 9.49 | 20.18 |
| <i>Fagara rhoifolia</i> | 7 | 3.68 | 80 | 4.9 | 0.0869 | 3.36 | 10.94 |
| <i>Peschiera australis</i> | 7 | 3.68 | 80 | 4.9 | 0.0766 | 2.08 | 10.66 |
| <i>Pisonia ambigua</i> | 7 | 3.68 | 60 | 3.7 | 0.1923 | 5.23 | 12.61 |
| <i>Bastardiopsis densiflora</i> | 6 | 3.16 | 60 | 3.7 | 0.2329 | 6.33 | 13.19 |
| <i>Fagara hyemalis</i> | 6 | 3.16 | 60 | 3.7 | 0.1197 | 3.25 | 10.11 |
| <i>Ocotea spectabilis</i> | 6 | 3.16 | 60 | 3.7 | 0.1367 | 3.72 | 10.58 |
| <i>Cabralea canjerana</i> | 5 | 2.63 | 40 | 2.46 | 0.0603 | 1.64 | 6.73 |
| <i>Cordia trichotoma</i> | 5 | 2.63 | 60 | 3.7 | 0.0814 | 2.21 | 8.54 |
| <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | 4 | 2.1 | 60 | 3.7 | 0.0405 | 1.1 | 6.9 |
| <i>Inga marginata</i> | 4 | 2.1 | 40 | 2.46 | 0.033 | 0.89 | 5.45 |
| <i>Inga uraguensis</i> | 4 | 2.1 | 80 | 4.9 | 0.1182 | 3.21 | 10.21 |
| <i>Nectandra lanceolata</i> | 4 | 2.1 | 80 | 4.9 | 0.093 | 2.53 | 9.53 |
| <i>Nectandra megapotamica</i> | 4 | 2.1 | 60 | 3.7 | 0.0346 | 0.94 | 6.74 |
| <i>Chlorophora tinctoria</i> | 3 | 1.57 | 40 | 2.46 | 0.777 | 2.11 | 6.14 |
| <i>Endlicheria paniculata</i> | 3 | 1.57 | 20 | 1.23 | 0.1331 | 3.62 | 6.42 |
| <i>Peltophorum dubium</i> | 3 | 1.57 | 40 | 2.46 | 0.0321 | 0.87 | 4.9 |
| <i>Trema micrantha</i> | 3 | 1.57 | 60 | 3.7 | 0.0374 | 1.02 | 6.29 |
| <i>Aspidosperma australe</i> | 2 | 1.05 | 20 | 1.23 | 0.0173 | 0.472 | 2.75 |
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | 2 | 1.05 | 20 | 1.23 | 0.0173 | 0.472 | 2.75 |
| <i>Cestrum intermedium</i> | 2 | 1.05 | 20 | 1.23 | 0.0157 | 0.426 | 2.70 |
| <i>Chorisia speciosa</i> | 2 | 1.05 | 40 | 2.46 | 0.046 | 1.25 | 4.76 |
| <i>Cordia ecalyculata</i> | 2 | 1.05 | 40 | 2.46 | 0.0191 | 0.52 | 4.03 |
| <i>Fagara chiloperone</i> | 2 | 1.05 | 40 | 2.46 | 0.0208 | 0.56 | 2.84 |
| <i>Luehea divaricata</i> | 2 | 1.05 | 40 | 2.46 | 0.0266 | 0.72 | 4.23 |
| <i>Urera caracasana</i> | 2 | 1.05 | 40 | 2.46 | 0.0157 | 0.43 | 3.94 |
| <i>Annona amambayensis</i> | 1 | 0.53 | 20 | 1.23 | 0.0078 | 0.21 | 1.97 |
| <i>Annona squamosa</i> | 1 | 0.53 | 20 | 1.23 | 0.0094 | 0.25 | 2.01 |
| <i>Cedrela fissilis</i> | 1 | 0.53 | 20 | 1.23 | 0.0113 | 0.31 | 2.07 |
| <i>Enterolobium contortisiliquum</i> | 1 | 0.53 | 20 | 1.23 | 0.0452 | 1.22 | 2.98 |
| <i>Fagara riedeliana</i> | 1 | 0.53 | 20 | 1.23 | 0.0094 | 0.26 | 2.02 |
| <i>Machaerium paraguayense</i> | 1 | 0.53 | 20 | 1.23 | 0.0078 | 0.21 | 1.97 |
| <i>Rapanea umbellata</i> | 1 | 0.53 | 20 | 1.23 | 0.0094 | 0.26 | 2.02 |
| | 190 | 100 | 1620 | 100 | 3.6782 | 100 | 300 |

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

| Espèce | Abondance absolue | Abondance relative | Fréquence absolue | Fréquence relative | Dominance absolue | Dominance relative | IVI |
|--|-------------------|--------------------|-------------------|--------------------|-------------------|--------------------|------------|
| Forêt secondaire "30 ans" | | | | | | | |
| <i>Cedrela fissilis</i> | 25 | 14.79 | 100 | 6.94 | 0.6530 | 10.48 | 32.21 |
| <i>Nectandra lanceolata</i> | 20 | 11.83 | 100 | 6.94 | 2.4898 | 40.00 | 58.77 |
| <i>Cecropia pachystachya</i> | 17 | 10.06 | 100 | 6.94 | 0.2234 | 3.58 | 20.58 |
| <i>Ilex paraguariensis</i> | 14 | 8.28 | 100 | 6.94 | 0.2803 | 4.5 | 19.72 |
| <i>Inga uraguensis</i> | 13 | 7.69 | 80 | 5.56 | 0.5219 | 8.38 | 21.63 |
| <i>Ocotea puberula</i> | 11 | 6.5 | 80 | 5.56 | 0.7848 | 12.6 | 24.66 |
| <i>Peltophorum dubium</i> | 10 | 5.92 | 80 | 5.56 | 0.1435 | 2.3 | 13.78 |
| <i>Ocotea spectabilis</i> | 8 | 4.73 | 80 | 5.56 | 0.4217 | 6.77 | 30.84 |
| <i>Annona squamosa</i> | 7 | 4.14 | 80 | 5.56 | 0.1027 | 1.65 | 11.35 |
| <i>Cabralea canjerana</i> | 7 | 4.14 | 80 | 5.56 | 0.1316 | 2.11 | 23.16 |
| <i>Chlorophora tinctoria</i> | 4 | 2.37 | 40 | 2.78 | 0.0471 | 0.75 | 5.9 |
| <i>Euterpe edulis</i> | 4 | 2.37 | 60 | 4.17 | 0.0405 | 0.65 | 7.19 |
| <i>Acacia polyphylla</i> | 3 | 1.75 | 40 | 2.78 | 0.0874 | 1.4 | 5.93 |
| <i>Aloysia virgata</i> | 3 | 1.75 | 40 | 2.78 | 0.0411 | 0.66 | 5.19 |
| <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | 3 | 1.75 | 40 | 2.78 | 0.0454 | 0.72 | 5.25 |
| <i>Rapanea umbellata</i> | 3 | 1.75 | 60 | 4.17 | 0.031 | 0.49 | 6.41 |
| <i>Alchornea triplenevia</i> | 2 | 1.18 | 40 | 2.78 | 0.0191 | 0.3 | 4.26 |
| <i>Cordia trichotoma</i> | 2 | 1.18 | 20 | 1.39 | 0.0191 | 0.3 | 2.87 |
| <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> | 2 | 1.18 | 20 | 1.39 | 0.0173 | 0.27 | 2.84 |
| <i>Gilbertia cuneata</i> | 2 | 1.18 | 20 | 1.39 | 0.0208 | 0.33 | 2.9 |
| <i>Guarea kunthiana</i> | 2 | 1.18 | 40 | 2.78 | 0.0226 | 0.36 | 4.32 |
| <i>Allophylus edulis</i> | 1 | 0.59 | 20 | 1.39 | 0.0094 | 0.15 | 2.13 |
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | 1 | 0.59 | 20 | 1.39 | 0.0078 | 0.12 | 2.1 |
| <i>Bastardiopsis densiflora</i> | 1 | 0.59 | 20 | 1.39 | 0.0226 | 0.36 | 2.34 |
| <i>Cordia ecalyculata</i> | 1 | 0.59 | 20 | 1.39 | 0.0113 | 0.18 | 2.16 |
| <i>Fagaria riedeliana</i> | 1 | 0.59 | 20 | 1.39 | 0.0132 | 0.21 | 2.19 |
| <i>Guarea macrophylla</i> | 1 | 0.59 | 20 | 1.39 | 0.0078 | 0.12 | 2.1 |
| <i>Sebastiania brasiliensis</i> | 1 | 0.59 | 20 | 1.39 | 0.0078 | 0.12 | 2.1 |
| | 169 | 100 | 1440 | 100 | 6.2253 | 100 | 300 |

A

| H \ D | 2 | 5 | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 | Total |
|-------|-----|-----|-----|----|----|----|----|----|-------|
| 2 | 476 | 59 | 3 | | | | | | 538 |
| 5 | 117 | 481 | 159 | 13 | 1 | | | | 771 |
| 10 | | 13 | 132 | 84 | 29 | 15 | 8 | 1 | 282 |
| 15 | | | | | | 1 | 3 | | 4 |
| Total | 593 | 553 | 294 | 97 | 30 | 16 | 11 | 1 | 1595 |

B

| H \ D | 2 | 5 | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 | 40 | 45 | 50 | 55 | 60 | 65 | 70 | Total |
|-------|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-------|
| 2 | 207 | 7 | | | | | | | | | | | | | | 214 |
| 5 | 121 | 445 | 70 | 31 | | | | | | | | | | | | 667 |
| 10 | | 41 | 141 | 81 | 14 | 6 | 1 | | | | | | | | | 284 |
| 15 | | | 2 | 26 | 16 | 17 | 7 | | 2 | 1 | 2 | 1 | | 1 | 1 | 76 |
| 20 | | | | | | | 4 | 6 | 3 | 1 | | 1 | | 1 | 1 | 17 |
| 25 | | | | | | | | | | | 2 | | | | | 2 |
| Total | 328 | 493 | 213 | 138 | 30 | 23 | 12 | 6 | 5 | 2 | 4 | 2 | | 2 | 2 | 1260 |

Tableau 11. — Relation entre H et D (nombre de tiges); **A**: forêt secondaire de 10 ans; **B**: forêt secondaire de 30 ans.

| | <i>Forêt secondaire "10 ans"</i> | <i>Forêt secondaire "30 ans"</i> |
|---|--------------------------------------|--------------------------------------|
| Plantules: nombre total | 47/1368 | 74/1544 |
| Dans le peuplement | 43/1335 | 69/1523 |
| Hors du peuplement | 4/33 | 5/21 |
| Nombre de plantules = 0 | 30/282 | 24/106 |
| Nombre de plantules > 0 et < 10 | 23/382 | 16/158 |
| Nombre de plantules ≥ 10 et > 100 | 16/391 | 26/779 |
| Nombre de plantules ≥ 100 | 4/544 | 3/259 |

Tableau 12. — Importance spécifique et individuelle de la régénération; dans chaque fraction, le numérateur est le nombre d'espèces et le dénominateur celui du nombre de tiges correspondant.

Tableau 13. — Composition floristique du sous-bois des stades 1, 2 et 3^{1/2} ans (c: voir les valeurs indiquées au tableau 15).

| | | | | |
|-------------------------|---|---|---|---|
| HERBACÉES 15 CM | | | | |
| <i>RUBIACEAE</i> | <i>Geophila macropoda</i> | — | — | 1 |
| <i>UMBELLIFERAE</i> | <i>Hydrocotyle callicephal</i> | + | 1 | 3 |
| HERBACÉES 15 CM | | | | |
| <i>ACANTHACEAE</i> | <i>Justicia flexuosa</i> | + | — | — |
| | <i>Pseuderantherum cordatum</i> | + | — | + |
| | <i>Ruellia sanguinea</i> | 3 | 2 | 1 |
| <i>AMARANTHACEAE</i> | <i>Amaranthus quitensis</i> | + | — | — |
| | <i>Iresine diffusa</i> | 1 | — | — |
| <i>BORAGINACEAE</i> | <i>Heliotropium transalpinum</i> | 2 | 1 | + |
| <i>CANNACEAE</i> | <i>Canna paniculata</i> | 2 | 3 | — |
| <i>COMMELINACEAE</i> | <i>Commelina virginica</i> | 1 | + | — |
| | <i>Dichorisandra hexandra</i> | — | + | + |
| <i>COMPOSITAE</i> | <i>Baccharis</i> sp. | — | — | + |
| | <i>Eupatorium hecathantum</i> | — | + | + |
| | <i>Pterocaulon interruptum</i> | + | — | — |
| <i>DENNSTAEDTIACEAE</i> | <i>Dennstaedtia globulifera</i> | 1 | 1 | 1 |
| <i>DRYOPTERIDACEAE</i> | <i>Didymochlaena truncatula</i> | — | — | + |
| | <i>Lastreopsis effusa</i> | 1 | 2 | 1 |
| <i>EUPHORBIACEAE</i> | <i>Acalypha villosa</i> | 1 | 2 | 1 |
| <i>GRAMINAE</i> | <i>Chusquea ramossissima</i> | 1 | + | + |
| | <i>Digitaria insularis</i> | + | — | — |
| | <i>Olyra ciliatifolia</i> | 1 | 1 | 1 |
| | <i>Panicum latifolium</i> | — | — | 1 |
| | <i>Panicum millegrana</i> | — | 1 | 3 |
| | <i>Paspalum plicatum</i> | + | — | — |
| | <i>Setaria palmifolia</i> | + | — | — |
| <i>LEGUMINOSAE</i> | <i>Desmodium</i> sp. | — | — | + |
| <i>LOGANIACEAE</i> | <i>Buddleia brasiliensis</i> | + | — | — |
| <i>MARANTACEAE</i> | <i>Calathea lindbergii</i> | — | — | 1 |
| | <i>Maranta divaricata</i> | 3 | 1 | + |
| <i>PIPERACEAE</i> | <i>Piper mikanianum</i> | 2 | 3 | 1 |
| <i>PTERIDACEAE</i> | <i>Pteris deflexa</i> | 1 | 2 | 1 |
| <i>RUBIACEAE</i> | <i>Psychotria leiocarpa</i> | 1 | + | + |
| <i>SOLANACEAE</i> | <i>Capsicum frutescens</i> var. <i>baccatum</i> ... | + | + | + |
| | <i>Solanum americanum</i> var. <i>nodiflorum</i> | 1 | + | — |
| | <i>Solanum trachytrichium</i> | + | + | + |
| <i>THELYPTERIDACEAE</i> | <i>Thelypteris hispidula</i> | 2 | 2 | 2 |
| SOUS-ARBUSTES | | | | |
| <i>ACANTHACEAE</i> | <i>Justicia brasiliensis</i> | 1 | 1 | + |
| <i>BORAGINACEAE</i> | <i>Cordia monosperma</i> | — | — | 1 |
| | <i>Tournefortia paniculata</i> | 1 | + | 1 |
| <i>CARICACEAE</i> | <i>Carica papaya</i> | — | + | — |
| <i>EUPHORBIACEAE</i> | <i>Bernardia pulchella</i> | — | — | 1 |
| | <i>Manihot grahami</i> | + | 1 | c |
| <i>LEGUMINOSAE</i> | <i>Acacia bonariensis</i> | 1 | — | — |
| | <i>Acacia paniculata</i> | 2 | 1 | + |
| | <i>Bauhinia macrostachya</i> | + | — | — |
| | <i>Dalbergia frutescens</i> | 1 | 2 | + |
| <i>NYCTAGINACEAE</i> | <i>Pisonia aculeata</i> | 1 | + | + |
| <i>PHYTOLACCACEAE</i> | <i>Seguieria aculeata</i> | 1 | + | + |
| <i>PIPERACEAE</i> | <i>Piper amalago</i> var. <i>medium</i> | 2 | 2 | 1 |
| | <i>Piper gaudichaudianum</i> | 2 | 2 | + |
| <i>RHAMNACEAE</i> | <i>Gouania ulmifolia</i> | 1 | + | 1 |

Tableau 13 (suite). — Composition floristique du sous-bois des stades 1, 2 et 3¹/₂ ans (c: voir les valeurs indiquées au tableau 15).

| | | | | |
|------------------------|--|---|---|---|
| <i>RUBIACEAE</i> | <i>Psychotria carthaginensis</i> | — | — | + |
| <i>SOLANACEAE</i> | <i>Solanum gracillimum</i> | — | — | + |
| | <i>Solanum rantonnetii</i> | — | — | + |
| <i>ULMACEAE</i> | <i>Celtis triflora</i> | 2 | 2 | 1 |
| <i>VIOLACEAE</i> | <i>Hybanthus bigibbosus</i> | — | 1 | 1 |
| LIANES | | | | |
| <i>AMARANTHACEAE</i> | <i>Chamissoa altissima</i> | 1 | — | — |
| | <i>Hebanthe paniculata</i> | + | — | — |
| <i>APOCYNACEAE</i> | <i>Forsteronia glabrescens</i> | — | — | + |
| | <i>Forsteronia refracta</i> | — | — | + |
| | <i>Prestonia lindmanii</i> | — | — | + |
| <i>ARISTOLOCHACEAE</i> | <i>Aristolochia triangularis</i> | 3 | 1 | 1 |
| <i>BIGNONIACEAE</i> | <i>Adenocalymna marginatum</i> | + | + | — |
| | <i>Macfadyena mollis</i> | — | + | + |
| | <i>Mansoa difficilis</i> | 2 | 3 | 2 |
| | <i>Pyrostegia venusta</i> | 1 | — | — |
| <i>CACTACEAE</i> | <i>Pereskia amapola</i> | 2 | 1 | 1 |
| <i>COMPOSITAE</i> | <i>Mikania euryanthela</i> | 1 | 3 | 3 |
| | <i>Mikania scandens</i> | 3 | + | 1 |
| | <i>Mutisia coccinea</i> | — | + | — |
| <i>CONVOLVULACEAE</i> | <i>Ipomoea</i> sp. | — | — | + |
| <i>CUCURBITACEAE</i> | <i>Cucurbitella duriaei</i> | + | — | — |
| <i>DIOCOREACEAE</i> | <i>Dioscorea dodecaneura</i> | 3 | — | — |
| <i>EUPHORBIACEAE</i> | <i>Dalechampia micromeria</i> | 3 | 2 | 3 |
| | <i>Dalechampia stipulacea</i> | 3 | 3 | 3 |
| | <i>Tragia sellowiana</i> | — | — | + |
| | <i>Tragia volubilis</i> | 1 | — | — |
| <i>LEGUMINOSAE</i> | <i>Centrosema hastatum</i> | 1 | 1 | 2 |
| <i>LILIACEAE</i> | <i>Bomarea edulis</i> | — | — | + |
| <i>MALPIGHIACEAE</i> | <i>Banisteriopsis muricata</i> | 2 | — | — |
| | <i>Dicella nucifera</i> | 2 | 2 | 2 |
| | <i>Mascagnia ovatifolia</i> | 4 | 2 | 2 |
| <i>MENISPERMACEAE</i> | <i>Cissampelos pareira</i> | — | + | — |
| <i>PASSIFLORACEAE</i> | <i>Passiflora capsularis</i> | — | — | + |
| | <i>Passiflora tenuifila</i> | 2 | + | — |
| <i>RANUNCULACEAE</i> | <i>Clematis dioica</i> | 2 | 1 | — |
| <i>RUBIACEAE</i> | <i>Manettia luteo-rubra</i> | 2 | 1 | 1 |
| <i>SAPINDACEAE</i> | <i>Serjania fuscifolia</i> | 2 | 1 | 1 |
| | <i>Serjania laruooteana</i> | 2 | 3 | 1 |
| | <i>Urvillea ulmacea</i> | 1 | 1 | 1 |
| <i>VIOLACEAE</i> | <i>Anchietea pyrifolia</i> | 2 | — | — |
| <i>VITACEAE</i> | <i>Cissus gongylodes</i> | 2 | — | 2 |
| | <i>Cissus sicyoides</i> | 2 | — | — |

Tableau 14. — Arbres et arbustes, r: rejets; p: plantules.
*: voir les valeurs indiquées dans le texte.

| | | 1 an | 2 ans |
|---------------------|--|------|-------|
| <i>APOCYNACEAE</i> | <i>Peschiera australis</i> | r | r |
| <i>BIXACEAE</i> | <i>Bixa orellana</i> | p | — |
| <i>BORAGINACEAE</i> | <i>Cordia ecalyculata</i> | r | r |
| | <i>Cordia trichotoma</i> | r | r |
| <i>CARICACEAE</i> | <i>Jacaratia spinosa</i> | — | p |
| <i>LAURACEAE</i> | <i>Endlicheria paniculata</i> | r | r |
| | <i>Nectandra megapotamica</i> | r | r |
| | <i>Ocotea puberula</i> | r | r |
| | <i>Ocotea spectabilis</i> | r | r |
| <i>LEGUMINOSAE</i> | <i>Bauhinia forficata</i> | p | p |
| | <i>Holocalyx balansae</i> | p | p |
| | <i>Inga marginata</i> | p | p |
| | <i>Lonchocarpus leucanthus</i> | r | r & p |
| | <i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> | r | r |
| | <i>Machaerium paraguayense</i> | — | p |
| | <i>Machaerium stipitatum</i> | r | r & p |
| | <i>Peltophorum dubium</i> | p | p |
| <i>LOGANIACEAE</i> | <i>Strychnos brasiliensis</i> | r | r |
| <i>MELIACEAE</i> | <i>Cabralea canjerana</i> | r | r |
| | <i>Cedrela fissilis</i> | r | p |
| <i>MORACEAE</i> | <i>Cecropia pachystachya</i> | p | p |
| | <i>Sorocea bonplandii</i> | r | — |
| <i>MYRSINACEAE</i> | <i>Rapanea umbellata</i> | r | r |
| <i>MYRTACEAE</i> | <i>Campomanesia xanthocarpa</i> | r | — |
| <i>PALMAE</i> | <i>Arecastrum romanzoffianum</i> | p | p |
| <i>RUTACEAE</i> | <i>Balfourodendron riedelianum</i> | r | r |
| | <i>Fagara chiloperone</i> | p | p |
| | <i>Fagara rhoifolia</i> | — | p |
| <i>SAPINDACEAE</i> | <i>Allophylus edulis</i> | — | p |
| | <i>Matayba eleagnoides</i> | r | r |
| <i>SAPOTACEAE</i> | <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | r | r |
| | <i>Chrysophyllum marginatum</i> | r | r |
| <i>SIMARUBACEAE</i> | <i>Picrasma crenata</i> | — | p |
| <i>SOLANACEAE</i> | <i>Cestrum intermedium</i> | r | r & p |
| | <i>Solanum granuloso-leprosum</i> | * | * |
| <i>ULMACEAE</i> | <i>Trema micrantha</i> | * | * |
| <i>URTICACEAE</i> | <i>Urera caracasana</i> | p | p |
| <i>VERBENACEAE</i> | <i>Aegiphila sellowiana</i> | p | p |

Tableau 15 (suite). — Arbres et arbustes; les valeurs entre parenthèses correspondent aux nombres d'arbres secs.

| | Diamètre | | | | | | | | | Total | | |
|--|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-------|-----------|----------|
| | <1 | ≥1 <2 | ≥2 <3 | ≥3 <4 | ≥4 <5 | ≥5 <6 | ≥6 <7 | ≥7 <8 | ≥8 <9 | | ≥9 <10 | ≥10 |
| PALMAE | | | | | | | | | | | | |
| <i>Arecastrum romanzoffianum</i> | 2 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Euterpe edulis</i> | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| RUTACEAE | | | | | | | | | | | | |
| <i>Balfourodendron riedelianum</i> | 4 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 |
| <i>Fagara chiloperone</i> | 2 | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | 1 |
| <i>Fagara riedeliana</i> | 4 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 |
| SAPOTACEAE | | | | | | | | | | | | |
| <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 |
| SAPINDACEAE | | | | | | | | | | | | |
| <i>Allophylus edulis</i> | 2 | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 |
| <i>Diatenopteryx sorbifolia</i> | 3 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| SOLANACEAE | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cestrum intermedium</i> | — | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | 1 |
| <i>Cestrum strigilatum</i> | 4 | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| <i>Solanum granuloso-leprosum</i> | — | 5(5) | 10(7) | 42(41) | 32(21) | 19(10) | 24(13) | 28(7) | 12(1) | 10 | 5 | 187(105) |
| ULMACEAE | | | | | | | | | | | | |
| <i>Trema micrantha</i> | — | 1 | 7(1) | 7(5) | 3(1) | 3(2) | 7(4) | 7(3) | 4(1) | 2(1) | 1 | 42(18) |
| URTICACEAE | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ureca caracasana</i> | — | — | 3 | 17 | 2 | 2 | — | — | — | — | — | 24 |
| VERBENACEAE | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aegiphila sellowiana</i> | 1 | 1 | 2 | 5 | 1 | — | — | — | — | — | — | 9 |

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie le Prof. O. Hamann, de l'Université de Copenhague et les Prof. R. Spichiger et H. Greppin, de l'Université de Genève, pour la lecture qu'ils ont faite de ce texte avant sa publication. Sa gratitude va également à M. E. Ortega pour sa collaboration sur le terrain.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- REITZ, R. (1965-). *Flora ilustrada catarinense*. Itajai, Santa Catarina.
- STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1987). Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental). Structure, composition floristique et régénération naturelle: comparaison entre la forêt primaire et la forêt sélectivement exploitée. *Candollea* 42: 205-262.

