

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 20 (1989)

Artikel: Aspect floristique des formations secondaires en forêt tropicale humide : bibliographie commentée par continent. 2
Autor: Stutz de Ortega, Liliane C.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099182>

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: 17.04.2026

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

Aspect floristique des formations secondaires en forêt tropicale humide

2. Bibliographie commentée par continent

LILIANE C. STUTZ DE ORTEGA

RÉSUMÉ

STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1989). Aspect floristique des formations secondaires en forêt tropicale humide. 2. Bibliographie commentée par continent. *Saussurea* 20: 97-124. En français, résumés français et anglais.

Les perturbations de la forêt primaire conduisent à des successions secondaires qui, en dépit de variantes multiples, se déroulent suivant un schéma assez semblable dans différentes régions. La révision bibliographique présentée dans ce travail permet de se rendre compte que les forêts secondaires, quoique aujourd'hui très importantes partout sous les Tropiques, ont été très inégalement étudiées. Les quelques observations détaillées qui existent suggèrent certaines réflexions quant à la vigueur et au dynamisme de la forêt tropicale, mais aussi aux limites de son autodéfense.

ABSTRACT

STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1989). Floristic aspects of the secondary formations in tropical rain and moist forests. 2. Annotated bibliographic study by continent. *Saussurea* 20: 97-124. In French, French and English abstracts.

Deep perturbations of primary forest lead to secondary successions. Considering the presence of numerous variables, the secondary successions follow almost the same evolution in areas very different from each other. The review of literature proposed in this paper allows to realize that the secondary forests have been very irregularly studied. And this in spite of their growing importance in tropical countries. The few careful observations which we dispose bring some reflections about both dynamism and vigour of tropical forest ecosystems, but also about the limits of their self-defense.

Introduction

Jadis, dans les forêts tropicales humides de plaine du monde entier, les surfaces brusquement offertes à de rapides colonisateurs, plantes et animaux, n'étaient que des îlots perdus dans un océan de végétation primaire très ancienne. La nature de ces îlots était diverse: clairières provoquées par la chute de grands arbres morts, étroites plaines périodiquement submergées ou massifs forestiers détruits par un glissement de terrain, une éruption volcanique ou un ouragan. Actuellement, dans de très nombreuses régions intertropicales, la situation est inversée. Il est aujourd'hui courant de rencontrer les

écosystèmes climatiques sous forme d'îlots épars dans une mer de pâturages, de plantations et de broussailles secondaires. Dans les régions tropicales sèches, où la présence humaine est très ancienne, l'expansion d'espèces végétales et animales parfaitement adaptées aux écosystèmes modifiés ou détruits est devenue dramatique en quelques décennies.

En dépit de leur importance grandissante, les successions secondaires en milieu tropical ont reçu encore peu d'attention de la part du monde scientifique. Il est aisé de percevoir les raisons de cette indifférence. La végétation secondaire tropicale constitue un habitat plutôt difficile à fréquenter. Ce sont des formations très denses, parfois presque impénétrables. Le travail d'établissement d'une parcelle d'analyse peut alors devenir un effort qui rebute plus d'un spécialiste.

Pourtant, en 1952 déjà, RICHARDS écrivait dans son ouvrage *The Tropical Rain Forest*: "De nombreux types de formations secondaires dérivés de la forêt tropicale humide ont été décrits, mais ils ont été rarement étudiés de près et très peu d'observations systématiques ont été faites sur les successions dont ils constituent les stades. Cela est d'autant plus regrettable qu'il n'est pas d'autre aspect de l'écologie de la forêt tropicale humide qui offre plus d'intérêt ou dont l'étude soit plus riche en résultats d'une grande importance sur le plan théorique. D'après les observations partielles dont on dispose, il est évident que ces successions secondaires et infléchies sont complexes et varient considérablement d'un lieu à un autre, selon les différences du milieu et de son évolution antérieure. Seules des observations quantitatives méthodiques poursuivies pendant de longues années permettront d'avoir une connaissance détaillée des phénomènes. Ces observations aideront à combler les lacunes les plus graves dans nos connaissances actuelles de la pluvisylve." Plus tard, le même auteur devait écrire ce qui aurait dû être pris pour un véritable appel, à savoir: "Un des problèmes les plus urgents que pose l'écologie tropicale est celui des successions secondaires. Il s'agit, en fait, d'étudier la cause, la durée et l'état final des changements subis par la végétation après la destruction de la forêt primaire." (RICHARDS, 1955). Les considérations de RICHARDS, qui traduisaient l'état des connaissances acquises, les lacunes qui subsistaient et l'action à entreprendre pour remédier à cette situation, sont encore valables. Elles ont été confirmées par WHITMORE (1975): "Les progrès accomplis dans la connaissance générale des successions secondaires au cours des deux dernières décennies qui ont suivi la publication du livre de RICHARDS ont été bien minces. Il y a eu plusieurs études de détail supplémentaires, mais il existe encore des lacunes considérables dans la compréhension des phénomènes."

Les forestiers ont été les premiers techniciens à s'intéresser aux communautés végétales secondaires. Les dénominations accordées aux jeunes stades d'une succession illustrent d'ailleurs le peu d'enthousiasme que les forestiers manifestaient à leur égard: "second growth bush" ou "thickets" dans les pays anglophones, "brousses secondaires" en Afrique francophone, "campo sujo" au Brésil, etc. La diminution du nombre de beaux exemplaires d'arbres à bois précieux est à l'origine de l'intérêt des forestiers pour les formations secondaires et leur rendement éventuel. En effet, si la destruction de la plus grande partie des écosystèmes forestiers est due à l'agriculture itinérante, d'immenses surfaces de forêt ont été saignées par une surexploitation de leur richesse sous le couvert d'un développement économique souvent illusoire.

1985 fut déclarée par l'Organisation des Nations Unies: "Année internationale de la forêt". A cette occasion, la FAO a publié l'état des ressources forestières mondiales en 1980. De ce rapport, nous avons tiré quelques chiffres. Ceux-ci sont à même d'indiquer l'état d'urgence que la situation forestière tropicale a pu si rapidement atteindre (tabl. 1, 2 & 3).

L'année dernière, le WWF International (1988) a publié un rapport spécial sur la conservation des forêts tropicales. Ce rapport donne une liste des pays dont la forêt est très menacée ou disparue. Presque tous les pays cités dans les tableaux 2 et 3 se retrouvent

<i>Région</i>	<i>Forêt × 1000 ha</i>	<i>Jachères & forêts secondaires × 1000 ha</i>
Afrique	743.713	165.981
Amérique du Sud	915.019	137.172
Asie	468.230	50.653
Océanie	298.947	22.562

Tableau 1. — Surfaces des forêts primaires, secondaires et des jachères forestières par continent (FAO, 1985).

<i>Pays</i>	<i>Forêt × 1000 ha</i>	<i>Jachères & forêts secondaires × 1000 ha</i>
Bénin	3.867	3.757
Côte d'Ivoire	10.283	15.330
Ethiopie	28.132	10.300
Ghana	9.446	9.180
Guinée	10.672	2.900
Libéria	2.103	5.540
Madagascar	15.860	3.500
Mozambique	15.689	13.200
Nigéria	16.383	12.650
Mexique	47.840	26.000
Nicaragua	4.508	1.370
Brésil	553.030	100.620
Equateur	14.679	2.350
Paraguay	30.360	5.650
Vénézuela	33.075	10.650
Birmanie	32.101	18.100
Inde	77.914	9.470
Indonésie	126.235	17.360
Laos	13.735	5.000
Malaisie	21.256	4.825
Viet Nam	12.150	10.750
Philippines	12.510	3.520

Tableau 2. — Pays où la surface des jachères forestières est très élevée par rapport à celle de la forêt (FAO, 1985).

<i>Pays</i>	<i>Perte de surface forestière × 1000 ha</i>
Côte d'Ivoire	310
Madagascar	165
Nigéria	285
Zaire	167
Inde	147
Laos	125
Malaisie	230
Thaïlande	333
Brésil	1.480
Colombie	800
Equateur	300
Paraguay	160
Pérou	253
Vénézuela	125
Mexique	530
Nicaragua	111
Indonésie	550
Philippines	101

Tableau 3. — Pays dont la perte de surface forestière dépasse 100.000 ha par an (FAO, 1985).

dans l'une ou l'autre de ces deux catégories. Les exemples les plus inquiétants sont les suivants:

- Malaisie: ressources forestières épuisées en 1990;
- Côte d'Ivoire: toute la forêt a été exploitée;
- Indonésie: toute la forêt aura été exploitée en l'an 2000;
- Thaïlande: 45% de la forêt primaire a été détruite entre 1960 et 1985; 60% de la forêt restante sera détruite d'ici l'an 2000;
- Nigeria: complète déforestation d'ici l'an 2000;
- Honduras, Nicaragua et Equateur: 50% de la forêt restante aura disparu d'ici l'an 2000;
- Guatemala et Colombie: 30%;
- Brésil: 8%;
- Inde et Sri Lanka: toute la forêt primaire est détruite;
- Philippines: 55% de la forêt primaire a été détruite entre 1960 et 1985.

Dans un numéro spécial de la revue *Biotropica* consacré aux successions, EWEL (1980) devait écrire: "Nous devons faire face au fait que les communautés végétales secondaires sont en train de devenir les écosystèmes tropicaux dominants du futur. Il est essentiel que nous améliorions notre compréhension du fonctionnement et des changements de ces écosystèmes, soit de leurs diverses populations et des éléments abiotiques qui les constituent ensemble."

Il est bon de constater que l'ampleur des dégâts actuels a déjà alerté de nombreux organismes importants dans le monde. La puissante ITTO se montre très préoccupée de la diminution des écosystèmes forestiers tropicaux. Il semble que cette organisation envisage de financer des recherches en écologie et en sylviculture, voire des programmes

de reforestation, ne serait-ce que pour trouver encore quelques troncs à commercialiser dans 20 ans...

Amérique tropicale

Bien qu'il y ait une abondante littérature consacrée aux communautés forestières tropicales américaines, les références sur les successions secondaires sont encore en nombre réduit. Par ailleurs, ces références ne concernent que des stades très jeunes. Les études très détaillées de successions secondaires sont localisées surtout en Amérique centrale. Nous disposons ainsi d'études soignées aux îles Caraïbes (STEHLÉ, 1935, 1945, 1946; GREIG-SMITH, 1952), dans la zone du canal de Panama (KENOYER, 1929), au Costa Rica (BUDOWSKI, 1961, AGUIAR SOBRINHO, 1977), et au Brésil (FREISE, 1939a, 1939b, 1939c).

A Cuba, quelques indications sur les successions forestières secondaires peuvent être trouvées dans le récit de MARIE VICTORIN & LEON (1942). Sur cette île, il fut toujours observé une abondance de *Trema lamarckiana* à la suite d'ouvertures à l'intérieur de la forêt; il fut par la suite évident que le genre *Trema* est un pionnier important dans d'autres régions d'Amérique, d'Afrique et d'Asie tropicales.

Aux Antilles, les communautés secondaires de tous âges sont très abondantes. Elles furent étudiées par STEHLÉ qui, en 1935, indiqua qu'en Guadeloupe, les premières colonisatrices des espaces ouverts dans les forêts de plaine et de basse altitude sont des herbacées telles: *Ageratum conizoides*, *Ipomoea nil*, *Hyptis* spp., *Lantana aculeata*, principalement. Succédant à ce fourré d'herbacées, STEHLÉ observa deux types de communautés différentes, selon que le sol ait été peu ou très appauvri après le défrichement. Ainsi, lorsque la couche d'humus demeurait presque intacte, la formation était principalement composée de *Cecropia peltata*, *Hibiscus tulipiflorus*, *Ochroma pyramidale* et *Oreopanax dussii*. Au-dessous de ces arbres, on observa une importante présence des fougères arborescentes *Cyathea* spp. et *Gleichenia* sp. Lorsque la couche d'humus avait été détruite par l'agriculture, la communauté demeurait assez basse, soit une formation fruticéenne dominée par: *Croton corylifolius*, *C. flavens* et *Miconia* spp. (STEHLÉ, 1935). Plus tard, STEHLÉ étudia en détail les successions secondaires dans trois formations forestières de plaine: sèche, mésophile et hygrophile (STEHLÉ, 1945, 1946). De nombreuses espèces parmi les pionniers, ainsi que les espèces arborescentes secondaires tardives rencontrées dans chacune de ces formations, s'avèrent avoir une très large distribution en Amérique tropicale. STEHLÉ insista sur le fait qu'en forêt hygrophile, l'intensité de la dégradation a une influence décisive sur la composition de la forêt secondaire. La dégradation mise en évidence dans son étude consiste en une diminution de la quantité en sels minéraux du sol, une pauvreté en matière organique, un amincissement de la séparation d'avec la roche-mère et une intensification de la latérisation. Le système racinaire des espèces secondaires s'avéra être superficiel en comparaison avec celui des espèces de forêts primaires voisines. Floristiquement, les observations de STEHLÉ sont les suivantes:

- sur des sols très appauvris, entre 2 et 4 ans après l'abandon, les zones étaient recouvertes de broussailles riches en lianes et dominées par les fougères *Dicranopteris* et les cypéracées du genre *Scleria*;
- après 6 à 10 ans, des populations pures de fougères arborescentes *Cyathea arborea* pouvaient se développer;
- lorsque les conditions édaphiques étaient plus favorables, spécialement quand une épaisse couche d'humus recouvrait le sol au début de la succession, ce sont des *Heliconia bihai* et *H. caribbaea* (Musaceae), qui colonisaient en premier la zone défrichée.

- Succédant à ces communautés herbacéennes, des plantes arbustives s'infiltraient petit à petit et, 20-30 ans après le début de la succession, une formation de 8 à 12 m de haut était en place. Cette forêt était surtout composée de *Cecropia peltata*, *Ochroma lagopus*, *Oreopanax capitatus*, *Hibiscus tulipiflorus*. Puis, comme la quantité d'humus augmentait régulièrement, d'autres espèces, particulièrement des myrtacées et des lauracées, pénétraient la succession. La présence dominante de ces familles dans certaines forêts fut d'ailleurs interprétée comme un témoin d'une perturbation vieille de 20 à 25 ans. STEHLÉ supposa qu'il peut s'écouler des siècles avant le retour du climax, celui-ci étant caractérisé par la présence du grand arbre *Dacryodes excelsa* (Burseraceae).

Les caractères physiologiques et morphologiques relevés par STEHLÉ dans la forêt secondaire étaient: bois tendres, croissance rapide, grandes feuilles composées et fruits déhiscents. Les graines des espèces secondaires sont efficacement dispersées surtout par le vent et leur pouvoir germinatif est très élevé. STEHLÉ nota que les bryophytes épiphytes, qui sont très sensibles aux petits changements du milieu environnant, caractérisaient avantagement les différents stades de la succession en direction du climax.

Il est intéressant de rappeler le travail de BEARD (1945) à St Vincent des basses Antilles, où une éruption volcanique datant de 40 ans permit l'étude d'une succession primaire. BEARD observa que l'espèce arborescente pionnière la plus abondante est *Cecropia peltata*, dont les graines sont dispersées par les chauves-souris. Viennent ensuite *Ochroma lagopus*, dont les graines sont dispersées par le vent, et *Guazuma ulmifolia*, dont les graines sont dispersées par les oiseaux. Le mince feuillage de ces espèces provoque seulement une légère pénombre, qui semble favoriser l'établissement d'une autre communauté successioneuse. Après 40 ans, une forêt haute de plaine caractérisée par l'association *Ochroma-Cecropia-Freziera* était en place. Dans cette forêt, BEARD constata l'arrivée progressive des espèces de la forêt climax. Des retards dans un tel cours successioneuse peuvent exister en fonction de la distance avec la source des graines (portes-graines).

Dans les travaux qu'il effectua à Trinidad, BEARD (1946) remarqua que les espèces arborescentes secondaires sont macrophyllées, à bois tendres et de large distribution géographique.

Trinidad fut aussi choisi par GREIG-SMITH (1952) pour ses investigations en forêt secondaire. Cet auteur tenta de différencier les biotypes, la composition floristique et la rapidité de régénération forestière entre les communautés secondaires et les forêts variablement exploitées et reconstituées. Quelques différences significatives apparurent entre ces diverses phases de la sylvie et la forêt climax elle-même. En forêts secondaires et exploitées on observa, par rapport à la forêt climax: une plus faible mortalité dans la strate arborescente inférieure et une plus forte mortalité dans la strate arborescente supérieure, moins d'espèces endémiques et plus d'espèces caractéristiques des habitats secs. D'autre part, quelques différences fondamentales entre les forêts secondaires établies sur d'anciennes cultures et celles établies sur défrichements simples furent enregistrées. Le premier type montrait une structure très irrégulière dans les premiers stades et une vitesse de reconstitution forestière plus faible que le deuxième type.

À Trinidad toujours, l'étude comparative de facteurs physiques menée par BROOKS (1941) mit en évidence le fait que la température au sol est deux fois plus élevée en surfaces défrichées qu'en forêt primaire. Toujours dans le même rapport comparatif: l'évaporation est 3 à 5 fois plus élevée, le degré d'insolation au sol est 12 fois plus élevé, la matière organique, qui est d'abord très réduite après le défrichement, se reconstitue ensuite beaucoup moins rapidement si la parcelle a été cultivée. Dans les parcelles brûlées, l'acidité décroît beaucoup puis se restabilise. Enfin, la saison influence l'augmentation ou la diminution des éléments minéraux du sol (lessivage en période de pluies).

Pour le Mexique, dans la région de Chiapas, l'ouvrage de MIRANDA (1952) propose une liste des espèces secondaires. Toutes apparaissent comme des arbres pionniers pantropicaux bien connus.

En 1909 déjà, COOK, en Amérique centrale, publia de bonnes observations. Selon lui, l'âge des stades successionnels peut être indiqué par la présence de certaines plantes. L'abondance de pins, de chênes, de *Curatella*, des palmiers *Acrocomia* et *Attalea* et du gommier *Castilla* indiquent la nature secondaire des communautés où ils croissent. Leur présence ou absence permet soi-disant de dater des ruines mayas en évaluant la date de leur implantation à la suite de la dernière mise en culture de ces sites! Par ailleurs, COOK nota que le palmier *Chamaedora* est un indicateur de formations primaires.

D'autre part, on dispose de plusieurs listes assez anciennes d'espèces peuplant les formations secondaires d'Amérique centrale. Ainsi, les ouvrages de STANDLEY (1924) sur la flore mexicaine, sur celle du Honduras britannique (STANDLEY, 1931; STANDLEY & RECORD, 1936), du Guatemala (STANDLEY & STEYERMARK, 1946-1952), du Costa-Rica (STANDLEY, 1937-1938), de la zone du canal de Panama (STANDLEY, 1928) contiennent des notes descriptives et des remarques sur la composition floristique des formations forestières secondaires ou sévèrement perturbées. Dans ces travaux, les communautés secondaires ne sont que peu distinguées selon le substrat ou le degré d'exploitation, et les stades de succession très avancés ne sont habituellement pas reconnus comme tels. Parmi les espèces pionnières les plus communes, les suivantes sont généralement citées dans ces ouvrages:

Sous-arbustes et arbustes:

Acalypha diversifolia, *Acalypha* spp., *Croton* spp., *Phyllanthus conani* (*Euphorbiaceae*);
Miconia spp. (*Melastomaceae*);
Lantana camara (*Verbenaceae*);
Vernonia conferta, *Eupatorium odoratum* (*Compositae*);
Helicteres guazumaefolia (*Sterculiaceae*);
Cordia ferruginea (*Boraginaceae*);
Triumfetta lappula, *Mutingia calabura* (*Tiliaceae*);
Cestrum nocturnum, *Solanum diversifolium*, *Solanum* spp. (*Solanaceae*);
Vismia ferruginea (*Guttiferae*);
Mimosa spp. (*Leguminosae*);
Hamelia patens (*Rubiaceae*);
Piper spp. (*Piperaceae*);
Casearia arborea, *Casearia* spp. (*Flacourtiaceae*);
Hampea spp. (*Bombacaceae*);
Myriocarpa longipes (*Urticaceae*);
Adenaria floribunda (*Lythraceae*);
Malvaviscus arboreus (*Malvaceae*).

Petits arbres:

Cecropia spp. (*Moraceae*);
Ochroma lagopus (*Bombacaceae*);
Trema micrantha (*Ulmaceae*);
Luehea seemannii, *Apeiba* sp., *Belotia* spp., *Heliocarpus appendiculatus*, *Goethalsia meiantha* (*Tiliaceae*);
Sapium spp. (*Euphorbiaceae*);
Spondias mombin (*Anacardiaceae*).

Au Honduras britannique, et dans une province adjacente du Guatemala, l'abondance de grands exemplaires des *Swietenia macrophylla* et *Cedrela mexicana* comparée à leur régénération naturelle, très pauvre, conduisit à quelques spéculations. Il fut suggéré que ces populations seraient les derniers vestiges de vieilles forêts secondaires, qui se développèrent après l'abandon des terrains par les Mayas, au moins trois siècles auparavant et peut être davantage (HOLDRIDGE & al, 1950; STEVENSON, 1929).

Au Nicaragua, SHANK (1950) reconnut deux types de forêts secondaires appelés localement "breña" et "guanil". Le premier type, "breña", possédait une stratification nette. C'était un fourré de 10-20' de haut, riche en lianes et surmonté par des arbres occasionnels de 90' de haut. SHANK conclut d'abord que ces arbres étaient des vestiges de la forêt primaire. Avec leurs petites couronnes en forme de boule, ils paraissaient avoir été molestés par le vent après l'abattage de leurs voisins. Cependant il apparut rapidement qu'à l'exception de *Dipteryx panamensis*, ces arbres appartenaient à des espèces se comportant comme des pionnières. On en conclut que seuls les exemplaires de *Dipteryx panamensis*, une espèce à bois très dur, étaient des survivants de la forêt primaire initiale. Il est en effet connu que les arbres à bois très dur sont souvent épargnés lors de la coupe de la forêt à cause des difficultés qu'ils présentent à l'abattage. D'autre part, SHANK considéra un fait connu, à savoir que la plupart des espèces pionnières sont si strictement héliophiles que leurs branches basses sont incapables de supporter longtemps l'ombre des branches supérieures, si bien que leur couronne adopte fréquemment une forme en boule de faible diamètre. Cette morphologie de la couronne avec les feuilles groupées à la pointe des branches et en plan horizontal est typique de *Cecropia peltata*, *Cordia alliodora* et *Ochroma lagopus*, entre autres. SHANK put donc affirmer que "breña" était une jeune forêt secondaire qui avait poussé sur d'anciennes cultures, et peut être même sur un sol ayant subi une forte dégradation. La présence dans cette formation de *Psidium guayava*, une espèce héliophile stricte, tolérante à des sols pauvres et compactés et, de plus exotique à cette région, donne un support additionnel à cette assertion.

Dans le type "guanil", qui représente un stade plus âgé de la succession, SHANK nota une absence de stratification. De plus, cet auteur observa une période de 6 ans avant que les espèces pionnières ne commencent à être graduellement éliminées. *Ochroma lagopus* et *Heliocarpus appendiculatus* vécurent 12 ans. Après 20 ans, quelques graminées étaient encore présentes. Par ailleurs, il n'y avait pas encore d'épiphytes et très peu de broméliacées et de mousses.

Au Costa Rica, quelques références à la forêt secondaire sont dues à PETRICEKS (1956). Dans la région de Sarapiquí, cet auteur remarqua qu'à l'âge de 10 ans les composants floristiques principaux sont: *Ochroma lagopus*, *Cordia alliodora*, *Heliocarpus appendiculatus* et *Hampea appendiculata*.

D'autres études costa-ricaines comprenant des listes ou des descriptions regardant les communautés secondaires furent réalisées par REARK (1952), dans la région de Turrialba. GONZALEZ DE MOYA (1955) décrivit la composition floristique de la forêt secondaire de Florencia et PEREZ FIGUEROA (1954) considéra de près le développement de l'espèce *Cordia alliodora*, abondamment représentée dans les stades secondaires jeunes et âgés de nombreux pays latino-américains.

ALLEN (1956) mentionna quelques successions dans le sud du Costa-Rica, principalement sur le plan floristique. Il lui sembla que les bords de rivières sont des réservoirs d'espèces pionnières. Il remarqua aussi que les graines dormantes du balsa, *Ochroma lagopus*, sont stimulées par le feu.

Le travail le plus détaillé et le plus riche en informations sur les successions secondaires au Costa-Rica demeure incontestablement celui de BUDOWSKI (1961). Sur les divers

plans biologiques et structurels, ce travail apporte des vérifications pour la plupart des caractéristiques énumérées dans la première partie de cet article (STUTZ DE ORTEGA, 1989). Nous exposerons ici l'aspect floristique des observations de BUDOWSKI.

Dans les stades pionniers (< 2 ans), sur des parcelles anciennement cultivées, mais dont le sol est peu dégradé, la végétation secondaire est d'abord riche en graminées, fougères et lianes herbacées. Les premiers pionniers ligneux sont réduits à quelques espèces parmi lesquelles des *Acalypha* spp., très vite deviennent dominants. Ensuite, rapidement, la dominance appartient aux petits arbres: *Ochroma lagopus*, *Cecropia* spp. et *Trema micrantha*. Quelques analyses ont montré que des quantités importantes de graines de ces espèces sont présentes dans le sol forestier régional. La croissance de ces ligneux est très rapide, soit, par an, 5 cm de diamètre pour les *Acalypha* et 3,8 cm pour les *Cecropia* et *Trema*. La durée de vie des herbacées observées est très courte (1 à 2 ans) et celle des petits ligneux comme *Acalypha* est probablement inférieure à 10 ans.

Dans les stades très jeunes (5-8 ans), une canopée est établie; elle est constituée par *Cecropia* spp., *Ochroma lagopus*, *Trema micrantha* et *Heliocarpus appendiculatus*. Sous cette canopée, on remarque beaucoup de lianes herbacées ainsi que des colonies denses d'*Heliconia*. La repousse des espèces arborescentes de la forêt primaire est faible, sauf lorsque les parcelles observées sont de petites surfaces environnées par de la forêt primaire. On note, en revanche, une remarquable absence de repousse des espèces de la nouvelle canopée.

La croissance est toujours très rapide: 7,5 cm de diamètre par an pour *Ochroma* durant les 5 premières années. En hauteur totale, BUDOWSKI observa que des arbres de 20 m sont communs pour *Ochroma lagopus*, déjà après 5 ans; un exemplaire de 27 m fut même mesuré dans une parcelle de 7 ans. Quant à la durée de vie, *Trema micrantha* semble ne pas dépasser 7-10 ans, tandis que *Cecropia*, *Ochroma* et *Heliocarpus* atteignent 20 ans.

Dans les stades plus âgés, entre 15 et 40 ans, on remarque souvent une dominance monospécifique, soit par *Goethalsia meiantha*, soit par *Rollinia microsepala*. Cette différence provient probablement du type de l'intervention pratiquée dans le peuplement initial. On reconnaît encore un troisième type d'association où les dominants sont *Byrsonima crassifolia* et *Cordia alliodora*. Enfin, les espèces fréquentes dans les stades secondaires compris dans cette tranche d'âge sont:

- *Castilla elastica*, *Spondias mombin*, *Inga* spp., *Simarouba amara*, *Cedrela mexicana*, *Ceiba pentandra*, *Zanthoxylum* sp., *Terminalia lucida*, *Bravaisia intergerima*, *Genipa caruto*, *Ficus* sp., *Didymopanax morototoni* et *Luehea seemannii*. Ce sont toutes des espèces adaptées à des habitats assez secs; leurs diaspores sont dispersées par les oiseaux, les chauve-souris ou le vent. Ces espèces sont, de plus, relativement tolérantes à l'ombre, du moins durant leurs stades juvéniles. Ceci implique que, contrairement au peuplement des arbustes pionniers, le peuplement des espèces secondaires tardives est hétérogène au point de vue de l'âge des tiges. La durée de vie de ces espèces est incertaine, quoique probablement très importante, en particulier pour *Anacardium excelsum*, *Ceiba pentandra*, *Luehea seemannii* et *Cedrela mexicana*. En revanche, *Cordia alliodora*, *Didymopanax morototoni* et *Castilla elastica* ne doivent pas dépasser 50 ans. Enfin, dans ces stades, les sous-arbustes et les lianes forment des populations peu denses, mais beaucoup plus variées en espèces.

Dans les formations âgées de plus de 100 ans, BUDOWSKI remarqua une grande variabilité spécifique, avec de nombreuses espèces endémiques. Parmi les parcelles déterminées comme stade secondaire très âgé, l'une était riche en *Anacardium excelsum*; cet arbre y était à la fois nettement dominant et sans régénération.

Au Costa-Rica toujours, AGUIAR SOBRINHO (1977) fit une étude dans la région de Santa Rita, au nord de San José. Cet auteur examina la structure et la composition floristique de 4 phases de la reconstitution forestière, soit 3 formations secondaires de 4, 15 et 23 ans et une forêt primaire très exploitée. AGUIAR SOBRINHO observa que dans toutes ces phases successioneuses, plus de 50% de la composition floristique est répartie entre les 6 espèces suivantes:

- *Anaxagorea costaricensis*, *Belotia* sp., *Colubrina ovalifolia*, *Goethalsia meiantha*, *Laetia procera* et *Pentaclethra macroloba*.

A Panama, quelques études microclimatiques furent conduites dans la réserve de Barro Colorado; elles comportent d'importantes remarques consacrées aux successions. En comparant les conditions dans les ouvertures avec celles rencontrées dans la forêt intacte, ALLEE (1926), eut les résultats suivants:

- l'évaporation au sol sous couvert est moitié moins importante qu'en ouverture;
- le sol de la forêt reçoit 4% de la lumière atteignant la canopée et 0.2% de celle que l'on mesure dans l'ouverture;
- la température du sol sous couvert est constante, alors qu'elle est très variable dans celui de l'ouverture.

Dans la même région, KENOYER (1929), qui fit une description des formes végétales de la forêt climax, observa aussi les processus successioneux. Il mesura que, dans la canopée, la transpiration des feuilles d'arbres pionniers est plus forte que celle des espèces de la forêt primaire. D'autre part, la croissance foliaire de ces mêmes pionniers est extrêmement rapide au vu des résultats qu'obtint KENOYER:

- *Heliconia* sp. 54 mm par jour;
- *Jacaranda copaia* 25 mm par jour;
- *Heliocarpus popayensis* 13,4 mm par jour;
- *Cecropia mexicana* 7 mm par jour;
- *Apeiba tibourbou* 1,5 mm par jour.

KENOYER reconstitua le cours de la succession. La séquence des biotypes qu'il observa dans les différents stades suivit un modèle bien connu. Premièrement vinrent des graminées et des cypéracées (*Scleria*, *Cyperus*) ainsi que d'autres mauvaises herbes, incluant des lianes herbacées appartenant aux amaranthacées, euphorbiacées, composées, solanacées et mimosoidées; la plupart d'entre elles étant annuelles. Après la première année, elles furent remplacées par des monocotylédones à larges feuilles telle *Heliconia* et le palmier *Cardulovica palmata*; quelques graminées persistantes les accompagnaient ainsi que des sous-arbrisseaux et des lianes. Dans cet inextricable fourré d'environ 1,5 à 1,7 m de haut, on compta de nombreuses plantules des petits arbres pionniers dominants du stade suivant (*Trema*, *Cecropia*, *Apeiba*, *Ochroma* et *Cordia*). Après la seconde année, en effet, les arbres pionniers devenaient denses, surtout les rapides *Cecropia* spp. (dans la région, ce sont essentiellement *Cecropia mexicana* et *Cecropia longipes*), *Ochroma lagopus*, *Trema micrantha*. D'autres espèces d'arbres étaient fréquentes à ce stade: *Apeiba tibourbou*, *Luehea seemannii*, *Heliocarpus popayensis*, *Didymopanax morototoni*, *Miconia argentea*, *Cordia alliodora*, *Attalea gomphococca*, *Bombacopsis sessilis* et *Bombacopsis fendleri*. Une jeune forêt secondaire était ainsi installée. Après 15-20 ans, la majorité de ces pionniers étaient déjà éliminée et une nouvelle communauté se développait, plus riche en espèces, avec *Ficus* spp., *Protium* spp., 8 à 10 espèces d'*Inga* et plusieurs essences de la forêt primaire. A ce stade, les sous-arbustes et herbacées étaient abondants, mais

commençaient à diminuer progressivement. Le nombre total d'espèces était probablement plus élevé dans cette période (15-20 ans) que dans les stades plus avancés de la succession.

En Amérique du Sud, il y a encore peu d'études détaillées, mais beaucoup de brèves références sur les successions secondaires. Habituellement, ce sont des énumérations d'espèces. Ces études au Pérou (FOSBERG, 1950), en Equateur (HOLDRIDGE & al., 1947; FOWLER & WHITEL, 1955) et au Brésil (ULE, 1908) proposent, en général, les mêmes espèces pionnières ou, au moins, les mêmes genres. Ainsi, le genre *Cecropia*, qui est abondamment représenté par plusieurs espèces.

Un certain nombre d'études concernent des successions rétrogressives ou infléchies, et conséquentes à l'usage continu du feu (RAWITSCHER, 1946, 1950; FREISE, 1939c). L'adaptation d'arbres à des apports hydriques déficients, spécialement la conversion de leur biotypes en géophytes, est une des caractéristiques de ces successions.

Au Brésil, le remplacement de forêts par des savannes au gazon coriace fut mis en évidence déjà en 1831 par SAINT HILAIRE. Il fut, par la suite, le sujet de nombreuses études, dont celle de CHEVALIER (1928), qui montra la similitude du rôle écologique des espèces américaines d'*Imperata* et de celles d'Afrique et d'Asie; ce rôle étant de coloniser des sols très dégradés. Quelques uns des changements édaphiques après déforestation et feux répétés, spécialement la formation d'une croûte dure souvent imperméable, ont été revus par BUDOWSKI (1956).

Le balsa, *Ochroma lagopus*, un arbre pionnier important, fut étudié en détail en Equateur par AIKMAN (1955). L'abondante production de graines, la dispersion efficace par le vent et l'inflammabilité du matériel fibreux qui enveloppe ces graines, ainsi que leur longue viabilité dans le sol et les effets favorables du feu sur leur germination, sont les caractères qui expliquent la profusion de plantules dans des zones récemment brûlées.

Au Surinam, SCHULZ (1960) observa quelques cas de succession secondaire dans la forêt de Mapane. Il remarqua que, lorsque de petites ouvertures étaient pratiquées dans le couvert forestier, l'espace était rapidement colonisé par des *Inga* spp., de croissance très rapide, tandis que seulement quelques individus des genres pionniers *Cecropia* et *Goupia* parvenaient à pousser. Lorsque l'ouverture était plus importante, le sol était d'abord recouvert par un fourré de *Melastomataceae*, des *Heliconia* et des *Zingiberaceae*. Si cette première communauté était enlevée ou si le sol avait été endommagé par du matériel de débardage, la première phase de recolonisation pouvait être réalisée par des *Graminae* et des *Cyperaceae*, seulement. Parmi celles-ci, SCHULZ nota les genres *Setaria*, *Axonopus*, *Panicum*, *Paspalum* et *Cyperus* ainsi que *Scleria*. Parmi les sous-arbustes qui apparaissaient ensuite dans la succession, on remarqua le genre *Piper* et de nombreuses *Melastomataceae*. Puis venaient les petits arbres pionniers: *Cecropia* spp., (dans la région de Mapane, ce sont *C. sciadophylla* et *C. surinamensis*), *Pourouma mollis*, *Trema micrantha*, *Alchorneopsis trimeria*, *Vismia* sp., *Didymopanax morototoni* et, particulièrement, *Goupia glabra* et *Palicourea guianensis*.

Au Brésil, FREISE réalisa des études détaillées des processus successionnels dans les *capœiras* de la forêt côtière des environs de Rio de Janeiro (FREISE, 1939a, 1939b, 1939c). Le sol de ces forêts, qui avait été dégradé par des cultures intensives, spécialement de café, montra d'énormes différences avec les sols forestiers voisins, notamment la formation d'une croûte, l'absence d'humus, une réduction du nombre de pores, l'épuisement en nutriments par lessivage et érosion de surface. Le retour à la forêt s'accompagnait du rétablissement de conditions édaphiques favorables. Les premières plantes pionnières étaient des graminées aux racines superficielles, suivies par d'autres aux racines plus profondes: *Andropogon* spp., *Chloris bahensis*, *Brachiaria reptans*. Des herbacées les accompagnaient: *Thalia*, *Alternanthera*. Cette population fut vite rejointe par des petites lianes de croissance très rapide: *Canavalia*, *Pachyrrhizus*, *Phaseolus* spp.. On calcula qu'en 30 jours, 20-30 m² de tiges avec 5-12 m² de surface foliaire étaient habituellement produits.

Les lianes étaient très abondantes surtout quand elles pouvaient grimper sur les quelques buissons survivants de la culture antérieure. Ainsi un nouveau microclimat était créé. Les termites y étaient actives et de nombreux animaux trouvèrent rapidement leur chemin dans le fourré, ce qui occasionna un apport de graines. Après 2 ans, l'humus atteignait 180-450 g par m². A cet âge de la succession, les composées, solanacées et euphorbiacées étaient les plus fréquentes. Une jeune forêt secondaire se mettait en place, peu à peu. Elle était nettement dominée par les *Cecropia* spp., dont la durée de vie observée variait entre 8 et 12 ans. Quelques euphorbiacées et sterculiacées, également importantes à ce stade, devaient disparaître en 25-30 ans, quand, dans le même temps, quelques espèces du climax commençaient à arriver. A cet égard, FREISE nota que le nombre de familles augmente avec l'âge de la succession. A 15 ans, on répertoria 15 familles de ligneux. Puis 30 familles à 30-40 ans. En bref, les autres observations de FREISE sont les suivantes:

- le remplacement par des espèces climax est lent et les espèces secondaires persistent pour 150-200 ans. Quelquefois plusieurs générations se succèdent avant de donner place à d'autres espèces. Cela peut être dû au déclin en santé de chaque génération et au changement de conditions du microclimat et du sol;
- la quantité de bois produit par unité de surface par toutes les tiges de diamètre supérieur à 2 cm augmente avec l'âge de la communauté et la même relation existe avec la densité du bois;
- la vitesse de production de matériel végétal qui, dans les stades très jeunes est plus rapide que la vitesse de décomposition, atteint un équilibre entre 22-28 ans, mais après 40 ans, la décomposition est plus rapide que la production.

Au Paraguay, le vaste massif forestier colonisant le bassin du rio Parana est encore assez mal connu. Depuis une trentaine d'années, une immigration continue provoque défrichements et exploitations diverses. Actuellement, ce massif est très menacé: voies nouvelles, cultures extensives, barrages et exportation illicite de bois pourraient bien le réduire, avant longtemps, à un vestige de forêt (fig. 1).

Dans la région de Ciudad del Este (Alto Parana), une étude de la structure et de la composition floristique de la forêt primaire a permis de déduire sa qualité de forêt saisonnière semi-caducifoliée. Les parcelles échantillonnées ont indiqué, en forêt de sol drainé, un peuplement arboré (DBH \geq 10 cm) composé d'un peu plus de 40 espèces, alors qu'en bas de pente, le peuplement n'est riche que de 27 espèces; ce type de station, assez courant dans le massif, constitue probablement un stade de succession primaire (STUTZ DE ORTEGA, 1987). Lorsque cette forêt est exploitée, les trouées se repeuplent rapidement d'héliophytes tels que les herbacées *Canna paniculata*, *Maranta divaricata*, *Panicum millegrana*, les petites lianes *Clematis dioica*, *Mikania euryanthela*, *M. scandens*, *Dalechampia stipulacea*, *D. micromeria* et *Serjania laruotteana*, les sous-arbustes *Pisonia aculeata*, *Acacia paniculata* et *Bernardia pulchella* et surtout les arbustes *Solanum granuloso-leprosum* et *Cecropia pachystachya*, comme le montre la figure 2 (STUTZ, 1983; STUTZ DE ORTEGA, 1984; 1987). Le *Cecropia pachystachya* joue un rôle très important dans la cicatrization forestière. Notablement rare dans les forêts primaires, cette espèce devient prépondérante dans les forêts endommagées dont elle modèlera la physiologie. D'autres espèces sont également stimulées par une rupture plus ou moins conséquente de la couverture arborée. La lauracée *Nectandra megapotamica*, qui est fréquente en forêt primaire, tient une place bien plus importante dans une forêt dont l'exploitation remonte à une vingtaine d'années; sa régénération y est alors tout à fait spectaculaire. D'autres arbres, très discrets dans la forêt primaire, comme *Lonchocarpus leucanthus* et *Chlorophora tinctoria* ont montré une belle vitalité à reconquérir l'espace artificiellement créé dans le peuplement (STUTZ DE ORTEGA, 1987).



Fig. 1. — Forêt submergée par les eaux de la rivière Itabo, un affluent du rio Parana, un an après la mise en service du grand barrage d'Itaipu (Paraguay oriental). (Photo Stutz de Ortega, 1985).

Fig. 2. — En lisière de la forêt, recrû secondaire de trois ans après une coupe rase, à 12 km à l'ouest de Ciudad del Este (Paraguay oriental). (Photo Stutz de Ortega, 1984).



Afrique tropicale

Dans l'ensemble, il y a probablement plus d'informations sur les successions en Afrique que dans n'importe quel autre continent sous des latitudes tropicales. Cependant, la sécheresse relative du climat en comparaison avec ceux de l'Amérique latine et du sud-est asiatique rend la démarche comparative souvent difficile.

La forêt dense tropicale humide constitue en Afrique deux grands massifs inégaux et séparés par une étendue de savanes atteignant le Golfe de Guinée:

- le massif gabonais-congolais, à l'est, comprend une partie du Nigéria et s'étend du Golfe de Guinée à la région des grands lacs orientaux;
- le massif ouest-africain, beaucoup plus petit, couvrant le sud du Ghana et de la Côte d'Ivoire, une portion de la haute Guinée, le Libéria et un fragment du Sierra Leone.

La totalité de la forêt humide appartient à la région guinéenne, domaine relativement humide défini par LEBRUN en opposition à la région soudano-zambézienne, où la végétation climacique est constituée par des forêts sèches à sous-bois herbeux développé (SCHNELL, 1976).

Il apparaît généralement que, beaucoup plus qu'ailleurs, les forêts humides d'Afrique ont été victimes du feu et de l'agriculture itinérante. Aujourd'hui, on remarque des similitudes entre des massifs de forêt humide de régions différentes, souvent très éloignées l'une de l'autre. Ceci est dû au fait que l'impact de la présence humaine est partout très ancien. Il est même assez probable que de nombreuses références sur les forêts primaires ou vierges traitent en réalité de forêts secondaires très âgées; AUBRÉVILLE (1947), CHEVALIER (1948) et RICHARDS (1952) l'ont fait remarquer.

La revue de littérature qui suit est groupée non par pays, mais par quelques uns des différents aspects des successions forestières déjà étudiées.

Séquence biotypique, composition floristique et structure

Le système de RAUNKIAER pour la classification des biotypes fut beaucoup utilisé par les écologistes qui entreprirent l'analyse des communautés végétales du Zaïre, alors dénommé Congo belge. Dans une vaste étude de la région de Kaniama, MULLENDERS (1954) démontra que les différents âges d'une succession secondaire présentent différents spectres biotypiques. Durant la succession, la quantité de phanérophytes, surtout les mégaphanérophytes, augmente au détriment de celle des géophytes et des chamaephytes. Il fut en outre observé qu'en remplacement des espèces appartenant à la forêt climacique de type guinéen, soit de conditions hautement humides, les espèces secondaires provenaient d'un habitat originel soudano-zambézien, donc plus sec. Toutefois, au fur et à mesure que la succession avançait, la tendance allait vers moins de xérophytisme, cette tendance se trouvait corroborée par la séquence biotypique des espèces présentes.

Dans la région de Budongo, en Ouganda, EGGELING (1947) étudia l'avance de la forêt sur la savane. Dans cette région, la conquête de l'espace par les espèces ligneuses forestières est freinée non seulement par le feu, qui est allumé annuellement dans la savane, mais encore par le passage des troupeaux d'éléphants. Ces animaux détruisent, entre autre, la ceinture d'arbrisseaux qui entoure les nuclei de forêt et les sépare de la savane. Lorsque les éléments ligneux de cette ceinture ont été écrasés ou arrachés par les pachydermes, les feux annuels peuvent pénétrer jusqu'à la limite du couvert forestier et retardent bien plus considérablement la progression de la forêt sur la savane.

La forêt climacique de cette région est appelée “Ironwood forest”. C’est une formation dominée par *Cynometra alexandrii*, un arbre qui constitue 75% de la canopée. La mise en place de cette formation passe nécessairement par deux phases sylvigénétiques constituant une succession primaire. La première s’établit en retrait de la ceinture protectrice formée par des arbrisseaux d’*Acanthus arboreus*. C’est une formation appelée “colonizing forest” et dominée par *Maesopsis eminii*. Elle s’étage en deux strates et sa hauteur totale est assez faible. La plupart des arbres de la canopée sont décidus et on remarque l’absence de lianes ligneuses. Les très jeunes stades de cette forêt sont caractérisés par la présence d’arbres de l’espèce *Terminalia velutina*, vestiges de la savane. La seconde phase forestière est une formation mésophytique (mixed forest) très riche en espèces arborescentes. Bien qu’il n’y ait pas de dominance spécifique, quelques espèces de *Chrysophyllum*, ainsi que *Alstonia congensis* et *Trichilia prieuriana* forment ensemble la majeure partie du peuplement. Le couvert est étagé en quatre strates arborescentes; la hauteur moyenne de la canopée est élevée (21-36 m) et les émergents atteignent 55 m. Les épiphytes et les lianes sont abondants. Avec l’âge, cette formation est peu à peu codominée par *Chrysophyllum* spp. et *Cynometra alexandrii*, cette dernière espèce ayant une régénération profuse.

Pour l’ensemble du Zaïre, 5 stades successionnels furent décrits par LEBRUN & GILBERT (1954):

- 1: invasion de nitrophytes après l’abandon de la culture;
- 2: fourré préforestier;
- 3: jeune forêt secondaire;
- 4: vieille forêt secondaire;
- 5: stade de reconstitution de la forêt originale.

Ces auteurs notent qu’au cours de la succession la stratification est toujours prononcée dans les peuplements ligneux comme dans les horizons de la couverture pédologique. Les éléments sous-arbustifs sont communs de même que les géophytes. Jusqu’à 15 ans, le plus fréquent des arbres est *Musanga cecropioides*, qui atteint l’âge de 8-10 ans avec une taille de 15-20 m. La compétition devient plus intense après 12-15 ans et il fut observé que le feuillage des arbres dominants s’adapte en se répartissant en verticilles successifs arrangés horizontalement, mais à différents niveaux de sorte qu’ils ne puissent se gêner. Bien que quelques communautés jeunes soient dominées par *Musanga* à 80-90%, un autre type de communauté secondaire, de hauteur moins élevée et de composition floristique plus hétérogène, fut souvent trouvé avec *Trema guinense*, *Caloncoba welwitschii* et *Hymenocardia* sp., parmi les éléments les plus fréquents.

LEBRUN & GILBERT proposent une classification phytosociologique des divers groupements floristiques présents dans les successions. La classe est dénommée *Musangeto-Terminalieta*, d’après *Musanga cecropioides* et *Terminalia superba*. LEBRUN & GILBERT mentionnent dans le cortège floristique de cette classe: *Harungana madagascariensis*, *Maesa rufescens*, *Musanga cecropioides*, *Phyllanthus discoideus*, *Sapium cornutum*, *Spathodea campanulata*, *Trema orientalis*. L’ordre *Musangetalia* est divisé en jachères préforestières: alliance *Caloncobo-Tremion* et forêts secondaires jeunes: alliance *Musangion cecropioidis*. L’ordre *Fagaro-Terminalieta* caractérise les forêts secondaires plus âgées. LEBRUN & GILBERT distinguent deux alliances: *Pycnantho-Fagarion* pour les forêts secondaires remplaçant la forêt sempervirente et *Triplochito-Terminalion* pour les forêts secondaires situées dans l’aire des formations semi-décidues.

De jeunes stades de forêts secondaires, soit: 5, 14 et 17 ans furent analysés dans le sud du Nigéria par ROSS (1954). La forêt de 5 ans se révéla être un mélange de pionniers bien connus avec une dominance de *Musanga cecropioides*, *Trema guinense*, *Vernonia*

conferta, *V. frondosa* et *Fagara macrophylla*; elle était, de plus, pauvre en lianes. La canopée de la forêt de 14 ans était presque entièrement dominée par des *Musanga* aux couronnes ouvertes; on y remarquait un second étage dense à 4.5 m dans lequel quelques espèces longévives avaient commencé à s'établir *Erythrophleum ivorense*, *Khaya ivorensis* et *Lophira procera*. Néanmoins l'arbuste subdominant de ce stade était l'euphorbiacée *Macaranga barteri*. Les lianes étaient plus abondantes à ce stade, mais encore toutes de petite taille. Après environ 20 ans, les *Musanga* avaient presque tous disparu. D'autres espèces les remplaçaient, dont les individus culminaient déjà à 20-25 m de haut: *Albizia gummifera*, *Anthocleista vogelii* et *Diospyros confertiflora*, principalement. Comme une partie de la forêt primaire de la même région avait été récemment coupée, ROSS put observer son envahissement par des *Trema guineense* et des *Vernonia conferta*, après deux mois déjà. Il observa, en outre, une absence de régénération de *Musanga*, et cela malgré les nombreux parents potentiels qui fructifiaient tout à côté. Ce n'est que plus tard que leurs plantules furent trouvées sous les *Vernonia*. Il apparut ainsi que *Musanga* s'établit dans l'ombre d'autres pionniers, et que par une croissance plus rapide il devient ensuite dominant.

L'abondance de *Vernonia conferta* dans les stades jeunes et la dominance plus tardive par *Musanga* furent aussi rapportées par JONES (1955) dans la même région. La courte vie de *Musanga* fut confirmée par son absence dans des stades âgés de 25 ans.

En Afrique équatoriale (Caméroun, Gabon) et occidentale (Côte d'Ivoire), AUBRÉVILLE (1947) décrivit des forêts secondaires de plusieurs âges et en traça les profils. Cet auteur considéra la reconstitution forestière en trois phases séparées.

Lors de la genèse, ou première phase, les parasoliers (*Musanga smithii*) poussent massivement et constituent rapidement un petit bois sous le couvert duquel de nombreuses plantes herbacées, arbustives et lianoïdes forment une broussaille parfois très dense. Pour comprendre la brusque prolifération des parasoliers, un prélèvement sur 4 m² de sol forestier fut examiné. Le triage de cet échantillon mit en évidence 498 graines de parasoliers. Pour germer, ces graines révélèrent devoir attendre le surchauffement produit par la forte insolation du sol après le défrichement. En Côte d'Ivoire, la première phase se compose essentiellement de: *Musanga smithii*, *Harungana madagascariensis*, *Tetrorchidium didymostemon*, *Trema guineensis*, *Macaranga barteri*, *M. spinosa*, *M. huraefolia*, *Anthocleista nobilis*, *Discoglypemma caloneura*, *Ricinodendron africanum*, *Pycnanthus kombo*, *Albizia gummifera*, *Albizia zygia*, *Terminalia ivorensis*, *Ceiba pentandra* et *Treculia africana*. Cette phase se divise effectivement en trois stades différemment dominés, soit un stade à *Trema*, un stade à *Musanga* et *Anthocleista*, puis un stade à *Pycnanthus* et *Ceiba* (SPICHIGER, comm. pers.). Au Gabon, les arbustes et arbres pionniers sont d'abord: *Musanga smithii*, *Rauwolfia macrophylla*, *Anthocleista nobilis*, *Ricinodendron africanum*, *Harungana madagascariensis*, *Alchornea cordifolia*, *Xylopia aethiopica*, *Trema guineensis*, *Albizia gummifera*, *Maesopsis eminii*, *Caloncoba glauca*, *Aucoumea klaineana* et *Ficus exasperata*. L'état final de la première phase est celui où ces espèces héliophiles atteignent leur taille maximale, soit 15 à 20 m.

Lors de la deuxième phase, on remarque un sous-bois constitué des mêmes espèces arbustives que dans la forêt primaire. Les espèces arborescentes héliophiles à vie courte sont peu à peu remplacées par un nouveau groupe d'essences dont la croissance est plus lente. Ces essences dépassent puis surciment les premières, car leur taille maximale varie entre 30 et 40 m. En Côte d'Ivoire, ces espèces sont: *Pycnanthus kombo*, *Ceiba pentandra*, *Terminalia ivorensis*, *T. superba*, *Triplochiton scleroxylon*, *Khaya ivorensis*, *Spathodea campanulata*, *Phyllanthus discoideus*, *Spondias mombin*, entre autres. Au Gabon, on retrouve plusieurs de ces espèces, mais aussi: *Staudtia gabonensis*, *Hylodendron gabunense*, *Scyphocephalum ochocoa*, parmi une quinzaine d'espèces.

La troisième phase, ou phase de reconstitution de la forêt primaire dure plusieurs décennies. Lors de cette phase, les espèces pionnières disparaissent et, les espèces secondaires tardives atteignent leur plein développement. Au-dessous d'elles, d'autres essences poussent lentement. Parmi elles, des sapotacées, des guttifères, des légumineuses aux bois durs. Petit à petit, ces espèces prennent la première place dans le peuplement et la conservent longtemps. En effet, les héliophiles n'ont pas de régénération sous le nouveau couvert, alors que ces espèces, par ailleurs plus longévives, sont capables de germer, puis de croître à l'ombre.

AUBRÉVILLE examina, en outre, la productivité des forêts secondaires en bois intéressants. Après 10-15 ans, une forêt secondaire possède déjà des arbres de 25 à 35 cm. Ces espèces héliophiles ont des bois très tendres, exploitables pour le bois d'œuvre, le bois de feu et la cellulose. Dans les vieilles forêts secondaires, les héliophiles longévives comptent parmi les meilleurs bois: *Terminalia superba*, *T. ivorensis*, *Khaya* spp. *Triplochiton scleroxylon*, *Chlorophora excelsa*, *Pycnanthus*. *L'Aucoumea klaineana* (okoumé), qui fut une des richesses du Gabon, est une espèce longévive de première installation. Ce sont les défrichements de la forêt primaire qui ont favorisé la multiplication de l'okoumé dans la forêt gabonaise. Quant au fromager, *Ceiba pentandra*, sa place actuelle dans les massifs africains fut rendue possible par la progression des forêts secondaires.

Rappelons qu'en Côte d'Ivoire la végétation est partagée en plusieurs formations zonales (cf. GUILLAUMET & ADJANOHOON, 1971). La forêt dense humide sempervirente, ou forêt ombrophile d'Aubréville, occupe la région la plus méridionale du pays. A partir de latitudes où la saison sèche dure 2 à 3 mois, la forêt est de type dense humide semi-décidue (forêt tropophile).

GUILLAUMET & ADJANOHOON (1971) notent qu'il existe, dans les stades dégradés de la forêt sempervirente, des arbres provenant de la forêt semi-décidue: *Morus mesozygia*, *Triplochiton scleroxylon*, *Fagara macrophylla*, *Pycnanthus angolensis* et *Ricinodendron heudelotii*, entre autres (fig. 3).

Dans son étude sur la flore et la végétation du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire), soit en zone de forêt sempervirente, GUILLAUMET (1967) décrit une vieille forêt secondaire. Les grands arbres héliophiles qui la composent sont: *Alstonia boonei*, *Antiaris welwitschii*, *Ceiba pentandra*, *Distemonanthus benthamianus*, *Fagara macrophylla*, *Lophira alata*, *Pycnanthus angolensis* et *Ricinodendron heudelotii*.

Dans la même formation forestière, près de Taï, ALEXANDRE (1982) a examiné le recrû forestier de bords de routes. La coupe de la végétation permet le développement rapide d'une strate haute d'une dizaine de mètres et dominée par *Xylopiya aethiopica* et *Macaranga barteri*. Plus bas, au-dessous d'une strate intermédiaire composée de *Xylopiya quintasii*, l'espace est occupé par des arbustes et de jeunes arbres sciaphiles: *Parinari holsatii*, *Calpocalyx brevibracteatus*, *Napoleona leonensis* et *Diospyros* spp. A ce stade, le semis est constitué par des espèces héliophiles anémochores, dont les individus adultes sont parmi les plus grands arbres de la forêt. Ces espèces secondaires tardives ou des cicatricielles durables, selon la terminologie proposée par MANGENOT.

Toujours en Côte d'Ivoire, DEVINEAU (1984) décrit des formations secondaires d'âges différents à Lamto, c'est à dire dans la zone de forêt semi-décidue. Dans les forêts secondaires jeunes, l'essentiel du recouvrement est réalisé par une strate basse qui atteint 5 à 10 m. Au-dessus d'elle, les arbres montrent une mise en place progressive: *Dialium guineense*, *Cola gigantea*, *Morus mesozygia* etc. Dans les forêts secondaires plus âgées, la richesse spécifique est moins grande qu'auparavant. Le couvert est fermé à une hauteur de 15 m environ, avec: *Lecaniodiscus cupanioides*, *Dialium guineense*, *Spondias mombin* etc. Au-dessus, le niveau 25-30 m peut être assez irrégulier, avec: *Cola gigantea*, *Anthostema senegalense*, *Antiaris africana* etc. Quant aux émergents, ils sont très épars.



Fig. 3. — Forêt ombrophile entre Lamto et Abidjan (Côte d'Ivoire). Vieille forêt secondaire remarquable par la présence de palmiers à huile; un secteur récemment défriché est aujourd'hui envahi par le *Chromolaena odorata* (Asteraceae). (Photo Gautier & Gautier-Béguin, 1987).

Etudes autécologiques

En Côte d'Ivoire et au Zaïre, plusieurs études montrent l'intérêt que le parasolier a suscité, surtout par rapport à la question de la production de pulpe de papier. KESSLER (1950) mit en évidence le fait que, malgré l'abondance des parasoliers, la difficulté d'obtenir une bonne régénération naturelle après la coupe posait un problème sylvicole très important. Quelques propositions pour une action sylvicole rentable avaient été émises par POINSIER (1947). En effet, la morphologie de la graine du parasolier est le garant de sa longue viabilité dans le sol, mais pose aussi des difficultés à la germination; cette graine doit effectivement passer par le tube digestif du calao. De la sorte, la sylviculture du parasolier a nécessité toute une série d'observations et d'expérimentations.

La croissance du parasolier est très rapide. Elle fut mesurée pour *Musanga cecropioides* en comparaison avec celle de *Riciniodendron heudelotii*, une espèce secondaire participant à des stades plus âgés. Les moyennes de croissance obtenues furent les suivantes: 5,2 cm pour *Musanga* et 3,6 cm pour *Riciniodendron* (HUMBERT, 1958).

L'étude détaillée de certaines espèces caractéristiques des phases sylvigénétiques permet de comprendre davantage le processus du recrû forestier. Ainsi, les travaux d'ALEXANDRE (1982) décrivent spécifiquement trois tempéraments sylvicoles, ou tempéraments de lumière, différents et, en quelque sorte, complémentaires pour le maintien de la couverture forestière.

Le *Turraeanthus africana* est un arbre caractéristique de la forêt climacique. Sa graine ne peut germer qu'en sous-bois et le petit plan, très sciaphile, est capable d'attendre longtemps une augmentation de lumière. ALEXANDRE conclut que cet arbre illustre la stratégie forêt-forêt et entre dans la catégorie des espèces assurant le potentiel végétatif de la forêt (stade juvénile très long). Le *Trema guineensis* est un petit arbre pionnier bien connu. Dans la forêt, cette espèce strictement héliophile n'est présente que dans les trouées. Ses graines peuvent rester en dormance très longtemps dans le sol forestier. C'est un exemple de stratégie trouée-trouée, l'espèce participant au potentiel édaphique. Enfin *Entandrophragma utile* est une de ces espèces héliophiles et longévives, mais peu fréquentes, voire rares; c'est aussi un des géants de la forêt. C'est une espèce anémochore dont la graine n'est pas capable de survivre dans le sol; sa plantule ne supporte qu'un ombrage léger. Pour démarrer dans la forêt lors d'une trouée, cette espèce doit obligatoirement être introduite depuis l'extérieur. C'est un cas de stratégie forêt-trouée et cette plante fait partie du potentiel extérieur (ALEXANDRE, 1982).

Reproduction

La dispersion des diaspores dans les forêts secondaires africaines a reçu une attention considérable dans beaucoup d'études de successions.

Dans une parcelle expérimentale de 122 m × 122 m au Nigeria, 150 espèces d'arbres, lianes et arbustes furent comptées et examinées selon la strate dans laquelle les fruits étaient produits (KEAY, 1957). Une classification de ces espèces par le type de diaspores mena à la constatation que les espèces anémochores sont presque exclusivement situées dans la strate la plus élevée de la forêt. L'auteur conclut que l'abondance d'anémochores dans la strate élevée d'une forêt doit être considérée comme une évidence de la nature secondaire de cette même forêt.

Une autre étude sur les forêts secondaires du sud du Nigéria révéla que parmi les émergents, 46% sont des anémochores et 45% sont zoochores (JONES, 1955). Dans la strate arborescente la plus basse, seul 6-8% des arbres sont anémochores tandis que 70-80% sont zoochores. La viabilité des graines est variable; elle va de quelques jours à 200 jours. Les graines de *Musanga* révèlent une vie remarquablement longue. L'étude

de JONES montra, d'autre part, que presque toutes les espèces secondaires tardives semblent avoir besoin d'ombre durant leur stade juvénile. Il existe, en fait, beaucoup de variation en tolérance, quelques espèces se révélant plus exactes que d'autres. Quant à la croissance, JONES estima que les espèces secondaires tardives nécessitent entre 50 et 345 ans avant d'atteindre un DBH de 1 m.

GERMAIN & EVRARD (1956) décrivent l'écologie du climax avec de considérables détails pour l'association de *Brachystegia laurentii* au Zaïre. La courbe fréquence-âge montra une représentation typique de ce qui est attendu dans une formation de type climacique. Une autre formation mésophytique et dominée par *Scorodophleus zenckeri*, semblait la précéder. Cette formation était incapable de se reproduire et se faisait petit à petit envahir par *Brachystegia*. Des comparaisons entre ces deux phases sylvigénétiques montrèrent une plus grande stabilité pour le climax, non seulement en composition floristique, mais aussi en facteurs microclimatiques. Dans le climax, les variations en température, au sol et dans la canopée, étaient réduites, l'évaporation et la lumière étaient plus faibles, et l'humidité relative plus élevée.

JONES (1956), dans le sud du Nigéria, mit en évidence que, dans certains stades âgés, on remarque souvent de grands exemplaires de certaines espèces dont la régénération est profuse, mais dont les tiges de diamètres moyens sont rares. Le même type d'observation fut effectué par MAUDOUX (1954), dans la région de Mayumbe (Zaïre). Cet auteur constata une grande mortalité parmi les plantules des espèces secondaires tardives. En fait peu de plantules atteignent la taille de 3 m. Toutefois, ce cap dépassé, leurs chances de survie sont bonnes.

Influence du feu et des pratiques culturales

Les effets des feux de brousse sur l'établissement d'espèces forestières dans la savane fut très étudié. Comme il a été brièvement exposé plus haut, les savanes sont souvent des pyroclimax graminéens, soit des successions infléchies, où les feux répétés empêchent la reconstitution forestière. Ce milieu est, par nature, dynamique; sa stabilité n'est qu'apparente. DEVINEAU (1984) parle d'une biocénose toujours rajeunie.

En Côte d'Ivoire, la lisière septentrionale de la forêt dense humide semi-décidue est en contact avec une zone plus sèche de savanes préforestières guinéennes, dont la pénétration vers le sud est couramment qualifiée de "V baoulé" (SCHNELL, 1976).

A Kokondrékro, près de Bouaké dans le V baoulé, AUBRÉVILLE (1953) observa sur 16 années que les feux tardifs (mars, lorsque la végétation commence son cycle) dégradent les savanes boisées et les feux précoces (2^e quinzaine de décembre, début saison sèche, végétation au repos) amènent une amélioration du peuplement ligneux, surtout là où le sol est bon. Lorsque la savane est totalement protégée du feu, AUBRÉVILLE observa "une reconstitution d'un couvert forestier fermé avec évolution, sur les meilleurs sols, vers un type de grande forêt". En absence de feu, le peuplement de la savane boisée s'enrichit et évolue vers une composition qui se rapproche de celle du type le plus sec de la forêt semi-décidue présente au sud du pays baoulé. AUBRÉVILLE dénombrera sur une parcelle protégée du feu, entre 1937 et 1953, en tout 559 exemplaires de *Chlorophora excelsa*, *Khaya grandifolia*, *Antiaris africana*, *Blighia sapida*, *Sterculia tragacantha*, *Spathodea campanulata*, *Erythrophleum guineense*, *Ceiba pentandra*, *Cordia cordifolia*, *Canarium schweinfurthii* et *Azelia africana*. De toutes ces espèces, il n'y avait que 16 plantes avant la mise en défends contre le feu.

McGREGOR (1937) démontra aussi les avantages sur le recrû forestier de la protection contre les feux annuels. Ses observations concernent une parcelle de savane protégée durant 6 années, au nord du Nigéria.

Dans la région d'Ibadan, au sud du Nigéria, AINSLIE (1926) avait observé que le recrû, dans des parcelles au sol très dégradé, débutaient par *Ficus exasperata* et *Rauwolfia vomitoria*.

DELVAUX (1958) fit des observations semblables à celles d'AUBRÉVILLE et de MCGREGOR, au Zaïre, près d'Elisabethville.

Dans le Haut-Katanga (Zaïre), SCHMITZ (1958) observa qu'après la suppression des feux annuels, de nombreuses espèces, habituellement de type chamaephyte, devenaient des nanophanéophytes.

Dans les savanes dégradées du bas Zaïre, GERMAIN (1945) observa que *Holarrhena*, *Harungana* et *Vernonia* sont les premiers pionniers. Ils constituent des nuclei dans lesquels des *Macaranga* peuvent s'établir. La vitesse de cette reforestation est fonction de la proximité des porte-graines.

Plus récemment, en Côte d'Ivoire, des études sur le dynamisme des lisières de la forêt semi-décidue ont montré que les espèces forestières progressent sur la savane en colonisant, petit à petit, une ceinture de savane boisée qui la jouxte.

Près de Sakassou, dans le V baoulé, il apparut que les paysans, par leurs pratiques culturelles traditionnelles provoquent un déséquilibre en faveur de la forêt et aux dépens de la savane (SPICHIGER & PAMARD, 1973). En effet, le paysan baoulé cultive de préférence la zone de transition entre la forêt et la savane. Il débroussaille, nettoie et protège du feu la parcelle qu'il cultive pendant 2 ans. Cette action a un effet positif sur les espèces forestières qui ne souffrent plus ainsi de la concurrence des graminées. La progression de la forêt s'opère d'abord par une invasion par des rudérales et par des plantules forestières de lisière. Puis, une broussaille d'environ 4 m de haut s'installe. Elle est formée d'herbacées du sous-bois forestier. En troisième phase, apparaît une strate arbustive secondaire composée de: *Chlorophora excelsa*, *Antiaris africana*, *Cola gigantea*, *Dalbergiella welwitschii* et *Grewia carpinifolia*. La quatrième phase sera caractérisée par: *Cola gigantea*, *Spondias mombin*, *Chlorophora excelsa*, arbres d'une dizaine de mètres, surcimant des arbustes *Oxalys subscorpioides*, *Chaetacme aristata* et *Sphenocentrum jollyanum*. SPICHIGER & PAMARD mirent ainsi en évidence la potentialité forestière des savanes boisées du V baoulé et le rôle inducteur de reforestation tenu par l'agriculteur local. Ils soulignent, en outre, que l'accroissement de la population locale, en augmentant les surfaces cultivées en lisière, accélère la reforestation par fourré secondaire.

Dans son étude des lisières des différents types de formations forestières et savanicoles du V baoulé, SPICHIGER (1977) décrit la progression de la forêt sur la savane. Celle-ci se fait naturellement par "essaimage" ou "progression indirecte". Le processus est le suivant: il se crée, à l'abri du couvert des espèces ligneuses savanicoles, des "nodules" ou nuclei de reforestation évoluant en boqueteaux, qui éliminent peu à peu la flore savanicole. Dans les endroits où les feux tardifs n'existent plus, la dynamique forestière est très évidente. Le contact forêt-savane prend un aspect "en palier", soit avec une zone d'extension forestière récente basse et une zone d'occupation plus ancienne et plus haute (SPICHIGER, 1977).

Si l'agriculture traditionnelle baoulé favorise le recrû forestier, en revanche, une forte augmentation de la densité humaine accompagnée d'une mécanisation des cultures, induit et entretient la savanisation.

Dans la région de Béoumi, SPICHIGER & LASSAILLY (1981) ont mis en évidence que l'augmentation massive de la population, à partir de 1969, a entraîné des transformations considérables dans les différentes formations végétales; ces auteurs font état d'une "rupture entre la charge humaine et la végétation". Il ressort de cette étude qu'entre 1952 et 1969, l'augmentation de la population avait provoqué une extension des brousses forestières de plateau par abattage et brûlis, puis mise en culture de parcelles de la forêt mésophile de plateau. C'est grâce à la jachère habituelle de 6 à 7 années, qui suit une

exploitation sur 2 ans, que ces brousses secondaires pouvaient se développer. Durant cette période, l'administration coloniale prohiba la pratique des feux de savane et favorisa la culture de certains arbustes, comme le café. Sous ces conditions, la végétation mésophile commença à reconquérir du terrain de sorte qu'en 1969, la surface de végétation forestière de plateau avait augmenté de 60%. Cet important gain de surface avait été réalisé au dépend des savanes à *Pennisetum purpureum*. Ces formations graminéennes étaient vraisemblablement entretenues par les feux qui les parcouraient selon les coutumes locales de chasse au gros gibier.

Après 1969, l'usage de la terre devint à la fois extensif (abattage de forêt) et, surtout, intensif. Les jachères étaient dès lors trop courtes pour que les ligneuses mésophiles parviennent à s'y installer. Les savanes gagnèrent à nouveau du terrain et évoluèrent même vers des formes dégradées composées d'andropogonées, d'*Imperata cylindrica* et de *Panicum phragmitoides*. Certains tests devaient pourtant montrer que le dynamisme forestier régional est toujours latent.

Asie tropicale

Les forêts secondaires sont nombreuses et anciennes en Asie tropicale. Elles ont aussi une implication économique importante, car quelques bois parmi les plus recherchés sont fournis par des espèces qui peuvent se comporter comme des secondaires tardives, telles que le teck, *Tectona grandis*, et le sal, *Shorea robusta*.

Aux Indes, plusieurs aspects des successions secondaires ont été décrits en relation avec les pratiques sylviculturales. Il fut observé que la plupart des espèces pionnières ont des graines petites et ailées. La colonisation végétale, après abandon des cultures, commence par un stade dominé par des graminées. Un second stade caractérisé par une fruticée est souvent présent en plaine et toujours présent sur les collines. Les petits arbres pionniers impliqués dans les successions secondaires sur de la forêt ombrophile sont des *Artocarpus*, *Trema* et *Macaranga*. Sous leur ombre, des espèces de la forêt primaire poussent lentement. Si les lianes sont nombreuses, la succession semble ralentie (CHAMPION & GRIFFITH, 1948).

En Inde centrale, l'abondance du teck fut utilisée comme indicateur de l'âge des successions secondaires; les forêts climaciques de cette région sont caractérisées par l'association *Tectona-Terminalia-Anogeissus-Diospyros* (BHATIA, 1958). Dans d'autres régions forestières humides de la péninsule indienne, le teck est maintenu en brûlant annuellement la forêt climacique; il s'agit, en fait, de conserver la forêt dans un état préclimacique où le teck est avantagé, donc abondant (AUNG DIN, 1956). Le teck est une essence dont les jeunes plants résistent aux incendies. Après le passage du feu, l'augmentation de la lumière disponible permet un accroissement notable de ces plants (FONTAINE & al., 1979).

Dans le Singhbhum occidental, MOONEY (1938) remarqua que lorsque les parcelles défrichées étaient cultivées deux ans, la succession comportait rapidement un peuplement dense et homogène de sal. Le sal est une essence dont la répartition en Inde est liée aux activités agricoles. Il semble que le type humide caducifolié de la forêt de sal soit un climax climatique. Le sal résiste bien au feu; on a souvent observé une bonne régénération naturelle sous un peuplement homogène de sal. Dans de vastes régions où la forêt naturelle de sal a été détruite, de jeunes plants de cette espèce parviennent néanmoins à s'installer très vite. Si le passage du feu est suspendu un certain temps, des peuplements denses et vigoureux de sal succèdent très rapidement aux friches (FONTAINE & al., 1979). D'une manière générale, il s'est avéré que dans les zones humides, des feux fréquents sont indispensables au maintien du sal, car ils contribuent à freiner le développement des autres

espèces forestières. Dans les régions plus sèches, l'écobuage est nuisible au sal alors qu'il est favorable au teck (FONTAINE & al., 1979).

MOONEY (1938) observa aussi que les graminées persistaient dans la succession d'autant plus longtemps que l'exploitation agricole avait été longue. La présence des graminées dans les successions forestières fut aussi examinées en fonction de la localisation des défrichements. A Assam, BOR (1938) démontra que si les terrains défrichés demeuraient entourés de forêt, le stade "graminées" n'apparaissait pas. Dans cette région l'espèce secondaire économiquement valable et donc maintenue par le feu est le *Pinus khasya*.

En Malaisie, à Képong, SYMINGTON (1933) observa le développement de successions secondaires sur plusieurs parcelles. Le processus et les cortèges floristiques observés par SYMINGTON peuvent être résumés ainsi dans le sud-est asiatique.

La recolonisation végétale débutait par différentes générations d'herbacées à vie courte qui se succédaient les unes aux autres durant la première année. La propagation végétative de certaines lianes était très rapide. Dans certaines parcelles, SYMINGTON observa un envahissement spectaculaire par *Imperata cylindrica*. Une fois dominante, cette graminée très agressive stoppe le cours de la succession pour de longues périodes. Sur deux parcelles anciennement cultivées, l'association de ligneuses était composée de 52 espèces dont: *Trema amboinensis*, *Macaranga tanarius* et *Bridelia tomentosa*, avec, en outre, *Musa malaccensis*. Les herbacées déclinaient à cause, tantôt de la croissance des ligneuses et de *Musa*, tantôt de la multiplication de l'*Imperata cylindrica*, qui progressait rapidement grâce à ses rhizomes. Après 3 ans, une canopée dense formée par les petits arbres cités plus hauts dominait un sous-bois de *Lantana camara* et *Melastoma polyanthum*. Les herbacées avaient disparu sauf quelques colonies d'*Imperata* et de *Brachyaria distachya*. Sur une parcelle entièrement colonisée par l'*Imperata*, SYMINGTON observa, après 3 ans, un envahissement par la fougère *Nephrolepis biserrata*. D'autre part, quelques *Melastoma* atteignaient déjà 3 m de haut, ce qui réduisait la multiplication de l'*Imperata*. Petit à petit, la colonie d'*Imperata* s'affaiblissait et cédait l'espace aux ligneuses. Afin d'évaluer l'importance des conditions édaphiques sur la vitesse de la succession, une parcelle de forêt défrichée fut observée. La colonie végétale se composait d'abord surtout de *Physallis minima* et *Amaranthus viridis*. Ce stade était suivi par une abondance de *Trema* et de *Musa*. A 3 ans, une petite forêt secondaire était en place; dominée par *Macaranga tanarius*. Remarque importante: l'*Imperata cylindrica* n'apparut pas dans cette succession.

Les observations de WYATT-SMITH (1949, 1955) fournissent les mêmes détails quant au déroulement de la reconstitution forestière sur sol peu dégradé, avec, après 6 ans, la présence d'une communauté dominée par *Macaranga gigantea*. Une exploitation de 3 ans ou plus aboutit à une disparition des graines d'espèces forestières et à une forte dégradation édaphique propice à l'apparition et à la persistance de l'*Imperata cylindrica*.

Les recherches de LANDON (1958) mirent en évidence un déroulement identique à celui observé par SYMINGTON (1933). Dans le domaine des forêts à dipterocarpacees, il apparut clairement que si les surfaces cultivées sont petites et que les porte-graines en sont proches, le retour à une composition semblable à celle de la forêt ombrophile est rapide. D'autre part, c'est seulement si la culture est entretenue plusieurs années que le sol s'appauvrit à tel point que l'*Imperata cylindrica* peut l'envahir. Les pâturages entretenus par le feu sont des peuplements purs d'*Imperata* et leur sol est si pauvre que LANDON a estimé que plusieurs siècles seraient nécessaires à leur recolonisation forestière.

En Indonésie, la superficie occupée par les forêts secondaires et les prairies à *Imperata cylindrica* est d'environ 23 et 16 millions d'hectares, respectivement; ces formations sont pour l'essentiel le résultat de la culture itinérante, des plantations et de l'écobuage.

L'exploitation sélective récente du bois d'œuvre de la pluviisylve a été très rapide, avec pour conséquence des millions d'hectares de forêts appauvries qui sont un mélange de forêts primaires et secondaires (FONTAINE & al., 1979).

A Sumatra, JOCHEMS (1928) observa les successions sur les cultures de tabac. Le tabac n'est planté qu'une fois tous les 8 ans. Après la récolte, on pratique une année de culture d'une plante alimentaire, riz de plateau ou maïs, puis le champs est laissé en jachère 6 ans. La succession débute par un stade composé d'herbacées à vie courte et de plantules d'arbres. Le deuxième stade est dominé par *Trema* sp., *Blumea balsamifera* et *Abroma angustum*. Le troisième stade est dit "belukar" avec en codominance: *Trema* sp., *Macaranga tanarius*, *M. denticulata*, *Callicarpa tomentosa* et *Melochia umbellata*. En position subordonnée, on trouve: *Commersonia bartramia*, *Ficus fistulosa*, *F. toxicaria*, *Milletia atropurpureum* et *Pithecellobium lobatum*. Les sous-arbustes sont surtout *Lantana camara* et *Desmodium polycarpum*. Quant à l'herbacée la plus importante, c'est *Imperata cylindrica* var. *major*. Si la culture de tabac n'est pas suivie par celle de riz ou de maïs, le second stade n'existe pas. JOCHEMS remarqua, de plus, que la proximité d'arbres adultes de la forêt primaire joue un rôle considérable dans la vitesse de reconstitution forestière. Cet auteur nota aussi que l'*Imperata cylindrica* ne devient envahissante que si le feu est allumé dans la succession, sinon sa présence reste modérée.

A Janglappa, dans l'île de Java, MEIJER DREES (1938) remarqua comme herbacées pionnières: *Andropogon amboinicus* et *Imperata cylindrica*. Après 2 ans, *Melastoma malabathricum* couvrait le sol et facilitait la repousse de *Vitex pubescens* et de *Albizia chinensis*. A West Bone (Java), le stade arbustif était caractérisé par *Lantana camara* et les arbres qui participaient à la suite de la succession étaient: *Trema orientalis* et *Pinus merkusii* (MEIJER DREES, 1938).

A Sumatra, FREY-WISSLING (1931) mit en évidence le fait que les formations fruticées du plateau de Habinsaran, à Batak, et les prairies du plateau de Karo sont toutes des successions qui ont pris la place de la forêt ombrophile. Leurs conditions édaphiques et écologiques sont comparables, seule la pression anthropique, plus forte à Karo, détermine le stade auquel la succession est stoppée.

En Nouvelle Guinée, le rapport de LANE-POOLE (1925) révèlent que les forêts secondaires se composent de *Trema*, *Macaranga*, *Pipturus* etc. et sont sujettes à l'envahissement par *Imperata*, après le passage du feu.

Océanie

Pour les Philippines, RICHARDS (1952) a noté que 40% de la surface des îles est recouvert de prairies secondaires dominées soit par *Imperata*, soit par *Saccharum spontaneum*, selon les endroits. Une grande partie du territoire est colonisée par une formation dite "parang", mosaïque de prairies secondaires et de forêts secondaires similaires au belukar malais. Ces formations occupent des sites anciennement colonisés par de la forêt sempervirente à diptérocarpacées. Le dynamisme de ces formations secondaires s'est avéré important; quelques arbustes pyrroésistants comme *Antidesma ghaesembilla*, *Bauhinia malabarica* et *Acacia farnesiana* ont tendance à former des petits boqueteaux. Si le feu ne passe plus, ces boqueteaux sont gagnés par d'autres espèces ligneuses. Les espèces arborescentes constituant les petites forêts secondaires sont les mêmes que celles citées pour le belukar, avec, fréquemment: *Psidium guajava* et *Bischofia javanica*.

En Australie, dans le Queensland du sud, WEBB & al. (1971) ont observé une succession âgée de 12 ans. Dans le peuplement arbustif et arborescent en place, ils distinguent 4 groupes d'espèces selon leur tempérament sylvicole et leur durée de vie. Les pionnières à vie courte, *Lantana camara*, *Solanum mauritianum* et *Trema aspera*, sont peu à peu éliminées par 2 espèces qui poussent à partir de rejets: *Daphnandra micrantha* et *Eupomatia*

laurina. Le troisième groupe est composé d'espèces de la forêt climacique et de secondaires tardives comme *Diploglottis australis*. Quant au quatrième groupe, il comprend des espèces de la forêt climacique, dont beaucoup de lauracées, pittosporacées, sapindacées et myrtacées. Selon WEBB & al., il est improbable que la succession conduite à une biocénose semblable à la biocénose originelle.

Conclusion

Malgré la participation de nombreux spécialistes du monde entier à l'étude des successions secondaires, il faut bien admettre qu'aujourd'hui encore les connaissances des événements se déroulant après la modification de l'écosystème forestier tropical humide demeurent lacunaires. Le transfert de l'expérience d'une région à l'autre est délicat, à moins qu'on ne connaisse exactement les conditions dans lesquelles cette expérience a été acquise; en outre, le transfert d'une génération à la suivante n'est pas facile. La condition préalable à la manipulation et à l'exploitation forestière de l'écosystème est une meilleure connaissance des causes et des effets des modifications provoquées par l'Homme. C'est pourquoi, de nombreuses recherches sont encore nécessaires.

En plus d'études des modifications de nature faunistique, floristique et structurale, qui accompagnent les perturbations provoquées par l'Homme dans les forêts tropicales humides peu ou pas manipulées ainsi que dans la végétation secondaire, des études autécologiques et écophysiological des principales espèces sont indispensables. Ces travaux permettraient de comprendre le rôle de chaque espèce à l'intérieur de l'écosystème et d'identifier les caractères spécifiques qui conditionnent leur réussite dans la régénération.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie M. le Prof. Spichiger pour la lecture qu'il a faite de ce texte avant sa publication et les remarques intéressantes qu'il a émises à son sujet.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGUIAR SOBRINHO, J. (1977). *Analisis de cuatro fases sucesionales de la masa boscosa en la region de San Carlos, Costa Rica*. Magister Scientiae CATIE, Turrialba, Costa Rica. 124 pp.
- AIKMAN, J. M. (1955). The ecology of balsa *Ochroma lagopus* Schwartz in Ecuador. *Proc. Iowa Acad. Sci.* 62: 245-252.
- AINSLIE, J. R. (1926). The physiography of Southern Nigeria and its effect on the forest flora of the country. *Oxford Forestry Mem.* 5.
- ALEXANDRE, D. Y. (1982). Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Côte d'Ivoire. *Candollea* 37: 579-588.
- ALLEE, W. C. (1926). Measurment of environmental factors in the tropical rain forest of Panama. *Ecology* 7: 273-302.
- ALLEN, P. H. (1956). *The rain forest of Golfo Dulce*. University of Florida, Gainesville, 417 pp.
- AUBRÉVILLE, A. (1947). Les brousses secondaires en Afrique équatoriale, Côte d'Ivoire, Caméroun, A.E.F. *Bois Forêts Trop.* 2: 24-49.
- AUBRÉVILLE, A. (1953). Les expériences de reconstitution de la savane boisée en Côte d'Ivoire. *Bois Forêts Trop.* 32:4-10.
- AUNG DIN, U. (1956). Problem of invasive evergreen forest. *Proc. Eight Silv. Conf. Dehra Dun* 2: 252-253.
- BEARD, J. S. (1945). The progress of plant succession on the Soufrière of St Vincent. *J. Ecol.* 33: 1-9.
- BEARD, J. S. (1946). The natural vegetation of Trinidad. *Oxford For. Mem.* 20.
- BHATIA, K. K. (1958). A mixed teck forest of Central India. *J. Ecol.* 46:43-63.
- BOR, N. L. (1938). A sketch of the vegetation of the Aka Hills, Assam. *Indian Forest Records* 1: 1-221.

- BROOKS, R. L. (1941). The regeneration of mixed rain forest in Trinidad. *Caribbean Forest*. 2: 164-173.
- BUDOWSKI, G. (1956). Tropical savannas, a sequence of forest felling and burnings. *Turrialba* 6:23-33.
- BUDOWSKI, G. (1961). *Studies on Forest Succession in Costa Rica and Panama*. School of Forestry, Yales Univ., New Haven, 189 pp.
- CHAMPION, H. G. & A. L. GRIFFITH (1948). *Manual of general silviculture for India*. Oxford Univ. Press, Calcutta, 330 pp.
- CHEVALIER, A. (1928). Sur l'origine des campos brésiliens et sur le rôle des Imperata dans la substitution des savanes aux forêts tropicales. *Compt. Rend. Séances Acad. Sci.* 187: 997-999.
- CHEVALIER, A. (1948). Biogéographie et écologie de la forêt dense ombrophile de la Côte d'Ivoire. *Rev. Int. Bot. Appl. Agric. Trop.* 28: 101-115.
- COOK, F. (1909). *Vegetation affected by agriculture in Central America*. Bureau of Plant Industry Bulletin No. 145, Dep. of agriculture, Washington D.C., 23 pp.
- DELVAUX, J. (1958). Effets mesurés des feux de brousse sur la forêt claire et les coupes à blanc dans la région d'Elisabethville. *Bull. Agr. Congo Belge* 49: 683-714.
- DEVINEAU, J. L. (1984). *Structure et dynamique de quelques forêts tropicales de l'Ouest africain (Côte d'Ivoire)*. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 281 pp.
- EGGELING, W. S. (1947). Observations on the ecology of the Budongo rain forest, Uganda. *J. Ecol.* 34: 20-87.
- EWEL, J. (1980). Introduction. *Biotropica* 12.
- FAO (1985). *Ressources forestières 1980*. Rome, 22 pp.
- FONTAINE, R. G., GOMEZ-POMPA, A. & B. LUDLOW (1979). Succession secondaires. In: *Ecosystèmes forestiers tropicaux*. UNESCO / FAO / PNUE, Recherches sur les ressources naturelles, rapport n° 14, Paris, pp. 233-251.
- FOSBERG, F. R. (1950). Ecological notes on the upper Amazon. *Ecology* 31: 650-653.
- FOWLER, L. & S. WHITEL (1955). Malezas que existen en la estacion de agricultura tropical en el Canton Quevedo. *Bol. Inst. Ci. Nat. Univ. Centr. Ecuador* 2: 5-20.
- FREISE, F. W. (1939a). Beobachtungen in Zweitwuchsbestände aus dem Küstenwald Brasiliens. *Zeitschrift für Weltforstwirtschaft* 6: 281-289.
- FREISE, F. W. (1939b). Einige Bemerkungen über soziologische Verhältnisse im Urwald. *Zeitschrift für Weltforstwirtschaft* 6: 602-621.
- FREISE, F. W. (1939c). Untersuchungen über die Folgen der Brandwirtschaft aus tropischen Böden. Beobachtungen aus dem Gebiete der Küstenwälder Brasiliens. *Tropenpflanzer* 42: 1-22.
- FREY-WISSEING, A. (1931). Over de struikwildernis van Habinsaran. *Trop. Natuur*. 20: 194-198.
- GERMAIN, R. (1945). Notes sur les premiers stades de la reforestation naturelle des savanes au Bas Congo. *Bull. Agr. Congo Belge* 36: 16-23.
- GERMAIN, R. & C. EVRARD (1956). Etude écologique et phytosociologique de la forêt à *Brachystegia laurentii*. *Publ. Inst. Natl. Etude Agron. Congo Belge, Sér. Sci.* 67.
- GONZALEZ DE MOYA, M. (1955). *Ordenacion de un bosque subtropical de crecimiento secundario en Costa Rica*. Intern. American Institute of Agricultural Sciences, Turrialba, Costa Rica, 140 pp.
- GREIG-SMITH, P. (1952). Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. I. General features of the vegetation. *J. Ecol.* 40: 283-315.
- GREIG-SMITH, P. (1952). Ecological observations on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. II. Structure of the communities. *J. Ecol.* 40: 361-330.
- GUILLAUMET, J. L. (1967). *Recherches sur la végétation et la flore de la région du Bas Cavally*. Mém. ORSTOM, 20, 247 pp.
- GUILLAUMET, J. L. & E. ADJANOHOOUN (1971). La végétation de la Côte d'Ivoire. In: *Le milieu naturel de la Côte d'Ivoire*. Mém. ORSTOM, 50: 157-232.
- HOLDRIDGE, L. R. (1947). *The forests of Western and Central Ecuador*. U.S.A. Forest Service, Washington D.C., 134 pp.
- HOLDRIDGE, L. R., B. F. LAMB & B. MASON (1950). *Los bosques de Guatemala*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas e Instituto de Fomento de la Produccion de Guatemala. Turrialba, Costa Rica, 174 pp.
- HUMBERT, J. (1958). Etude de l'accroissement d'essences forestières en milieu naturel au Mayumbe. *Bull. Agr. Congo Belge* 49: 108-129.
- JOCHEMS, S. C. J. (1928). De begrøeiing der tabakslanden in Deli en hare beteeknis voor de tabakscultuur. *Med. Deli Proefstat.* (2^e série) n° 59.

- JONES, E. W. (1955-1956). Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu forest reserve. *J. Ecol.* 43: 564-594; 44: 83-117.
- KEAY, R. W. J. (1957). Wind-dispersed species in a nigerian forest. *J. Ecol.* 45: 471-478.
- KENOYER, L. A. (1929). General and successional ecology of the lower tropical rain forest of Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 10: 201-222.
- KESSLER, W. (1950). Note sur la multiplication du parasolier (*Musanga smithii*). *Bull. Agr. Congo Belge* 41: 37-52.
- LANDON, F. H. (1958). Malayan tropical rain forest. In: *Tropical silviculture* 2: 1-12. FAO, Rome, 415 pp.
- LANE-POOLE, C. E. (1925). The forests of Papua and New Guinea. *Emp. For. J.* 4: 206-234.
- LEBRUN, J. & G. GILBERT (1954). *Une classification écologique des forêts du Congo*. Publ. INEAC (Bruxelles), Sér. sci., n° 63, 89 pp.
- MARIE VICTORIN, Frère & Frère LEON (1942). Itinéraires botaniques dans l'île de Cuba. *Contr. Inst. Bot. Univ. Montréal* n° 42, 496 pp.
- MAUDOUX, E. (1954). La régénération naturelle dans les forêts remaniées du Mayumbe. *Bull. Agr. Congo belge* 45: 403-420.
- McGREGOR, M. D. (1937). Forest types and succession in Nigeria. *Emp. For. J.* 16.
- MEIJER DREES, E. (1938). Plantensociologie, boschbouw en houtteelt. *Tectona* 31: 166-205.
- MIRANDA, F. (1952). *La vegetacion de Chiapas*. Part. 1, Seccion Autografica, Departamento de Prensa y Turismo. Tuxla, Guttierrez, Mexico. 334 pp.
- MOONEY, H. F. (1938). A synecological study of the forests of western Singhbhum. *Indian Forest Records* 2: 259-356.
- MULLENDERS, W. (1954). La végétation du Kaniama (entre Lubishi-Lubilash). *Publ. Inst. Natl. Etude Agron. Congo Belge, Sér. Sci.* 61.
- PEREZ FIGUEROA, C. A. (1954). *Estudio forestal del laurel: Cordia alliodora (R. & P) Cham., en Costa Rica*. Inter-American Institute of Agricultural Sciences, Turrialba, Costa Rica, 182 pp.
- PETRICEKS, J. (1956). *Plan de ordenacion del bosque de la finca "La Selva"*. Inter-American Institute of Agricultural Sciences, Turrialba, Costa Rica, 176 pp.
- POINSIER, J. L. (1947). Le Parasolier: essence de reboisement pour la forêt secondaire. *Bois Forêts Trop.* 3: 31-34.
- RAWITSCHER, F. (1946). Die Erschöpfung tropischer Böden infolge der Entwertung. *Acta Tropica* 3: 211-241.
- RAWITSCHER, F. (1950). O problema das savanas brasileiras e das savanas em geral. *Anuario Brasileiro de Economia Florestal* 3: 32-38.
- RICHARDS, P. W. (1952). *The tropical rain forest: an ecological study*. Cambridge Univ. Press.
- RICHARDS, P. W. (1955). The secondary succession in the tropical rain forest. *Sci. Progr.* 43: 45-57.
- ROSS, R. (1954). Ecological studies on the rain forest of Southern Nigeria. III. Secondary succession in the Shasha Forest Reserve. *J. Ecol.* 42: 259-282.
- SCHMITZ, A. (1958). Dégradations consécutives aux feux sauvages dans le Haut Katanga, remèdes apportés. *Bull. Agr. Congo Belge* 49: 1031-1038.
- SCHNELL, R. (1976). *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. II. La flore et la végétation de l'Afrique tropicale*. Vol. 3, Gauthier-Villars, Paris, 459 pp.
- SCHULZ, J. P. (1960). Ecological studies on rain forest in Northern Suriname. *Meded. Bot. Mus. Herb. Rijks Univ. Utrecht* 163.
- SHANK, P. J. (1950). *Principal timbers of forest types of eastern Nicaragua*. Yale Univ., New Haven, 86 pp.
- SPICHIGER, R. (1977). *Contribution à l'étude du contact entre flore sèche et humide sur les lisières des formations forestières humides semi-décidues du V baoulé et de son extension nord-ouest (Côte d'Ivoire centrale)*. Bull. liaison chercheurs Lamto, 261 pp.
- SPICHIGER, R. & V. LASAILLY (1981). Recherche sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire: note sur l'évolution de la végétation dans la région de Béoumi (Côte d'Ivoire centrale). *Candollea* 36: 145-153.
- SPICHIGER, R. & C. PAMARD (1973). Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire: étude du recru forestier sur des parcelles cultivées en lisière d'un îlot forestier dans le sud du pays baoulé. *Candollea* 28: 21-37.
- SAINT-HILAIRE, de A. (1830-1831). *Voyage dans les provinces de Rio de Janeiro et de Minas Geraes*. Paris, tomes 1 et 2, 453 pp., 477pp.
- STANDLEY, P.C. (1924). Trees and shrubs of Mexico (Passifloraceae — Scrophulariaceae). *Contr. U.S. Natl. Herb.* 23 (IV).

- STANDLEY, P. C. (1928). Flora of the Panama Canal Zone. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 27.
- STANDLEY, P. C. (1931). Flora of the Lancetilla Valley, Honduras. *Publ. Field Mus. Hist., Bot. Ser.* 10.
- STANDLEY, P. C. (1937-1938). Flora of Costa Rica. *Publ. Field Mus. Hist. Nat., Bot. Ser.* 18.
- STANDLEY, P. C. & S. RECORD (1936). The forests and flora of British Honduras. *Publ. Field Mus. Hist. Nat., Bot. Ser.* 12.
- STANDLEY, P. C. & J. A. STEYEMARK (1946-1952). Flora of Guatemala. *Publ. Field Mus. Hist. Nat., Bot. Ser.* 24.
- STÉHLÉ, N. (1935). Essai d'écologie et géographie botanique. *Flore de la Guadeloupe et dépendances*. I. Base-Tere (Guadeloupe), 276 pp.
- STÉHLÉ, H. (1945). Los tipos forestales de las islas del Caribe. Parte I. *Caribbean Forest*. 6: 273-422.
- STÉHLÉ, H. (1946). Les types forestiers des îles Caraïbes. 2^e partie. *Caribbean Forest*. 7: 337-709.
- STEVENSON, D. (1929). Types of forest growth in British Honduras. *Trop. Woods* 14: 20-25.
- 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.
- STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1984). Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental). Dynamisme et reconstitution d'une forêt secondaire peu dégradée. *Candollea* 39: 386-394.
- STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1986). Etudes floristiques de divers stades secondaires des formations forestières du Haut Parana (Paraguay oriental). Floraison, fructification et dispersion des espèces forestières. *Candollea* 41: 121-144.
- 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.
- STUTZ DE ORTEGA, L. C. (1989). Aspect floristique des successions secondaires en forêt tropicale humide. 1. Caractéristiques générales des forêts secondaires. *Saussurea* 19: 147-167.
- SYMINGTON, C. F. (1933). The study of secondary growth on rain forest sites. *Malayan Forester* 2: 107-117.
- WEBB, L. J., J. G. TRACEY & W. T. WILLIAMS (1971). Regeneration and pattern in the subtropical rain forest. *J. Ecol.* 60: 675-695.
- WHITMORE, T. C. (1975). *Tropical rain forest of the far east*. Clarendon Press, Oxford, 282 pp.
- WYATT-SMITH, J. (1949). Natural plant succession. *Malayan Forester* 12: 148-152.
- WYATT-SMITH, J. (1955). Changes in composition in early natural plant succession. *Malayan Forester* 18: 44-49.
- WWF (1988). *Conservation of tropical forests*. WWF International, Gland, 12 pp.