

Projet tutoré - Synthèse bibliographique

DESCRIPTION D'UN ECOSYSTEME FORESTIER TROPICAL : LA RESERVE NATURELLE VOLONTAIRE TRESOR



LPPE 2005/2006



Laurent KERHARO
Emilien FERRIER

Résumé :

Mots-clefs : Ecosystème forestier tropical, Adaptation, Relations interspécifiques, Co-évolution

La forêt traversée par le sentier botanique de la réserve Trésor est une forêt primaire humide. Elle se trouve sur la montagne de Kaw, zone très humide, et présente une grande hétérogénéité de milieux et une forte biodiversité. La dynamique et le fonctionnement des écosystèmes du sentier botanique sont complexes. Tous les types biologiques tropicaux y sont représentés. Arbres immenses, arbustes, lianes, épiphytes, héliophytes se répartissent l'espace avec les plantes sciaphiles de sous-bois. Chacune s'est spécialisée dans l'exploitation des ressources et fait preuve de stratégies originales et variées pour accéder aux éléments nutritifs et au rayonnement solaire disponible. Les chablis, provoqués lors de la chute d'un arbre, sont des phénomènes de régénération et de renouvellement essentiels à la forêt. Ils permettent aux végétaux pionniers héliophiles de s'installer avant de faire place aux essences de la forêt mûre. Les relations entre les espèces de la forêt sont de types et de complexités différents

Abstract :

Key-words : Rainforest ecosystem, Adaptation, Interspecific relationships,

The forest which is crossed by the botanical pathway of Tresor's reservation is a ancient rainforest. It's situated on Kaw's mountain, a very rainy range, and shows heterogeneous environments and a huge biodiversity. The dynamic and the functioning of the pathway's ecosystems are complex. All biological forms are present. Giant trees, shrubs, lianas, epiphyte and semi-epiphyte plants are growing together with plants which prefer umbra. Each one is specialised in resource's exploitation and adopts original strategies in order to rise to nutritive elements and to available solar radiation. The forest aisles, created when a tree drops, are essential regenerating process of forests. Thanks to them, the plants which like sun can settle down before ancient forest's species. Relationships between forest's species are very different.

Sommaire

Introduction	1
I – <u>Description du site de la réserve Trésor.</u>	2
1-1 Situation géographique.	2
1-2 Climat.	3
1-3 Hydrologie.	4
1-4 Géologie & pédologie.	4
1-5 Relief & Topologie.	4
II – <u>Caractérisation de la forêt humide tropicale.</u>	5
2-1 Généralités.	5
2-1-1 Stratification.	5
2-1-2 Types de végétaux.	7
2-1-3 Composition floristique & caractéristiques du peuplement.	8
2-1-3-1 Inventaire des arbres.	8
2-1-3-2 Inventaire des herbacées et arbustes du sous-bois.	10
2-1-4 Quelques points de comparaison entre milieux tropical humide et tempéré.	11
2-2 Chablis, moteur de la sylvogénèse.	12
2-3 Stratégies d'adaptation au milieu.	13
2-3-1 Adaptations au sol	13
2-3-2 Adaptations à l'inondation	15
2-3-3 Adaptations au manque de lumière	15
2-3-4 Adaptations à l'herbivorie	16
III - <u>Relations interspécifiques.</u>	17
3-1 Présentation des différentes relations biotiques existantes.	17

3-1-1 La Compétition.	17
3-1-2 La Prédation.	18
3-1-3 Le parasitisme.	19
3-1-4 Le commensalisme.	19
3-1-5 La Coopération	20
3-1-6 La Symbiose	21
3-1-7 Synthèse et bilan	21
3-2 Quelques relations plantes/animaux de forêt tropicale.	22
3-2-1 Modes de fécondation.	22
3-2-1-1 L'entomogamie.	22
3-2-1-2 L'ornithogamie.	23
3-2-1-3 La chiropterogamie.	23
3-2-2 Modes abiotiques de dissémination.	24
3-2-3 La zoochorie.	25
3-2-3-1 Les oiseaux.	26
3-2-3-2 L'agouti.	26
3-2-3-3 Le singe hurleur.	27
3-2-4 Associations végétales avec des fourmis.	27
3-2-4-1 Une adaptation éthologique : Les jardins de fourmis.	27
3-2-4-2 Une adaptation anatomique : La myrmécophilie.	28
3-2-5 Les réservoirs foliaires d'eau.	29
3-2-6 Autres exemples de relations plantes/animaux	30
Conclusion	31

INTRODUCTION

Les écosystèmes forestiers tropicaux sont des biotopes complexes dont les composantes et leurs interactions avec le milieu sont encore mal connues. La Guyane française est une zone tropicale très riche est encore « intacte » qui présente des milieux particulièrement intéressants. Ainsi, dans des objectifs de connaissances scientifiques, de conservation de milieux naturels et de sensibilisation naturaliste auprès de la population, a été créée la réserve naturelle volontaire Trésor. Un sentier, permettant de découvrir les espèces d'arbres recensées sur le parcours, traverse un tronçon de la forêt tropicale humide de la montagne de Kaw. Avant de brûler, un carbet d'accueil pour le public était également présent à l'entrée du sentier.

Une forêt primaire non perturbée très diversifiée se trouve sur cette zone. Du fait de ses attraits et de son ouverture au public, des actions de vulgarisation ont été mises en œuvre. C'est dans ce cadre qu'a été réalisée cette synthèse bibliographique. Elle permettra de faire découvrir et comprendre le fonctionnement et la dynamique de l'écosystème forestier de la réserve. Cette forêt est un exemple très caractéristique de ce que peut être l'écosystème forestier amazonien. Ainsi, espérons que ce travail a pu regrouper quelques caractéristiques fondamentales d'un milieu aussi complexe.

Un écosystème correspond à l'ensemble du vivant qui évolue sur un territoire particulier, et les interactions existantes en son sein et avec l'environnement. Pour comprendre l'écosystème traversé par le sentier botanique de la réserve, il s'agit de caractériser ses principales composantes et les relations qui les unies. La compréhension de cette union amènera à une meilleure connaissance de la forêt tropicale.

Ainsi, cette synthèse décrit brièvement le milieu par ses principales caractéristiques. Puis une énumération des différents types biologiques existants, leur fonctionnement et leurs interactions donne une idée sur la dynamique de maintien et de renouvellement de la forêt. Des caractéristiques particulières du milieu tropical, facilement observables tout au long du sentier, sont enfin expliquées et parfois illustrées en vue d'être énoncées et valorisées lors de futures visites du sentier. Bien sur, ce travail n'est pas exhaustif et ne parle que des caractères principaux ou facilement représentatifs de l'écosystème forestier tropical.

1-2 Climat

Le climat de la Guyane française est soumis au balancement Nord-Sud de la Zone Intertropicale de Convergence (ZIC). Ce mouvement détermine la répartition des précipitations annuelles. Ceci se traduit par une saison des pluies qui s'étend de décembre à juin et par une saison sèche entre juillet et novembre.

Eventuellement, les oscillations de la ZIC peuvent conduire à une légère saison sèche en mars appelé « petit été de mars ».

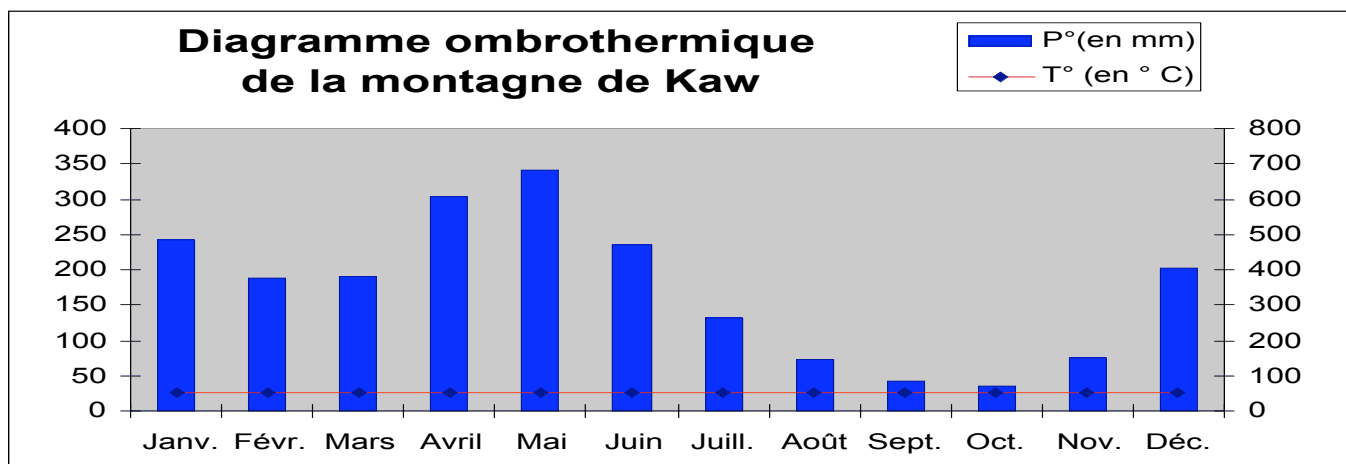
La station météo la plus proche de la réserve est située à Roura, à 16 km de là et à une altitude de 8 m.

La température moyenne y est de 25,8°C avec un maximum de 30°C et un minimum de 22,1°C. Les variations annuelles sont donc assez faibles.

En revanche, la pluviométrie sur la station météo (3614 mm par an) est inférieure à la moyenne de la réserve. Avec une altitude moyenne de 260 m, la zone d'étude est en proie à des remontés d'air océaniques saturé d'humidité.

Avec des précipitations de plus de 4000 mm par an (et des pointes locales à presque 8000 mm), la région de Kaw est une des zones les plus pluvieuses du Nord de l'Amérique du Sud.

		Janv.	Févr.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juill.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Camp Caïman	P°(en mm)	484,7	377,2	381,7	607,2	683,2	470,9	261,8	145,3	85,4	69,2	148,9	402,6
Rocham beau	T° (en ° C)	25,5	25,1	25,8	25,9	25,8	25,6	25,6	26	26,3	26,4	26	25,8

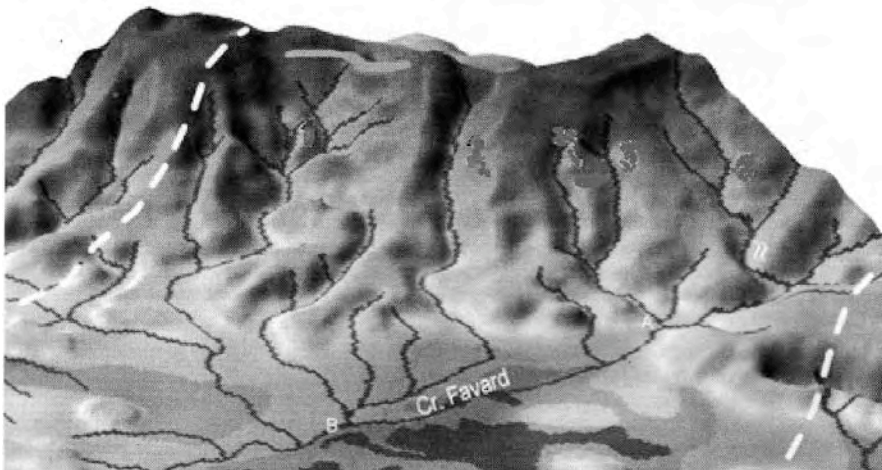


L'humidité relative (au-dessus de la canopée) varie de 80 à 88% entre saison sèche et saison des pluies.

1-3 Hydrologie

Les eaux de pluie s'infiltrent dans les sols argileux riches en quartz du sommet de la « Montagne de Kaw », jusqu'aux cuirasses ferrugineuses. Elles s'écoulent par la suite horizontalement pour ressortir en surface par des sources alimentant les réseaux hydrographiques. A ces dernières s'ajoute le ruissellement des eaux de surface, quand le sol est durci.

Détails de la zone de la réserve Trésor et du tracé de la crique Favard



Les réseaux hydrographiques du versant sud de la montagne de Kaw, au nombre de 4, forment des ravins qui aboutissent tous dans la Crique Favard, le principal cours d'eau de la réserve trésor.

D'après l'inventaire de la composition floristique et de la structure de la végétation de la réserve Trésor (2000)

1-4 Géologie & pédologie

Le sentier Botanique, long de 1750 mètres, a été ouvert au premier semestre de l'année 2000, avec le soutien de l'Association Réserve naturelle Trésor. Il traverse une belle forêt haute sur schistes de la série Paramaca inférieur, juste en contrebas de la table latérobauzitique du massif Trésor-Kaw.

Le sentier inclut la partie terminale de la piste du Placer Trésor, depuis la route de Kaw, sur une distance de 550 mètres. Le sentier forestier proprement dit forme une boucle entre la cote 200m et la cote 1400m, soit 1900m de longueur

1-5 Relief & topologie

Comme il est facile de le remarquer sur le détail de la zone ci-dessus, le relief n'est pas homogène. La montagne de Kaw est à une altitude de 260m et présente des pentes variables en fonction de la nature du sol.

Ainsi, de part ce relief, la réserve Trésor possède différents types de milieux et d'écosystèmes. Parmi ceux-ci se trouvent des forêts tropicales humides sommitales sur table latéritique, de faibles et fortes pentes avec des rochers affleurants, de flat temporairement inondée et de collines isolées. Enfin, une forêt marécageuse et une savane sur limon et argile se partagent le territoire avec ces différents types de forêt.

II - Caractérisation de la forêt humide tropicale

Les milieux et les formations végétales qui les composent sont variés en Guyane. Des types de végétation particuliers évoluent en fonction des caractéristiques de l'écosystème.

- La végétation des terres basses, sur alluvions marines comprend essentiellement des groupements littoraux, des mangroves, des forêts marécageuses et des savanes.

- Celle des terres hautes, sur colline du socle précambrien, est essentiellement formée de différents types de forêt selon la nature du sol, le drainage et l'altitude.

Le principal écosystème traversé par le sentier botanique de la réserve correspond à une forêt primaire de basse altitude non perturbée. Pour illustrer les grandes théories écologiques sur les écosystèmes forestiers tropicaux, on s'appuiera sur l'exemple de ce sentier.

2-1 Généralités

2-1-1 Stratification

L'écosystème forestier tropical dépend de deux facteurs essentiels : l'eau et la lumière. A Trésor, la présence de l'eau se caractérise par une forte hygrométrie, une forte pluviométrie et un large bassin versant. La structure de la forêt et une organisation complexe où tout l'espace est mis à profit pour accéder à ces deux ressources.

Cependant, on peut dire que la végétation s'organise en différentes strates caractéristiques : trois strates arborescentes, une strate arbustive et une strate herbacée.

		-Les arbres émergents (la plus haute) composée de deux ou trois arbres par hectare de 40 à 60 mètres de hauteur. Très dispersée.
	Trois strates arborescentes	-La canopée (la voûte principale) est haute de 20 à 40 mètres. C'est une couche de végétation dense plus ou moins continue. Les arbres ont un fût très élancé et peu de branches.
		-Le niveau inférieur , de 5 à 20 mètres de hauteur, se compose d'un grand nombre de jeunes arbres, arbustes et petits palmiers. C'est un sous-étage d'arbrisseaux.
		Une strate arbustive :
	Une strate herbacée :	Le tapis forestier où poussent les semis sur une couche peu profonde de feuilles mortes. Elle est très réduite à cause de l'interception de la quasi-totalité de la lumière par les strates supérieures. Peu inclure un milieu aquatique. Fougères.....
	Sol	- faune et flore édaphiques : décomposeurs du sol (horizon A)



(Photo : Vasnier J.B.)

La hauteur moyenne des arbres est de 25 mètres. Seulement 5 à 10 espèces d'arbres par hectare pourront être émergentes et atteindre plus de 40 mètres pour percer au dessus de la canopée. *Hymenaea courbaril* est l'une d'entre elles et peut monter à plus de 50 mètres au dessus du sol

Cependant, de la stratification de la végétation dépend une répartition verticale de la faune, dont les insectes. Ainsi, diverses familles de lépidoptères (papillons) se partagent les différentes strates de la forêt du sol aux cimes. Cette répartition est une conséquence de la compétition interspécifique, pour la lumière et pour l'eau chez les végétaux, pour la nourriture chez les animaux. Elle permet une meilleure utilisation du milieu ainsi qu'une productivité plus élevée.

L'organisation se manifeste aussi dans le plan horizontal par une hétérogénéité plus ou moins marquée, telle que des zones nues alternant avec des zones couvertes de végétation.

Cette organisation complexe contribue à d'importantes variations des facteurs climatiques sous le couvert forestier suivant des gradients verticaux:

Canopée	Sous-bois
-Vent variable, coup de vent, orages	-Absence de vent
-100% d'éclairement solaire	-0,5 à 2% d'éclairement solaire
-Durée de l'éclairement quotidien nécessaire à la photosynthèse : 11 à 13h	- Durée de l'éclairement quotidien nécessaire à la photosynthèse : 8 à 10h
-Température de 20° la nuit et 40° le jour	-Température entre 20 et 25° le jour et la nuit
-Humidité relative de 40% le jour et remontant à 100% la nuit	-Humidité relative supérieure à 80% de jour comme de nuit
-Direction et force de la pluie suivant celle du vent	-Pluie verticale, une partie étant évaporée ou s'écoulant le long des troncs
-Dépôt de rosée nocturne sur les feuilles	-Pas de dépôt de rosée
- Evaporation rapide de l'eau de pluie	- Evaporation lente de l'eau de pluie
-Concentration atmosphérique en CO2 de l'ordre de 350ppm	- Concentration atmosphérique en CO2 de 500 à 800ppm au dessus du sol et chutant rapidement à 350ppm

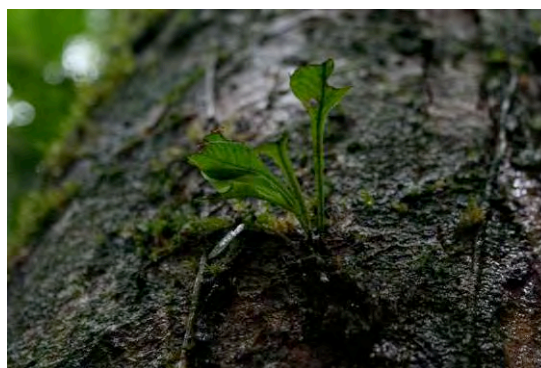
2-1-2 Types de végétaux

Dans les forêts tropicales, la lutte pour la lumière fait l'objet d'une sévère compétition. Les plantes ont développé des stratégies variées et complémentaires pour utiliser de façon optimale les ressources disponibles. Le développement de ces stratégies se matérialise par

la diversité des types biologiques rencontrés qui sont autant d'adaptations à l'exploitation d'une niche écologique spécifique. La plupart des arbres sont habillés par de nombreux végétaux qui utilisent troncs et branches comme supports pour se positionner stratégiquement dans l'espace.

- Un des types biologique caractéristique du milieu tropical, qui n'existe pas ou très peu dans les forêts tempérées, est celui des **épiphytes**. De nombreuses fougères et broméliacées en font partie. Ce sont des herbacées capables de synthétiser la lignine qui est à l'origine du tronc des arbres. Incapables de fabriquer une structure suffisamment solide pour les mener jusqu'à la lumière, elles se développent directement sur les arbres qui sont capables d'atteindre la voûte ensoleillée. Amarrées solidement, les épiphytes s'épanouissent sur le tronc ou sur les branches des arbres. Pour accéder à ces strates, le vent mais aussi les animaux sont des alliés importants pour la dissémination des graines légères, ailées ou plumeuses.

La famille des Orchidaceae est quasiment épiphyte strict à l'exception de quelques espèces géophytes (qui dépendent du sol durant tout leur cycle de développement). Tout au long du sentier, il est très facile d'apercevoir des épiphytes pousser sur le tronc.



- Les **hémi-épiphytes** ont des caractéristiques qui les rapprochent à la fois des épiphytes et des géophytes. En germant comme les épiphytes dans les branches de la canopée, elles évitent les contraintes du sous-bois. Capables de synthétiser la lignine comme les arbres, leur système racinaire va chercher à atteindre le sol et ses ressources en eau.



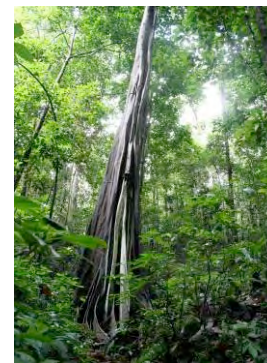
Fruits de *Clusia grandiflora* (Clusiaceae)
(Photo Vasnier J.B.)

Les fruits des hémi-épiphytes sont généralement consommés par les animaux de canopée (oiseaux, chauves-souris, singes). Les graines présentes dans la pulpe sont enrobées d'une substance qui leur permettent de rester collées sur les branches après déjection. L'hémi-épiphyte la plus communément rencontrée en forêt est le *Clusia*, elle possède des fruits étoilés et parfumés qui jonchent fréquemment le sol.

Deux types de stratégies se rencontrent chez ce type de végétaux.

- Chez les **hémi-épiphytes descendants**, la germination a lieu dans les strates supérieures, la plantule va envoyer ses racines vers le bas, le long du tronc de l'hôte pour accéder aux éléments nutritifs du sol. Une fois fixée à la fois sur le support et dans le sol, elles développent un feuillage parfois si dense qu'il masque celui de l'hôte.

L'une des évolutions les plus originales dans ce domaine est celle du figuier étrangleur (*Ficus nymphaefolia*). Celui-ci va former un véritable tronc entourant celui de la plante hôte qui finit généralement par succomber à cette violente étreinte. L'hôte infortuné qui a servi de support à la plantule, servira d'engrais à l'arbre adulte.



Ficus nymphaefolia
(Photo :Vasnier J.B.)

- Les **hémi-épiphytes ascendants** préfèrent germer au sol et remonter le tronc pour accéder à la lumière. C'est le cas de *Carludovica* sp. (Cyclanthaceae) qui « court » autour du tronc. Elle perd totalement le contact avec le sol.

- **Les lianes** sont nombreuses et peuvent atteindre 200m de long et 20cm de diamètre. Elles sont tout à fait en mesure de synthétiser de la lignine, mais préfèrent un mode de croissance beaucoup plus économique, énergétiquement parlant. Leur axe principal est une structure beaucoup trop légère pour les supporter, c'est pourquoi elles utilisent les arbres comme appui pour s'élever vers la lumière. Cette méthode présente un double avantage puisque les lianes sont aussi capables d'orienter leur ascension en fonction de la lumière disponible, en changeant de support. Elles germent au sol et sont capables de se déplacer verticalement mais surtout horizontalement dans le sous bois pour se positionner de façon stratégique dans la voûte forestière. Ce type biologique est présent dans beaucoup de familles comme les Piperaceae, les Rosaceae ou les Bignoniaceae.

2-1-3 Composition floristique & caractéristiques du peuplement

Un écosystème comme celui des forêts tropicales humides présente une très grande valeur en terme de biodiversité (notamment les écosystèmes traversés par le sentier botanique). Un très grand nombre de familles et d'espèces végétales différentes se partagent l'espace. Seulement, chacune des espèces en présence, ou presque, ne se caractérise que par la présence de quelques individus, parfois un seul, sur plusieurs hectares.

2-1-3-1 Inventaire des arbres:

Un inventaire limité aux arbres du Sentier Botanique de Trésor a révélé une incroyable diversité de familles et d'espèces. Sur 322 individus inventoriés, 42 familles différentes sont représentées. Les inventaires dans ce type de milieu ne sont pas chose facile ni totalement exhaustifs du fait du manque de connaissance de toutes les espèces en présence. Ainsi, l'inventaire fait de ces 322 individus a révélé 25 spécimens totalement inconnus et 22 seulement identifiés à la famille. 275 arbres sont identifiés au genre, soit 85% et 162 à l'espèce, soit la moitié de l'effectif.

Le conservatoire botanique de Brest a procédé à un prélèvement destiné à la culture de certaines espèces rares et endémiques. Ce dernier a été effectué sur la concession de C.B.J. Caïman (Placer Trésor), à proximité immédiate de la réserve.

La présence localement élevée d'espèces héliophiles de tempérament pionnier suggère des perturbations relativement récentes (exploitation sélective ou grands chablis naturels).

2-1-3-2 Inventaire des herbacées et arbustes du sous bois :

Les herbacées et les arbustes sont peu fréquents sous le couvert végétal du fait de l'absence de luminosité. Nous trouverons plutôt ce type de végétation là où peut percer la luminosité.

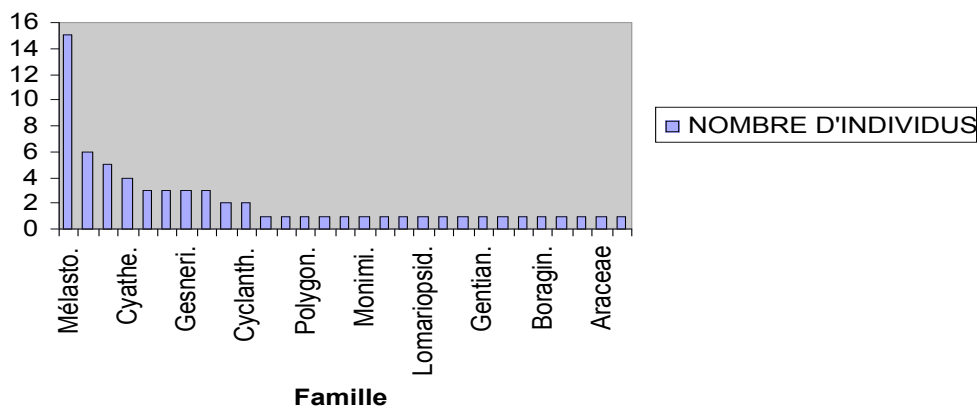
Deux parties sont observables sur la globalité de la piste :

- un profil forestier de type « chablis » correspondant à un ancien tracé de bulldozer.
- un layon de sous-bois contenant quelques chablis épars liés à la chute des arbres.

Dans la première partie, les plantes de sous bois sont beaucoup plus nombreuses. La plupart sont des espèces pionnières ou des taxons nécessitant un ensoleillement relativement important. Sur la seconde partie, la quantité de petites plantes est beaucoup plus réduite, hormis sur les zones de chablis.

La diversité de taxons a permis de mettre en place différents postes d'observation tout le long du sentier. Dans un souci pédagogique, des facteurs pouvant intéresser le visiteur néophyte ont été pris en compte : diversité de forme, de couleurs, présence de fruits comestibles ou de belles fleurs ... Certains taxons sont représentée dans des stations d'observation tout au long du sentier.

Fréquence des familles des plantes de sous-bois



69 taxons ont été répertoriés (parmi seulement les plantes en fleurs ou en fruits). Environ 85 % des espèces ont été identifiées, les 15% derniers correspondent à 3 taxons de famille indéterminées et d'autres limitées au genre : 6 Rubiaceae et 2 Rutaceae
Inventaire du sous-bois, répartition par famille

Ces 69 taxons identifiés représentent 22 familles, plus les ptéridophytes. Tout comme pour les arbres, ce graphique permet d'avoir une vue d'ensemble de la composition floristique sans donner une répartition quantitative exhaustive.

La famille des **Melastomataceae** est très bien représentée en raison de sa très grande diversité (200 espèces en Guyane) et parce que un grand nombre de taxons ont un rôle de pionnier (=plantes héliophiles) et se retrouvent sur les sites ayant subi des perturbations. Notons la présence de plusieurs taxons relativement rares en Guyane (*Leandra verticillata*, *Leandra micropetala*, *Clidemia epiphytica*), et *Miconia oldemanii*, endémique de Guyane.

Certaines familles méritent une attention particulière :

- soit par la diversité des taxons restant encore à récolter comme pour les familles des Marantaceae ou des Costaceae.

- soit par la richesse spécifique de certaines familles comme les Gesneri (4 taxons)

- soit par la rareté de certains taxons. (*Clidemia epiphytica*, *Leandra verticillata*)

Cet inventaire permet d'entrevoir les richesses floristiques et des gradients de la végétation.

Ce sentier présente un très grand attrait pour le public par sa diversité biologique visible. La succession des différents types de végétation, basse et dense, de pleine forêt, centralisée autour d'une crique permet de sensibiliser sur le renouvellement forestier et donc, entrevoir la fragilité des écosystèmes.

De nombreuses identifications (possibilité de les citer les familles...) restent à réaliser, en particulier pour les familles abondantes et diversifiées. Une caractérisation plus précise de la flore permettrait d'indiquer des affinités avec d'autres régions de Guyane ou du Brésil proche ou au contraire sa spécificité. Elle permettra aussi de distinguer plus localement des unités floristiques associées à des caractères physiologiques, structuraux topographiques et géomorphologiques.

L'intérêt botanique de ce travail d'inventaire augmente les connaissances de la flore de la réserve et contribue à une meilleure caractérisation de la flore du massif de Kaw.

2-1-4 Quelques points de comparaison entre milieux tropical humide et tempéré

	Forêt tropicale Guyanaise	Forêt tempérée
Dissémination du pollen par les animaux	Zoogamie: entomogamie, chiroptérogamie, ornithogamie	Zoogamie: principalement entomogamie
Facteur d'endémisme	Isolement favorisant l'endémisme	Rattachement favorisant les échanges
Biodiversité:	50% de la biodiversité animale mondiale et 80% des insectes	
Arbres	plus de 150 espèces d'arbres à l'hectare	110 espèces d'arbres sur l'ensemble de l'Europe de l'Ouest
Insectes	Environ 300 000 espèces en Amazonie.	32 000 espèces connues en France mais une estimation de la quantité d'insectes à environ 40 000 espèces
Reptiles	166 espèces (4 de Caimans, 16 de tortues, 45 de lézards et près d'une centaine de serpents)	176 espèces de reptiles et d'amphibiens existantes en Europe
Amphibiens	110 espèces	
Mammifères	189 espèces en Guyane dont plus de la moitié sont des chauves-souris	200 espèces en Europe parmi les mammifères marins et terrestres
Oiseaux	740 espèces en en Guyane	Un total de 512 espèces d'oiseaux observées en France
Poissons	480 espèces en Guyane sont recensées	83 espèces de poissons existent en France

2-2 Chablis, moteur de la sylvogénèse (=naissance de la forêt)

Sans la présence des **arbres**, les différents types biologiques existants n'auraient pas lieu d'être. Ils constituent la structure de base, l'échafaudage sur lequel vient se greffer toute la vie (animale et végétale) de la forêt. Pour croître, ils ont développé des stratégies complémentaires d'utilisation de l'énergie lumineuse disponible. La forêt ne reste ainsi jamais figée mais participe à un système complexe en constante évolution (écosystème). Lorsqu'un arbre tombe (sa chute entraînant parfois d'autres), la trouée qu'il génère (chablis) entraîne une brutale augmentation de l'énergie lumineuse arrivant au sol.

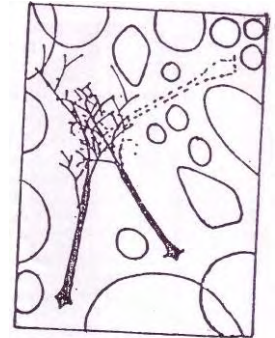
Les différents types de
Chablis



Chablis élémentaire



Chablis multiple



Chablis complexe

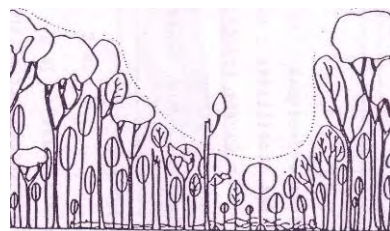
Cette énergie mise à disposition va alimenter deux stratégies de développement distinctes et complémentaires aboutissant au rétablissement de la forêt initiale.

Les **plantes pionnières** sont les premières à coloniser le site. Elles sont **héliophiles** et nécessitent un fort ensoleillement pour croître. Du fait de leur cycle de développement court et de leur importante production de graines, elles colonisent facilement l'espace. A croissance rapide, elles gagnent rapidement en hauteur. Cependant, cette stratégie de développement ne leur confère pas une bonne qualité de leur structure et elles ont une espérance de vie limitée à quelques dizaines d'années. A l'ombre de cette nouvelle végétation va apparaître un type de végétation utilisant une autre stratégie de développement.

Les plantules des essences constituant le stade mûre de la forêt sont moins exigeants en matière de lumière et vont préférer se développer plus lentement. Au début de leur développement, elles sont **sciaphiles**. Caractérisés par des cycles de reproduction longs et une production peu importante de graines, ils vont pouvoir développer une structure solide et capable de résister au temps. Les arbres d'avenir formeront les piliers de la forêt mature accueillant lianes et épiphytes.



Ouverture du couvert forestier.

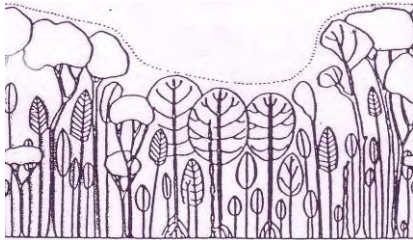


Apparition et croissance rapide des plantes

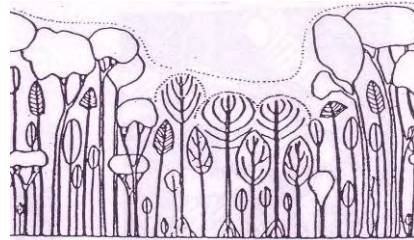


Sous le couvert héliophile, croissance d'espèces de chablis

Les **espèces de chablis** germent à la lumière. Elles ont une croissance rapide et leur longévité peut excéder 100 ans. Leurs plantules se développent mieux dans des conditions de luminosité intermédiaires entre une situation de pleine lumière et de sous bois.



Croissance lente des plantules d'avenir sous le couvert des héliophiles devenues hautes



Les essences de la forêt mûres concurrençant les essences héliophiles devenues vieilles



Rétablissement de la forêt diversifiée et complexe d'origine et dépérissement des espèces pionnières

La recolonisation de ces nouvelles ouvertures se fait à partir des trois potentiels de régénérations suivants :

- la banque de graines du sol arrivées avant l'ouverture en dormance dans l'attente de conditions lumineuses favorables,
- les graines provenant de l'extérieur, après la formation de l'ouverture,
- les rejets issus des arbres, ainsi que les plantules présentes avant la trouée

Le processus des chablis permet ainsi à la forêt de se régénérer entièrement tous les siècles. Elle conserve ainsi cette structure complexe et riche.

2-3 Stratégies d'adaptation au milieu

2-3-1 Adaptations au sol

Les racines vont permettre à l'arbre de se nourrir en allant chercher l'eau et les éléments nutritifs nécessaires parfois très loin. Mais elles produisent aussi un solide ancrage au sol. En forêt tropicale, le tronc des arbres est souvent muni à sa base de racines adventives développées en échasses ou contreforts de différents types. Ces types de systèmes racinaires parent aussi aux inconvénients du sol. Selon les familles, ces adaptations peuvent prendre plusieurs formes :

- Il arrive qu'un végétal ait un système racinaire **pivotant**. Ce dernier se développe à la verticale, il est peu ramifié et profondément ancré. Cela permet à l'arbre de pénétrer et de fissurer la cuirasse latéritique.

- Parfois, le système racinaire est dit **traçant**, quand il est surtout développé sur le plan horizontal. Il apparaît en surface, serpentant à plusieurs mètres du tronc. Cela permet un bon enracinement même en sol cuirassé ou superficiel.

- Dans les systèmes racinaires traçants, apparaissent parfois des **anastomoses racinaires**. Il s'agit de la création de liens entre individus d'une même espèce par le biais d'une rhizosphère étendue. Ce lien est souvent créé entre individus de strates différentes. Les échanges entre racines permettent aux arbres les plus faibles de subsister à l'ombre grâce aux apports des dominants. Il s'agit d'une véritable mise en commun du système racinaire. Cette pratique est commune chez *Cecropia obtusa* et *Laetia procera*.

- Le tronc peut également subir des transformations pour faciliter le maintien de l'arbre assez haut sur des sols superficiels ou peu profonds. On parle alors de **contreforts**. Selon les espèces, ces derniers, aussi appelés accotements, prennent des formes et des tailles variées. Les contreforts peuvent être ramifiés ou simples. Leur fonction est de soutenir l'imposante tige qui constitue le tronc des individus d'espèces de haute taille.



Exemples de contreforts simples du Fromager - *Bombax sp* (Bombacaceae) et de contreforts ramifiées d'individus du sentier. Ces puissants contreforts soutiennent son fût imposant

(Photo Paumier E.)



- La pauvreté du sol conduit certains végétaux à fabriquer leur propre **humus**. C'est le cas du Mourou-mourou (*Astrocaryum sciophilum*). La forme en entonnoir de ses feuilles, et ses pétioles couverts d'épines entraîne l'accumulation d'humus sur une hauteur importante, augmentant le diamètre apparent du stipe, tronc du palmier.

Astrocaryum sciophilum
(Photo Paumier E.)



2-3-2 Adaptations à l'inondation



Exemple de racines-échasses
(Photo Olliet F.)

- L'arbre développe parfois ce que l'on appelle **racines-échasses**, lorsque son système racinaire apparaît en hauteur par rapport à la base du tronc. Ces dernières sont des racines adventives qui peuvent prendre différentes formes : simples ou ramifiées, droites ou arquées, rondes ou aplaties. Il s'agit d'une adaptation à l'inondation temporaire et permanente qui s'opère souvent sur des espèces de petites tailles.

Des espèces à racines arquées et simples sont présentes sur la réserve. *Cecropia Obtusa* et *Cecropia sciadophylla* (*bois canon*) possèdent des racines échasses ramifiées et droites.

- Certains arbres peuvent développer des **Pneumatophores**. Ce sont des protubérances émises par les racines, qui, se dressant hors du sol, aident la plante à respirer dans un sol gorgé d'eau. Ces formations végétales sont principalement composés de « palétuviers », développent leurs racines en milieu anaérobie, des zones inondées de façon permanentes ou presque, en mangrove par exemple.

Sur la montagne de Kaw, on peut toutefois constater la présence de *Lecithys pneumatophora*, une espèce intégralement protégée par arrêté ministériel, dont un échantillon récolté à la réserve de kaw est présent à l'herbier de Guyane à Cayenne.

2-3-3 Adaptations au manque de lumière

En forêt tropicale, approximativement 1% de la lumière solaire arrive au sol. Le sous bois des forêts tropicales, quant à lui, ne bénéficie que d'environ 2% du rayonnement solaire total.

Malgré qu'elles soient parfois en grande densité, les plantes de sous-bois représentent une biomasse négligeable par rapport à celle des arbres. La plupart des espèces dépassent à peine 1 m de hauteur, avec une floraison à moins de 3 m de hauteur. La majorité des plantes de sous-bois possède des caractères constants d'adaptation au manque de lumière. Leur teneur en chlorophylle est variable. Elles ont par exemple les chloroplastes souvent situés sur une seule assise de cellules chlorophylliennes juste sous l'épiderme supérieur et de grandes cellules épidermiques gorgées d'eau. De ce fait, leur activité chlorophyllienne est réduite, jusqu'à 10 fois inférieure à celle des plantes de lumière.

Ces conditions difficiles les pousse à avoir des stratégies d'économie d'énergie. Elles tolèrent des problèmes de flux de sève ont une constance de leur ensemble assimilateur.

Leur stratégie de reproduction R leur confère parfois une très haute densité de peuplement pouvant aller à l'extrême jusqu'à la cambrousse (formation monospécifique impénétrable). Cependant, contrairement aux arbres et aux lianes, leur densité varie au sein du sous-bois ; généralement, elles montrent un très faible recouvrement moyen du sol forestier, seulement, leur densité est plus forte avec un climat humide et un sol riche.

Dans le but d'une meilleure division interspécifique de l'espace, les plantes de sous-bois possèdent une très large gamme de dimension et leurs feuilles sont en mouvement continu pour maximiser les chances d'interception de la lumière. La canne Congo, *Costus spiralis*, déploie ainsi ses feuilles de manière spiralée pour éviter qu'elles se fassent de l'ombre entre elles. La faible intensité lumineuse et le taux élevé d'humidité atmosphérique sont favorables au développement de racines aériennes des plantes de sous-bois.



Costus spiralis (Costaceae)
(Photo Thébault G.)



Le cas des *Carludovica* (Cyclanthaceae) est à relever. Ces plantes sont douées de mobilité pour accéder aux strates supérieures où la lumière est plus importante. Après germination au sol, le plant devient épiphyte et autonome vis-à-vis du sol. Il se fixe sur le tronc de son hôte et progresse vers le haut grâce à ses racines adventives.

Ci contre l'ascension de *Carludovica sp* (Cyclanthaceae) sur un arbre de la forêt guyanaise.

2-3-4 Adaptations à l'herbivorie

De très nombreux animaux exercent une pression de prédation en se nourrissant des feuilles des arbres.

Pour lutter contre cette prédation, elles élaborent des moyens de défense variés. Certaines produisent au sein de leurs tissus, des substances toxiques (tanins) pour ceux qui les consomment. D'autres possèdent des feuilles coriaces et peu énergétiques pas suffisamment nourrissantes pour la majorité de la faune. En produisant des épines sur leur tronc, certaines espèces empêchent l'accès aux gros animaux des strates inférieures.

C'est le cas du Fromager, *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), qui produit de nombreuses et grosses épines sur son tronc durant sa phase de croissance juvénile.



Jeune pousse de *Ceiba pentandra* (Photo Thébault G.)

Enfin, beaucoup de plantes usent de relations interspécifiques pour être plus aptes à combattre ou être protégées contre les prédateurs et les parasites.

III - Relations interspécifiques.

3-1 Présentation des différentes relations biotiques existantes.

Il est très rare que l'on constate que deux espèces vivant sur un même milieu aient une absence totale de relations entre-elles. Il s'agit souvent d'espèces appartenant à des niches écologiques totalement différentes et qui n'entrent jamais en relation l'une avec l'autre. Cependant, cela peut concerner également deux espèces n'ayant aucun effet l'un sur l'autre bien que cohabitant. On peut donc dégager deux tendances :

- Le **Neutralisme** représente l'absence de toute trace d'association ou d'antagonisme entre des espèces qui coexistent dans un même milieu. Cette cohabitation n'est pas exempte du respect d'une certaine hiérarchie fonction des genres de vie et préférences écologiques différents.

- La **synergie** est le cas de deux partenaires régulièrement associés sans que l'un soit pour l'autre source d'avantages ou d'inconvénients. C'est un mode de vie fréquent chez les animaux et les plantes fixés sur des organismes à enveloppe rigide.

Par contre, il est plus intéressant de considérer les relations entre les animaux. Ces dernières peuvent être considérées sous 2 angles :

- Les relations **intraspécifiques**, c'est-à-dire entre individus d'une même espèce sont courantes (cannibalisme chez les araignées, compétition pour la lumière dans une même tâche de régénération végétale, ...)
- Les relations **interspécifiques**, que nous étudierons ici. Ce sont les relations entre individus d'espèces différentes. Elles sont les plus nombreuses et sont intéressantes dans la mesure où elles influent sur les effectifs des espèces considérées et jouent ainsi sur la dynamique des populations.

Aussi tâcherons-nous de définir chacune de ces relations et l'impact qu'elle peut avoir sur les populations des espèces concernées.

Légende de codification des types de relations	
↑↑	Relation bénéfique aux deux partenaires
↑-	Relation bénéfique à un partenaire sans qu'il ne nuise à l'autre
↑↓	Relation bénéfique à un partenaire aux dépends de l'autre
↓↓	Relation nuisant aux deux partenaires

3-1-1 La Compétition.



C'est la lutte entre des individus ou des populations qui exploite, dans la forêt, une même ressource (nourriture, espace, abri, site de reproduction, ...). La compétition sera d'autant plus intense entre deux espèces qu'elles auront des exigences écologiques voisines.

Cette compétition dépend aussi de la densité des populations en présence. En forêt tropicale humide, la compétition est très rude, amenant ainsi des stratégies d'adaptation multiples et variées pour la survie des espèces.

Chez les **végétaux**, par exemple, et surtout en milieu tropical, la recherche de lumière présente une lutte où la vitesse de croissance peut être décisive pour certaines espèces pour bénéficier du plus de luminosité.

Les autres espèces, devant se contenter d'un éclairage réduit, s'organisent en strates, quand elles n'ont pas adopté une stratégie tolérante au peu de luminosité, ou un autre moyen d'accès à la lumière.

Une forêt représente un lieu de vie où la compétition est constante à tous niveaux. Au niveau racinaire, c'est la lutte sans merci pour l'eau et les éléments nutritifs. Les racines doivent alors elles aussi s'organiser en strates pour exploiter les diverses couches du sol.

3-1-2 La Prédation.



Il s'agit d'un mode d'alimentation pour lequel un animal se nourrit de proies vivantes, animales ou végétales. Cette utilisation d'une espèce par une autre pour s'en nourrir constitue un processus écologique essentiel pour le contrôle des populations. Avec le prédateur au sommet, on trouvera toujours les plantes vertes à la base de la chaîne alimentaire, seules capables de synthétiser de la matière organique.

On peut classer les prédateurs selon leur degré de spécialisation :

- les **polyphages**, composés de la plupart des animaux supérieurs, ont une souplesse de comportement qui leur permet de s'accommoder de plusieurs types de nourriture. Sans tout de même exclure les préférences. On peut citer comme exemple le pécarri à collier, *Tayassu tajacu* de la famille des *tayassuidae*.
- les **oligophages** vivent au dépend de quelques espèces. C'est le cas de la guêpe pepsy, *Pepsis heros* (Hymenoptera) dont la larve ne parasite (voir 3-1-3) que les mygales.
- les **monophages** ne dépendent que d'une seule autre espèce. Ce système de « sur-spécialisation » rend la position du prédateur précaire, sa survie ne dépendant plus que d'une seule ressource.

Du fait de la forte rivalité pour la nourriture, notamment dans un biotope riche en espèces, une multitude de pièges, de spécialisations anatomiques comme comportementales sont utilisées pour capturer les proies. Cette diversité est largement représentée en forêt tropicale humide.

Un prédateur à une forte capacité théorique de limiter les populations de ses proies, qui, de leur côté, sont en général dotées d'une capacité particulière à éviter la capture (camouflage, mimétisme,....).

3-1-3 Le parasitisme.



C'est une forme de relation très fréquente chez les êtres vivants. C'est l'interaction entre deux organismes dont l'un vit au dépend de l'autre (hôte) mais sans entraîner systématiquement sa mort.

Lorsque le parasite finit par tuer l'hôte, on parle d'un **parasitoïde** qui se développe à l'intérieur d'un hôte en dévorant progressivement ses organes.

Quand les parasites sont eux-mêmes parasités par d'autres, on parle alors d'**hyperparasitisme**. C'est le cas notamment de certaines chenilles qui, dévorant un arbre, sont parasitées par tout un ensemble d'insectes, de virus et de champignons.

Le parasitage des plantes :

Du fait de leur inaptitude à la photosynthèse, les **parasites complets** doivent prélever chez leurs hôtes eau, sels minéraux mais aussi des substances organiques élaborées. Il peut s'agir des champignons qui, également dépourvus de chlorophylle doivent se comporter en parasites ou vivre en symbiose pour subsister ; certains sont spécifiques d'une seule espèce d'hôte.

Les **hémiparasites** sont des plantes vertes qui prélèvent chez leurs hôtes des sels nutritifs et de l'eau mais très peu de substances organiques. Attention, cette relation ne doit pas être confondue avec le simple support dont se sert le végétal épiphyte.

Les animaux parasitent aussi les végétaux, les galles, produit issue de la réaction d'un tissu végétal parasité, en sont un bon exemple.

Le parasitage des animaux :

Les **ectoparasites** sont fixés à l'extérieur de leur hôte. La plupart se nourrissent de sang, ce sont des hématophages. Un parasite de ce type courant en Guyane est un anophèle, *Anopheles darlingi*, qui se nourrit du sang de mammifères.

Les **endoparasites** passent une partie plus ou moins importante de leur développement à l'intérieur de l'organisme de leur hôte ou de plusieurs hôtes successifs. On peut citer *Plasmodium falciparum*, le protozoaire responsable du paludisme, dont les 4 espèces parasitent des mammifères ou des oiseaux. A noter que chez l'homme, ce dernier est transmis par *Anopheles darlingi*.

Le parasite tire profit de son hôte d'un point de vue trophique et facilite ainsi sa recherche dans les sources de nourriture. On assiste, lors de parasitisme durable, à une évolution des espèces confrontées pour améliorer leurs conditions de vie. Cela dit, le parasitisme oppose deux êtres vivants et l'un lutte constamment pour se débarrasser de l'autre et si l'hôte meurt, le parasite ne peut plus se développer ou se multiplier et disparaît à son tour.

3-1-4 Le commensalisme.



Le commensalisme représente l'association de deux organismes dont l'un (le commensal) tire partie de l'autre (l'hôte) pour s'abriter, se nourrir ou se déplacer sans que celui-ci en souffre ou en tire profit. Elle ne profite qu'à l'une des deux espèces associées, laquelle vit difficilement ou ne peut vivre hors de la présence de l'autre.



Ficus nymphaeolia sur le sentier de la réserve Trésor (Photo Vasnier J.B)

Par exemple, des animaux peuvent se protéger en vivant dans les espaces creux d'autres organismes, des arbres par exemple, sans leur nuire, du moins en théorie.

Un des exemples les plus frappant est celui de *Ficus nymphaeolia*, le grand ficus étrangleur, un héli-épiphyte, qui, après s'être servi de son hôte comme d'un support, et une fois que ses racines pénètre le sol, finit par l'envahir complètement, par l'étouffer, l'empêcher d'accéder à la lumière et finalement le tuer.

Ainsi, cette relation n'étant pas figée en fonction des cas pris en considération, le commensalisme peut parfois évoluer et assez vite tourner au banditisme et au parasitisme tout comme il peut tendre vers une symbiose (voir 3-1-6).

3-1-5 La Coopération.



C'est l'association de deux êtres vivants où les deux associés retirent des bénéfices d'une relation non obligatoire. Il y a plusieurs exemples possibles de coopération où il y a un échange de service. Chacun vivant de la relation peut aller chercher ailleurs pour répondre à ses besoins. Les fleurs qui donnent de la nourriture aux abeilles et les abeilles qui transportent le pollen des fleurs, sont un exemple de coopération (voir 3-2-1-1).

3-1-6 La Symbiose.



Il s'agit d'une association à bénéfice réciproque et durable de deux organismes distincts incapables de vivre l'un sans l'autre. Il s'agit de la forme la plus évoluée d'interaction positive. Ses intérêts sont nombreux.

Elle permet la mise en commun d'adaptations et de profits pour les organismes concernés. De ce fait, les êtres vivants en association symbiotique peuvent s'adapter à des milieux ou environnements qui n'auraient pas tolérés seuls ou qui n'auraient pas permis leurs développements.

Cependant, elle présente des difficultés et des limites. Une fois la symbiose effectuée, les organismes en faisant partie sont incapables de se dissocier. Si l'un meurt l'autre meurt aussi. La symbiose s'arrête lorsqu'une espèce ne tire plus partie de l'association.

L'illustration de symbiose la plus frappante qu'on peut donner est celui des lichens, symbioses entre une algue et un champignon.

3-1-7 Synthèse et bilan.

Il faut rappeler l'importance que revêtent les relations de **mutualisme** (↑↑), terme utilisé pour désigner tout phénomène d'association bénéfique entre deux espèces vivantes. Nous avons vu que celle-ci peut-être :

- facultative, lorsqu'il améliore les conditions de vie des espèces s'y rapportant et qu'il ne génère aucune obligation d'association (coopération),
- ou obligatoire, auquel cas on la dénomme symbiose

Tableau synthétique des relations interspécifiques

		RELATIONS FAVORABLES		
		Symbiose	Commensalisme	Coopération
Espèce A		+	+	+
Espèce B		+	0	+

		INDIFFERENCE	
		A	B
	A	0	
	B		0

		RELATIONS DEFAVORABLES		
		Prédation	Parasitisme	Compétition
Espèce A		+	+	-
Espèce B		-	-	-

+	: Bénéfique
0	: Indifférent
-	: Néfaste

A noter que dans le cadre de la compétition interspécifique, d'autres types de relations existent, comme l'**Amensalisme** (↑-). Il s'agit de l'utilisation de substances toxiques, inhibitrices ou mortelles, pour lutter à distance contre la concurrence spatiale d'autres espèces.

Cette guerre chimique est habituelle entre populations de microorganismes et les antibiotiques sécrétés dans le sol par certains champignons et certaines bactéries.

Comme autre exemple, on peut citer les 30000 molécules recensées que les plantes emploient pour écarter d'elles les herbivores, soit en leur conférant mauvais goût ou mauvaise odeur soit en les rendant toxiques.

3-2 Quelques relations plantes/animaux de forêt tropicale.

Les forêts tropicales humides sont caractérisées par une grande richesse spécifique et par de nombreuses interactions basées sur le **mutualisme**. Dans celles-ci, les plus intéressantes à étudier sont les relations entre la faune et la flore, liées souvent à des **comportements alimentaires** des animaux et aux **stratégies de reproduction** des plantes.

Souvent ces dernières, par le processus évolutif, provoquent des adaptations morphologiques (de la forme) ou anatomique (de l'organe) de l'animal. On parle alors de **co-évolution**, une évolution conjointe entre une plante et un animal. On peut citer comme

exemples les différents colibris, aux becs adaptés aux différentes formes des corolles des fleurs dans lesquels ils se nourrissent (voir 3-2-1-2).

3-2-1 Modes de fécondation.

Les plantes ont développé différents modes de pollinisation et de fécondation pour leur stratégie d'occupation du milieu en forêt tropicale humide. Certains types de dissémination dépendent entièrement des conditions du milieu :

- L'**anémophilie** (ou **anémogamie**) désigne la dispersion des gamètes (du pollen principalement, le gamète mâle) par le vent. Elle est assez peu courante en forêt tropicale humide, du fait du manque de vent en sous-bois. Toutefois, ce moyen est utilisé par quelques plantes, comme les bambous, *Bambusa vulgaris*, de la famille des Poaceae.

- L'**hydrophilie** (ou **hydrogamie**) rapporte à la dispersion des gamètes par l'eau. La pollinisation est alors inféodée à la présence d'eau, au moins durant la période de reproduction du végétal. Ce mode de fécondation concerne l'ensemble des bryophytes et des ptéridophytes, ainsi que certains champignons.

Cependant, ces 2 modes de pollinisation sont marginaux et peu représentés en forêt tropicale humide, où il existe souvent une préférence végétale conduisant une plante à disperser son pollen grâce à des agents animaux. On parle alors de **zoophilie**, ou **zoogamie**. Celle-ci peut s'effectuer à l'aide de différents partenaires : les insectes, les oiseaux, les mammifères.

3-2-1-1 L'entomogamie.

Il s'agit de la dispersion des graines par les insectes. A noter que ces relations ne sont pas strictes et qu'il s'agit de préférences.

Cette relation concerne beaucoup d'insectes qu'ils s'agissent de diptères, de coléoptères, de lépidoptères ou d'hyménoptères (abeilles, bourdons, guêpes et fourmis). Ces derniers sont les vecteurs de pollen les plus actifs.

Les fleurs ont transformés leurs appareils floraux pour les adapter aux insectes pollinisateurs (couleur, forme, ...) Des odeurs spécifiques au disséminateur habituel sont de plus émises par la plante pour l'attirer. Parfois, on constate même chez certaines fleurs une élévation de la température du spadice en fin de journée pour attirer les insectes disséminateurs.

-Les **lépidoptères** s'intéressent aux fleurs colorées et nectarifères. Leurs parfums capiteux attirent des papillons de jour, mais surtout nocturnes. Les fleurs s'ouvrent alors respectivement le jour ou la nuit.

En forêt guyanaise, *Anguria sp* et *Gurania sp* (Cucurbitaceae) sont fécondés par les *Heliconius* des papillons diurnes, tandis que les *Couepia* (Chrysobalanaceae) sont pollinisés par des papillons nocturnes (Sphingidae).

- Les **hyménoptères** pollinisent des fleurs généralement vives et contrastées, et qui produisent du pollen et du nectar dans une corolle peu profonde et large. Elles sont souvent odoriférantes. Plusieurs adaptations sont possibles pour fixer le pollen sur l'insecte (étamines soudées et réunies en couronne, sépale transformé en « piste d'atterrissage » chez les

orchidaceae ...). On peut citer comme plantes à fleurs régulièrement fécondées par ces insectes le genre *Solanum* (Solanaceae) dans son ensemble, ainsi que les principaux arbres de la famille des Lecythidaceae.

- Les **diptères** sont attirés par des fleurs rouges, noirâtres ou brunâtres, à forte odeur de charogne et de viande en décomposition. Les mouches ne se nourrissent pas sur la plante, aussi cette dernière est-elle forcée de les piéger pour qu'il se chargent de pollen. *Theobroma subincanum*, comme son cousin le cacao, et comme beaucoup d'autres espèces de Sterculiaceae, est spécialisé dans ce mode de pollinisation.

- Les **coléoptères** sont des pollinisateurs attirés pour plusieurs familles, souvent considérées comme primitives : Nympheaceae, Annonaceae, Magniolaceae, Winteraceae, Cycadales, ... Toutes des espèces qui sont soit à nombreuses pièces florales, soit à fleurs très étalées. Sur la zone étudiée, *Gustavia augusta* (Lecythidaceae) est un bon exemple d'arbre dont la fécondation dépend en grande partie de ces insectes.

3-2-1-2 L'ornithogamie.

La fécondation des végétaux par les **oiseaux** est un phénomène commun en milieu tropical, alors même qu'il est absent de la plupart des climats tempérés. Au Brésil, 20% des plantes à fleur sont fécondés par ces derniers.

Même si certains migrateurs se nourrissent de nectar occasionnellement, parfois en détruisant la fleur, en Guyane les oiseaux pollinisateurs sont principalement des **colibris** qui ont adaptés la forme de leur bec à ce comportement alimentaire. Ces derniers sont présents sur l'ensemble du continent américain.

Ils passent l'essentiel de leur période d'activité en quête de nourriture. En se déplaçant sur plusieurs centaines de mètres et en se répartissant sur toutes les strates de la forêt, ils participent activement au brassage génétique. L'ornithogamie est cependant une pratique plus présente en sous bois, où les grandes fleurs semblent plus adaptées.

Des plantes de tous types ont d'ailleurs adoptées différentes **transformations florales** pour favoriser ce mode de fécondation. On peut noter toutefois de grands traits généraux :

Les fleurs ne sont pas parfumées, mais vivement colorées. Elles s'ouvrent durant la journée et sont très exposées en dehors du feuillage, pour faciliter l'accès par les colibris, qui sont diurnes.

Les pièces florales possèdent une corolle formant un tube, au fond duquel est sécrété un abondant nectar sucré. Les tubes peuvent être droits ou recourbés selon la forme de bec de l'oiseau pollinisateur.

Les plantes fréquemment visitées par les colibris appartiennent à différentes familles : Passifloraceae, Gesneriaceae, Acanthaceae...

3-2-1-3 La chiropterogamie.

La fécondation par les chauves-souris est fréquente en forêt tropicale humide.

Les **plantes** chiroptérogames appartiennent à de nombreuses familles. Les fleurs adaptées à ce type de pollinisation ont eu besoin de plusieurs types d'adaptations. Elles sont nectarifères, souvent pendantes au bout de longs pédicelles, et ouvertes en forme de coupe

pour être plus facilement accessibles aux mammifères volants. Elles sont de plus habituellement de couleur brillante et odorantes pour les attirer, et évidemment à floraison nocturne, souvent de courte durée. Bien que ce mode de fécondation soit pratiqué par tous les types biologiques, nous citerons à titre d'exemple pour la réserve Trésor deux essences forestières : le Courbaril, *Hymenaea courbaril*, et le Wapa, *Eperua falcata*, appartenant toutes deux au Caesalpiniaceae.

Les **agents pollinisateurs** appartiennent en Guyane à différentes familles qui ont également subies une morphologie adaptée à leur mode alimentaire. Ils ont un museau allongé et possèdent une longue langue, pourvues de papilles formant une brosse à l'extrémité, pour recueillir nectar et pollen au fond des corolles profondes. L'Amérique du Sud ne possède pas de Megachiroptera, le sous-ordre qui comprend les espèces nectarivores dans les autres milieux tropicaux. Les chauves-souris concernées en Guyane appartiennent aux familles des thyropteridae, des vespertilionidae, ou des phyllostomidae.

Ces stratégies ne représentent le plus souvent que des tendances, des préférences, et n'ont aucune valeur obligatoire. Ainsi le genre *Passiflora* est-il plutôt ornithogame en forêt tropicale, entomogame et anémogame en milieu tempéré. Dans un même milieu, des plantes pourront à la fois être fécondée par des insectes et des oiseaux, ou des chauves-souris et des oiseaux.

De la même façon, les plantes ont adapté leurs stratégies de dissémination.

3-2-2 Modes abiotiques de dissémination.

Différents modes de dissémination des graines ont été adoptés par les plantes. On constate que certains sont complètement « abiotiques » (eau, vent, autopropulsion par ouverture du fruit...):

- L'**autochorie** désigne la projection des graines par le végétal lui-même. Le plus souvent, le stimulus déclencheur est le changement de l'hydrométrie atmosphérique. On peut citer pour illustrer *Eperua falcata* dont le fruit s'ouvre par déhiscence explosive, ce qui permet une projection des graines jusqu'à parfois une vingtaine de mètres.

- L'**anémochorie** est un mode de dissémination faisant appel aux courants aériens pour transporter les graines (ou les fruits). Ce mode est moins fréquent en forêt tropicale qu'en zone tempérée. Les graines anémochores sont légères, souvent pourvues d'une aigrette ou d'ailes. L'illustration en Guyane est *Dicorynia guianensis* (Caesalpiniaceae), l'angélique, mais cette dernière n'est pas présente sur la montagne de Kaw. Citons toutefois *Tabebuia serratifolia* (Bignoniaceae), l'ébène verte, aux fruits ailés.

- L'**hydrochorie** est le transport des fruits ou des graines par l'eau. Même s'il s'agit souvent d'espèces inféodées au littoral (avec des graines adaptées à l'immersion dans l'eau salée), certaines espèces se trouvent le long des criques. Les graines sont toujours insubmersibles, légères ou à grande flottabilité. Une espèce locale est le palmier bêche, *Mauritia flexuosa* (Arecaceae).

- La **barochorie** consiste en une simple dispersion des graines par simple gravitation. Le jeune pousse alors parfois sous le semencier. Souvent, toutefois, cette phase est suivie

d'un phénomène de zoochorie. Citons à titre d'exemples *Couroupita guianensis*, et le Wacapou, *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae).

Mais en Guyane, et comme dans la plupart des forêts tropicales humides, quand on compare les stratégies de dissémination, la dispersion des graines est fortement liée à l'activité des vertébrés. Ainsi, les plantes font-elles préférentiellement participer la faune pour étendre la surface de dissémination et faciliter la germination de leurs graines.

Modes de dissémination en forêt primaire guyanaise

Type de dissémination	Zoochorie	Anémochorie	Autochorie	Autre
% de végétaux concernés	83 %	6,8 %	4,9 %	5,1 %

On parle alors de **zoochorie**. Il s'agit d'une préférence (et d'adaptations) végétale conduisant une plante à disperser ses graines grâce à des agents animaux.

3-2-3 La zoochorie.

La zoochorie, par le biais de la **frugivorie** (fait pour animal de se nourrir de fruits), repose sur l'existence de relations de mutualisme entre les plantes, dont les graines sont ainsi éloignées du plant-mère, et les animaux, qui trouvent leur nourriture dans la pulpe des fruits ou dans les annexes des graines.

Les agents disséminateurs appartiennent le plus fréquemment aux **oiseaux** (72 espèces concernées sur les 740 recensées) ou aux **mammifères** (36 espèces sur les 189 recensées).

A noter que ces derniers sont représentés en majorité par des **chiroptères** (23 espèces). Un exemple intéressant, car participant à la dynamique des chablis, est l'association qui lie *Cecropia obtusa* et *Cecropia sciadophylla* avec les chauves souris du genre *Artibeus*, fructivores exclusives, en particulier *Artibeus jamaicensis*, un des plus courantes. Ces dernières se nourrissent des infructescences digitées (à nombreuses graines) de ces arbres pionniers et dispersent les graines dans les chablis où elles évoluent. Chez *Artibeus sp.*, le transit intestinal est bref, avoisinant les 5 minutes, et l'animal défèque en vol.

Ce type de digestion répond donc à une stratégie de colonisation rapide du milieu. Il faut noter que le sous-bois forestier est tout aussi concerné par ce type de zoochorie.

Ce mode de dissémination des graines passe par une ingestion par l'animal, cependant ce n'est pas toujours le cas. On peut donc différencier :

- la **synzoochorie**, où les graines sont déplacés par les animaux sans être consommés (accrochées au pelage, cachées puis oubliées, ...)
- de l'**endozoochorie**, qui présuppose une digestion par l'animal.

Ainsi les fruits peuvent-ils être adaptés pour s'accrocher aux poils, aux plumes, ou pour être attractant d'un point de vue alimentaire (adaptation aux capacités sensorielles des disséminateurs : couleur, contraste de brillance, odeur, goût sucré, ...).

Rappelons toutefois que l'aspect de la frugivorie revêt une grande importance pour la compréhension des mécanismes de la régénération puisque plus de 80% des plantes sont tributaires d'oiseaux et de mammifères frugivores pour la dissémination de leurs graines. Les intérêts pour le végétal sont multiples et il convient d'en étudier différents aspects aux travers de quelques exemples caractéristiques de la forêt guyanaise.

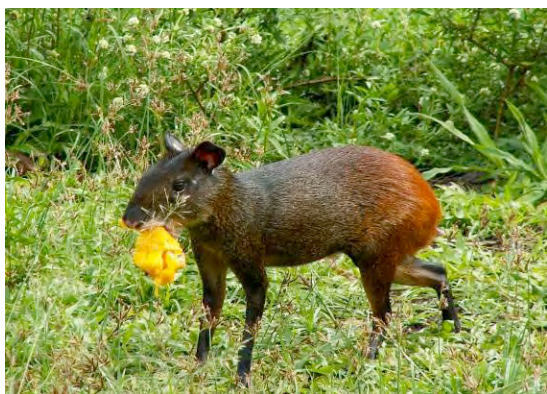
3-2-3-1 Les oiseaux.

Ces relations d'**ornithochorie**, ou transport des graines par les oiseaux, sont particulièrement marquées dans le sous-bois des forêts tropicales. Les saisons de reproduction des oiseaux qui se nourrissent de fruits sont souvent situées dans la pleine période de fructification.

Cela a été vérifié par Théry, en 1990, sur les populations de **Pipridae**. Ces derniers étant spécialistes (oligophages), ils éprouvent une forte dépendance alimentaire à l'égard de plusieurs taxons, comme les Melastomataceae, représentés par une vingtaine d'espèces, et le genre *Psychotria sp* chez les Rubiaceae. La situation n'est toutefois pas si précaire car ces végétaux assurent tout au long de l'année, par la succession de leurs fructifications, un moyen de subsistance pour ces oiseaux.

Ces derniers représentent les consommateurs les plus importants de ces fruits (90%). Les plantes sont donc, elles aussi, dépendantes des Pipridae pour leur reproduction. Ces derniers rejettent les graines par leurs déjections. La même étude a démontré que cette dissémination n'était pas aléatoire et s'effectuait dans des biotopes où la forte luminosité favorisait la germination des graines.

3-2-3-2 L'agouti.



(Photo Olliet F.)

L'**agouti** (*Dasyprocta leporina*) est un gros rongeur terrestre.

Il se nourrit de fruits et de graines, et participe ainsi à leur dissémination :

- Les fruits très résistants, à grosses graines, comme ceux de *Hymenea courbaril* et de *Carapa guianensis* par exemple, ne libèreraient pas tant de graines s'il ne les brisait pas pour son alimentation.

- En se nourrissant, il laisse échapper inévitablement certaines de ces graines ou en enterre une partie en prévision des jours de disette (jusqu'à 100 à 150 m du semencier).

- Une partie de son stock alimentaire est « oublié », il est donc ainsi disséminé et les graines peuvent germer. Une graine enterrée est une graine protégée, à germination rapide. De plus, en disséminant les semis, il favorise les chances de survie du végétal

Le **singe hurleur** (*Alouatta seniculus*) participe à la dissémination de nombreuses espèces végétales dont les graines sont déféquées aux alentours des dortoirs.

- il favorise la pérennité de certaines espèces par la dissémination des graines en éloignant les graines du pied parental (260 m en moyenne, 550 au maximum).

- Il débarrasse les graines du fruit, de la pulpe, qui pourrait gêner leur germination

- Son spectre alimentaire est assez large puisque 40 espèces végétales représentent plus de 50 % de son alimentation.

- il contribue à l'hétérogénéité floristique et spatiale par un mode agrégatif de dispersion des graines. En effet la durée de sa digestion est de 20 à 40 heures et de nombreuses graines différentes sont présentes dans ses fèces.



(Photo Charles-Dominique P.)

Certaines graines sont tellement adaptées à une dissémination par **endozoochorie** que seule une phase de digestion permet de lever la dormance de la graine afin qu'elle commence à germer. C'est le cas par exemple pour le Sipiki Udu, *Chaetocarpus schomburgkianus*, un arbre de la famille des Euphorbiaceae.

Cependant, malgré toutes ces associations et ces adaptations, les succès de germinations sont rares, car le taux de survie des graines sur 1 an est estimé à moins de 1%.

3-2-4 Associations végétales avec des fourmis.

Les associations plantes/fourmis en Guyane française sont reconnues comme un fait écologique majeur. Celles-ci ont chacune un certain degré de spécialisation dans la fonction myrmécophile, c'est-à-dire un niveau évolutif différent.

Ainsi, on peut distinguer des interactions diffuses ou occasionnelles, stables et strictes représentées chez les plantes terrestres et les épiphytes.

3-2-4-1 Une adaptation éthologique : Les jardins de fourmis.

Ces derniers ont été décrits pour la 1ère fois par Ernst Ule, en 1901, au Brésil. Il s'agit de l'association entre un nombre limité d'épiphytes et une, deux ou trois espèces de fourmis qui vivent autour des racines et forment un nid à ce niveau sans altérer la structure racinaire ni l'arbre support.

Cette association entre épiphytes et fourmis a de nombreux avantages pour la plante :

- Protection contre les ravageurs par les fourmis
- Création d'un humus, d'un substrat durable
- Dispersion des graines

On peut ainsi noter que sur 15500 espèces d'épiphytes recensées, seule une quinzaine de genre et une vingtaine d'espèce appartenant à 10 familles différentes (Araceae, bromeliaceae, gesneriaceae, piperaceae, solanaceae,...) sont habituellement remarquées dans ces relations.

On peut citer, comme exemple d'épiphytes régulièrement « cultivées » par les fourmis, *Codonanthe calcarata*, de la famille des Gesneriaceae.



Jardin de fourmis (Photo Corbara B.)



Épiphytes associées dans un jardin de fourmis en Guyane française. Les taxons sont 1. *Ficus myrmecophila* (Moracées) ; 2. *Philodendron melinonii* (Aracées) ; 3. *Streptocalyx angustifolius* (Broméliacées) ; 4. *Codonanthe calcarata* (Gesneriacées) ; 5. *Peperomia glabella* (Pipéracées). D'après Roeland, 1986.

Une véritable adaptation éthologique s'est opérée chez les insectes. Ces dernières incorporent dans les parois de leur fourmilière les graines des épiphytes.

En ce qui concerne les fourmis concernées en Guyane, elles appartiennent à une dizaine d'espèces répartie dans sept genres. Dans 90% des cas, il s'agit de *Camponotus sp.* et/ou de *Crematogaster sp.*

Lorsque deux espèces de fourmis cohabitent dans le même jardin, on parle de **parabiose** : il s'agit d'une association pacifique entre deux espèces pour le logement, mais sans mélange, ni ménage en commun (synergie). Là encore, dans 80% des cas, il s'agit d'une association entre *Camponotus sp.* et *Crematogaster sp.*

Ces relations ne sont donc ni statiques, ni limitées à deux espèces. Ainsi, une association occasionnelle *Philodendron-Crematogaster* peut-elle s'enrichir d'un élevage d'Aleurodes et se transformer en relation stable.

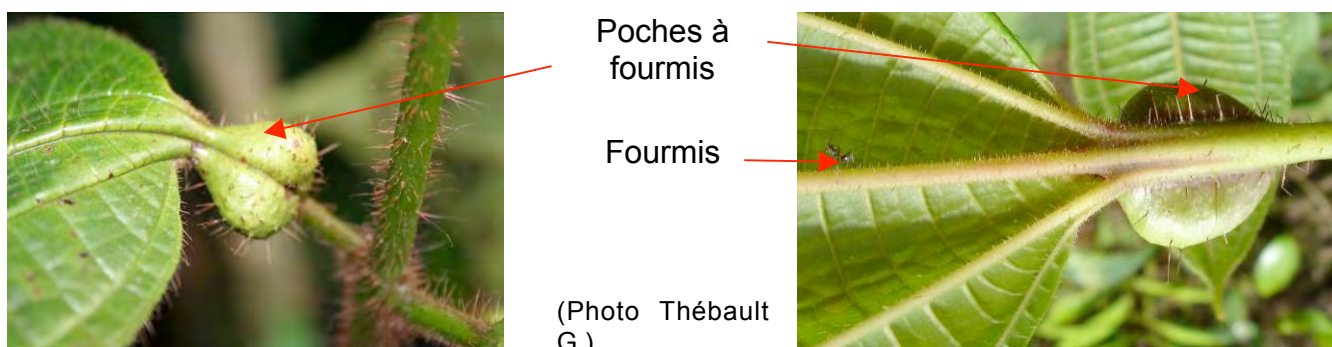
3-2-4-2 Une adaptation anatomique : La myrmécophilie.

Ces associations avec des fourmis sont parfois si bénéfiques pour les plantes que ces dernières adoptent des modifications anatomiques et morphologiques pour mieux

recevoir leurs hôtes. Elles leur offrent un abri dans des cavités ou des poches, parfois elles produisent un nectar ou une huile pour nourrir ces insectes.

Ce type de plantes est très commun en forêt et on peut citer pêle-mêle pour exemple : *Cordia nodosa* (Borraginaceae), *Cecropia obtusa* (Cecropiaceae), *Hirtella physophora* (Chrysobalanaceae) et *Tococa guianensis* (Melastomataceae).

Les domaties foliaires, ou poches myrmécophyles, de cette dernière, associées aux fourmis *Pheidole minutula* dans une relation stricte développent des émergences internes contenant un tissu de transfusion leur conférant un rôle dans l'absorption des déchets azotés accumulés par les fourmis.



Domatie de *Tococa guianensis*

3-2-5 Les réservoirs foliaires d'eau.

Un des facteurs limitants du développement de végétaux épiphytes est le manque d'eau. L'approvisionnement en eau se fait par l'eau de pluie ou par l'évaporation. Ces végétaux sont donc adaptés à un milieu où l'eau circule rapidement et de manière intermittente.



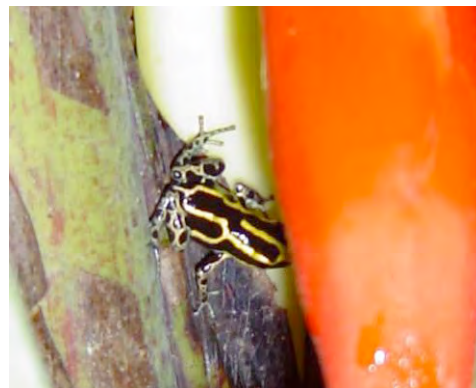
Aechmea aquilega
(Photo Thébault G.)

Certaines plantes, épiphytes le plus souvent, possèdent de larges feuilles en forme de cornets ou de cuillères, disposées en rosettes, imbriquées les unes dans les autres, et parfois même partiellement soudées. Cette adaptation leur permet de retenir les précipitations pour **leur propre consommation**, en leur créant une véritable réserve d'eau externe.

Cette adaptation concerne surtout les **Bromeliaceae** (Ex : *Aechmea aquilega*). Ces plantes abritent une vie très active, bactéries, algues, arthropodes, anoures... On parle de **milieu bromélien**. A noter que ce type de milieu se retrouve parfois dans les feuilles des heliconiaceae, au sol, mais les relations entre les partenaires sont moins ténues.

Ces milieux sont également des sites de ponte privilégiés pour beaucoup de batraciens arboricoles, dont les têtards se développent en milieu protégé et à l'hydrométrie constante.

Un bon exemple nous est donné avec une broméliacée guyanaise. L'eau accumulée par les gaines foliaires au centre de la rosette de *Vriesea splendens* sert de réservoir pour la plante et pour de petites grenouilles de la famille dendrobatoides (Ex : *Dendrobates ventrimaculatus*). Cette association est réalisée préférentiellement pendant la saison sèche.



Dendrobates ventrimaculatus
(Photo Delnatte C.)

3-2-6 Autres exemples de relations plantes/animaux.

Cependant les relations entre faune et flore ne se résument pas à l'intérêt alimentaire de l'animal. Parfois, il peut s'agir d'une toute autre motivation, comme le gîte.

Une étude a été réalisée sur la réserve sur *Thyroptera tricolor* (Guerin – 2005), une chauve-souris gîtant à l'intérieur des cônes foliaires formés par un certain nombre d'espèces de plantes. Il s'agit principalement des Heliconiaceae (*Heliconia bihai* et *Heliconia acuminata*) et des Marantaceae.

Ce chiroptère vit principalement en groupes pouvant aller de 9 à 10 individus. Il niche le jour dans des jeunes feuilles roulées en cônes, la tête en haut, afin de pouvoir s'enfuir plus rapidement. Il a des préférences marquées pour certains types de feuilles (diamètre, inclinaison, profondeur, ...)

Conclusion

La réserve naturelle Trésor possède une biodiversité remarquable, même pour un milieu forestier tropical. Située dans une zone aux conditions hydrométéorologiques exceptionnelles pour la région, la montagne de Kaw compte plusieurs espèces rares au niveau guyanais, quelques endémismes à la seule micro-région de Kaw, mais aussi quelques « absences » remarquées. Des espèces comme l'Angélique (*Dicorynia guianensis*), le Wapa (*Eperua falcata*), semblent être absentes du massif de Kaw, alors qu'elles sont courantes dans le reste de la forêt guyanaise.

La zone de Kaw représente tout de même un bon exemple de forêt tropicale humide primaire, donc non perturbée. Elle possède la richesse caractéristique de ce type de milieu et la flore est donc très riche en adaptations spécifiques pour pallier aux facteurs limitants de ces derniers (lumière, sols peu profonds, inondations saisonnières, ...).

Pour s'en libérer, si certaines arborent des modifications aux racines ou au tronc (racines-échasses, contreforts, ...), d'autres n'hésitent pas à s'affranchir du contact avec le sol pendant au moins un stade de leur développement (épiphytes et héli-épiphytes).

Les végétaux ont également développé en forêt tropicale humide de nombreuses relations, basées sur le mutualisme, avec la faune locale. La plupart est basée sur les avantages liés à la reproduction (zoogamie) et aux stratégies de conquête du milieu (zoochorie) par les plantes, et sur le comportement alimentaire des animaux. D'autres, chez la plante, visent à assurer un gîte au partenaire animal qui assure la protection de son hôte.

Certaines de ces associations ont conduit les partenaires à se spécialiser et à adopter des modifications comportementales ou morphologiques, conduisant parfois à une co-évolution. On peut penser que ces multiples relations croisées ne sont pas étrangères à la richesse et à la diversité spécifique du milieu forestier guyanais.

La réserve naturelle Trésor a été fondée dans l'optique de conservation de ce patrimoine naturel, de sensibilisation environnementaliste et naturaliste, et d'études scientifiques visant à mieux connaître le milieu forestier tropical.

Cependant, si la zone de la réserve reste hors d'atteinte, le reste de la « Montagne de Kaw » fait les frais de l'activité aurifère, particulièrement perturbante et néfaste pour des écosystèmes si matures.

A l'heure où la zone connaît un projet d'extension de la zone d'activité de l'exploitant, la question de l'implication des populations locales aux processus décisionnels passe par une sensibilisation environnementale de cette dernière.

Bibliographie

Rapports scientifiques :

- Monique BELIN-DEPOUX et David BASTIEN - - Regards sur la myrmécophilie en Guyane française. Les dispositifs d'absorption de *Maieta guianensis* et la triple association Philodendron-fourmis-Aleurodes
- Pablo SERVIGNE, ONF – 2004 -Inventaire myrmécologique de la réserve naturelle volontaire Trésor
- Odile PONCY, Claire MARTIN - - Inventaire floristique du sentier botanique de la réserve Trésor
- R.C EK, F.A HARTMANN, B.P. van de RIET – Fondation Trésor 2004 – Les ravins de la réserve Trésor, Guyane française
- R.C EK, Bruno G. BORDENAVE, Raymond SLUITER, Emilie C. van der KNAAP –Fondation Trésor 2000 – Inventaire de la composition floristique et de la structure de la végétation de la Réserve Trésor, Guyane Française
- M. Guerin, 2005 -Trait d'histoire de vie chez Thyroptera tricolore, chauve souris de la famille des Thyropteridae. Rapport de stage
- Monique BELIN-DEPOUX – Ecologie et évolution des jardins de fourmis en Guyane française – Revue d'écologie 46 - 1991
- Renske C. Ek, B. G. Bordenave, R. Sluiter, E. C. Van Der Knaap – Inventaire de la composition floristique et de la structure de la végétation de la réserve Trésor, Guyane française - 2000

Ouvrages scientifiques :

- B. Fishesser et M.F Dupuis-Tate - Le guide illustré de l'écologie – Edition de la Martinière, CEMAGREF Edition 1996 – 319 pages
- Henri PUIG – 2001 - La forêt tropicale humide. Ouvrage publié avec le concours du Centre National de Livre – Editions Belin 2001 – 447 pages
- Office National de Forêt - 2004 - Guide de reconnaissance des arbres de Guyane – 120 essences décrites – ONF :Guyane, 374 pages
- Insectes de Guyane : Beauté et diversité – SEPANGUY, Collection Nature Guyanaise, Cayenne – Gombauld et al - 169 pages

Moteurs de recherche internet :

- <http://membres.lycos.fr/iof/>
- google scholar
- Terredefeu