



**HAL**  
open science

## Régénération forestière naturelle : de la graine à la jeune tige.

Christopher Baraloto

### ► To cite this version:

Christopher Baraloto. Régénération forestière naturelle : de la graine à la jeune tige.. Revue forestière française, 2003, 55 (sp), pp.179-187. <10.4267/2042/5770>. <hal-03449467>

**HAL Id: hal-03449467**

**<https://hal.science/hal-03449467v1>**

Submitted on 25 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire HAL, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

## RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE NATURELLE : DE LA GRAINE À LA JEUNE TIGE

CHRISTOPHER BARALOTO

Dans le sous-bois des forêts tropicales humides, les yeux du marcheur sont attirés par la diversité des formes de vie végétale, dont celle des jeunes plantes au niveau du sol. À certaines saisons, on peut également remplir ses poches de fruits et de graines de formes et de tailles fort variées. Pourquoi existe-t-il tant de morphologies si différentes, de graines ou de jeunes plantes dans ces forêts ? Et comment ces graines et jeunes plantes deviennent-elles des arbres, parmi lesquels certains atteignant la canopée, comme le Fromager (*Ceiba pentandra*, *Bombacaceae*), ont des tailles gigantesques ? Ces questions renvoient à l'étude de la régénération naturelle, et de son processus aux premières étapes de la vie des arbres, qui conditionne le remplacement des individus adultes, soit par la reproduction sexuée, soit par la multiplication végétative. Bien que la reproduction clonale reste importante, surtout dans les forêts exposées aux perturbations régulières (Vandermeer *et al.*, 1995), dans cet article nous nous concentrons sur la reproduction par graines. Sur des dizaines de milliers de graines produites chaque saison par quelques arbres mûrs et en phase de fructification, très peu survivront et parviendront au stade de l'arbre adulte, après un délai moyen estimé à plus de 150 ans (Clark et Clark, 1992).

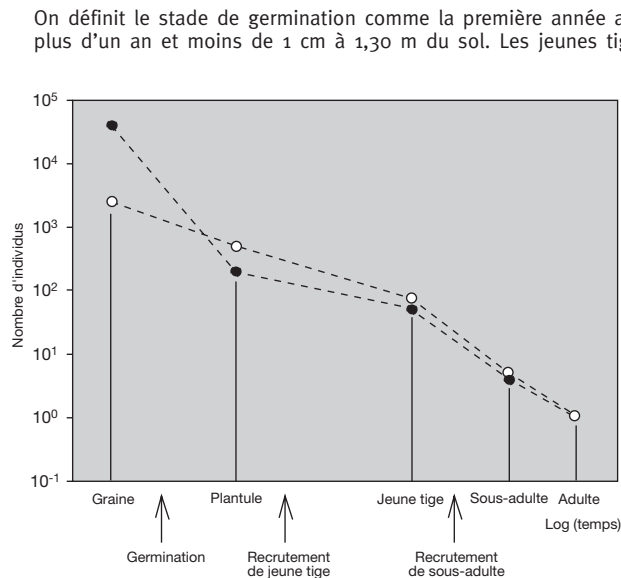
Nous examinerons ce qui se produit après la dispersion des graines au sol<sup>(1)</sup>, quels facteurs influencent la probabilité de survie d'une graine, ainsi que les conditions relatives à la croissance juvénile jusqu'à un stade avancé dans l'histoire des arbres. De fait, la plupart des interactions qui régissent la vie végétale après la dissémination des graines sont fortement influencées par l'endroit précis auquel les graines sont arrivées, ce que nous aborderons également. Nous simplifierons le processus long et complexe en définissant plusieurs étapes de la vie des individus arborés, au cours desquelles on peut identifier différents paramètres ou facteurs qui déterminent la survie puis la croissance jusqu'à l'étape suivante (figure 1, p. 180). En décrivant ces étapes et leurs caractéristiques, nous espérons présenter au lecteur le gradient, si complexe, des stratégies de régénération qui existent et régissent la forêt tropicale humide.

### LE STADE DE LA GERMINATION

L'installation d'une jeune plante exige la germination de la graine et la survie de la plantule. C'est la première et l'étape la plus vulnérable de la régénération naturelle (figure 1, p. 180). Dans beaucoup de forêts tropicales, la production de fruits est synchrone au sein de la communauté floristique, où l'on peut constater que jusqu'à 80 % des espèces portent des fruits au cours

(1) Se référer à l'article de P. Charles-Dominique sur la zoochorie, dans ce numéro, pour les étapes avant, y compris la dispersion des graines.

**FIGURE 1** SURVIE DE 2 COHORTES D'ARBRES HYPOTHÉTIQUES REPRÉSENTANT DES EXTRÊMES DANS LA STRATÉGIE DE RÉGÉNÉRATION



L'espèce pionnière (points foncés) produit beaucoup de graines qui subissent jusqu'à 99 % de mortalité en arrivant au stade plantulaire (noter que l'échelle des données est logarithmique), mais qui peuvent également rester dormantes dans le sol. L'espèce tolérante à l'ombre (points clairs) produit moins de graines, lesquelles sont moins sensibles aux aléas des sous-bois.

Les différences de comportement entre types d'espèces diminuent avec le temps. On estime que le processus entier de la graine jusqu'à l'adulte, si l'on fait une moyenne virtuelle entre les très nombreuses espèces forestières tropicales, prend au moins 150 ans.

d'une même période, étalée sur plusieurs semaines et souvent au cœur de la saison des pluies (Garwood, 1983 ; Sabatier, 1985).

Tandis que les graines de certaines espèces germent après un délai de quelques jours seulement, d'autres mettent de nombreuses semaines, voire une ou plusieurs années (Garwood, 1983 ; Baraloto, 2001). Plusieurs facteurs contribuent à une germination différée dans les forêts tropicales :

- pour certaines espèces, il y a nécessité d'un transit intestinal, après ingestion du fruit par un animal, pour stimuler la germination de la graine ;
- pour d'autres, ce sont les conditions environnementales, telles que l'humidité du sol, l'épaisseur de la litière, la qualité de la lumière, ou la température ; par exemple, un grand nombre d'espèces ont des graines qui ne germent que dans les conditions environnementales liées à un chablis (Dalling *et al.*, 1998) ;
- enfin, dans tous les cas, l'état de réceptivité du sol est prépondérant, et les accidents liés au substrat ou au support (rochers, fissures, bois mort...) sur lesquels tombent les graines influent directement sur la suite ou l'arrêt du processus.

Lorsque les conditions de germination ne sont pas réunies, les graines restent au sol, où la plupart pourrissent. Mais les graines de certaines espèces sont capables de rester dans le sol après incorporation ou léger recouvrement, et constituent, à terme, une banque de graines représentant le potentiel de régénération mis en attente. L'étude récente des signatures isotopiques montre que certaines de ces graines peuvent persister dans le sol pendant une cinquantaine d'années (J. Dalling, communication personnelle). La dormance des graines semble ainsi fournir un avantage aux espèces "pionnières" qui ont besoin de la lumière pour leur croissance (Swaine et Whitmore, 1988) et peuvent, grâce au potentiel fourni par la banque de graines du sol, coloniser les espaces brusquement dégagés. Par exemple, jusqu'à 28 % de la production de *Miconia argentea* (*Melastomataceae*), presque dix mille graines par mètre carré, viennent s'incorporer à

cette banque de graines dans le sol (Dalling *et al.*, 1998). Mais il faut noter qu'on observe ce phénomène aussi chez certaines espèces "non-pionnières" avec des graines de grandes tailles (Baraloto, 2001).

Les réserves alimentaires stockées dans la majorité des graines représentent une source de nourriture attrayante pour les prédateurs, insectes ou vertébrés, mais sont également un substrat approprié pour les microbes pathogènes fongiques. Il a été démontré que la densité de prédateurs (ainsi que de microbes pathogènes fongiques) est proportionnelle à celle de la ressource (Hammond et Brown, 1998), laquelle est évidemment plus abondante sous des arbres parents ou dans les secteurs à forte probabilité de dispersion (Gilbert *et al.*, 2001), comme par exemple sous les perchoirs d'oiseaux ou repatoires de chauves-souris. De fait, la distribution spatiale des arbres-mères et celle des zones de dissémination des graines jouent donc un rôle significatif dans la probabilité d'établissement des jeunes plantes. La moindre mortalité (en valeur absolue) liée à la densité plus faible ou à la distance plus grande au pied porteur pourrait contribuer à l'entretien de la diversité régionale du cortège floristique (Janzen, 1970 ; Connell, 1971). Si ce phénomène a été bien démontré pour de nombreuses espèces (Hammond et Brown, 1998), il a été, par contre, invalidé pour d'autres (Hyatt *et al.*, 2003), et sa contribution au maintien de la diversité reste controversée.

La morphologie des graines est également un facteur important et elle induit des stratégies particulières pour tenter de réduire la probabilité de mortalité, si importante au stade de la germination. La différenciation la plus largement identifiée parmi les espèces tropicales concerne la quantité des réserves nutritives. Dans plusieurs forêts tropicales étudiées (Hammond et Brown, 1995), il a été mesuré des tailles de graines variant selon un gradient de cinq unités de logarithme, et il a été établi un modèle cohérent où la probabilité de survie est fortement corrélée avec la quantité des réserves (Osunkoya *et al.*, 1992 ; Baraloto, 2001).

En revanche, la taille des graines est inversement proportionnelle au nombre de semences produites par l'espèce (Silman, 1996). Il existe donc un continuum de situations morphologiques différentes, dont les extrêmes sont constitués par des espèces produisant énormément de petites graines d'un côté, et de l'autre des espèces produisant très peu de grosses graines (figure 1, p. 180). Par exemple, Dalling *et al.* (1998) ont estimé la production de *Cecropia* (graines < 0,5 mg, poids sec) au Panama à plus d'un million de graines par arbre, tandis que celle de *Dipteryx* (*Papilionaceae*) (graines > 10 g, poids sec) a été estimée à moins de mille graines par arbre (Forget, 1993).

Les espèces se rangeant dans le premier cas sont généralement des espèces de lumière à grande dormance de graines (Foster et Janson, 1985), tandis que celles du second cas sont tolérantes à l'ombre et de faible dormance de graines. Swaine et Whitmore (1988) ont qualifié les stratégies correspondantes de pionnières ("pioneer") et climaciques ("climax"). Il est important de noter que, entre celles-ci, existe une multitude d'espèces aux comportements intermédiaires ; mais c'est un point de départ utile pour comprendre la diversité des stratégies de régénération et leur relation avec la morphologie du matériel végétal reproducteur (Whitmore, 1989).

## LE STADE DES PLANTULES

Pour la plupart des arbres tropicaux, moins de 1 % de toutes les graines germées arriveront au stade juvénile (figure 1, p. 180), et cela après un temps pouvant approcher plusieurs décennies. De manière similaire aux graines en dormance dans le sol, les jeunes plantes peuvent également stagner pendant des dizaines d'années en restant exposées à de nombreux facteurs de risques,

voire de mortalité : Connell et Green (2000) ont observé des plantes stagner pendant plus de trente ans.

Un grand nombre de facteurs peut endommager ou tuer des jeunes plantes pendant cette étape critique. Il a été mis en évidence que les plus importants d'entre eux sont des mycètes pathogènes qui infectent le méristème apical jusqu'à la mort du végétal (Augspurger, 1983 ; Gilbert *et al.*, 2001). Ce processus dépend de la distance au pied-mère et Gilbert (2002) a suggéré le rôle de mycètes parasites inféodés à des espèces particulières, mais il reste beaucoup de recherches à effectuer dans ce domaine récent d'investigation.

En plus des mycètes, les insectes et les vertébrés s'alimentent sur les feuilles ou sur les tiges des jeunes plantes. Par exemple, dans plusieurs cas bien décrits, plus de 80 % de la surface foliaire de jeunes plantes ont été prélevés par des fourmis manioc<sup>(2)</sup>, ou des larves de lépidoptère, ou même des cervidés (Angulo Sandoval et Aide, 2000). La constitution de minéraux ou de molécules biochimiques est un mode de réaction des plantes, pour réduire ces dommages potentiels, et un investissement important qui caractérise les stratégies des espèces (Coley et Barone, 1996).

Plus étonnant : la mortalité due aux chutes de débris (par exemple : branches, gros fruits, épiphytes, lianes) et celle due aux excavations et retournement de sol par les vertébrés sont également très importantes. Clark et Clark (1989) ont observé un taux de mortalité de première année de 82 % parmi des plantules plantées artificiellement dans la forêt de La Selva au Costa Rica, dont un quart pourrait être attribué simplement aux chutes de branches, arbres ou autres débris végétaux.

Le passage du stade plantule à celui de jeune tige exige non seulement la survie mais également une croissance conséquente. Dans les sous-bois très ombragés, il n'est pas rare que les jeunes plantes montrent des taux de croissance "négatifs" à cause des descentes de cimes, de l'abroustissement par les herbivores, ou des chablis (Baraloto, 2001 ; Poorter, 2001). La ressource limitant le plus la croissance des jeunes plantes est indéniablement la lumière. On a mesuré que la lumière disponible dans le sous-bois est de moins de 1 % de celle arrivant au-dessus de la canopée, et une grande partie de la lumière reçue par des jeunes plantes se présente sous la forme de petites taches ("sunflecks") d'énergie ponctuelle élevée (Chazdon et Fetcher, 1988). La plupart des espèces d'arbres tropicaux semble maximiser l'activité photosynthétique avec des taux d'environ 15-25 % de la lumière incidente (Kitajima, 1994 ; Poorter, 1999). On suppose donc que la croissance de la grande majorité des plantules est clairement contrôlée par la lumière du sous-bois et que, en conséquence, la plupart des espèces dépendent des chablis pour libérer leur croissance et passer aux stades suivants (Brokaw, 1985), seule situation prouvant un éclaircissement suffisant dans la forêt primaire.

Pour les espèces "tolérantes à l'ombre", capables de survivre et même de pousser dans le sous-bois ombragé, on admet qu'elles répondent également à une certaine ouverture de la canopée, condition leur permettant de passer au stade suivant (Whitmore, 1989). Mais il faut noter qu'une proportion importante d'espèces ligneuses n'atteindront pas la canopée à l'état adulte et donc resteront toute leur vie à l'ombre dans le sous-bois.

La disponibilité de l'eau, dans le sol, joue également un rôle dans la survie des jeunes plantes et dans leur croissance. Les forêts de la zone tropicale humide saisonnière connaissent des saisons sèches où les précipitations mensuelles sont inférieures à 100 mm sur plusieurs mois successifs (Wright, 1992). D'autre part, même dans les forêts équatoriales, les fluctuations clima-

(2) Cf. article sur les fourmis d'Y. Caraglio, dans ce numéro.

tiques récentes ont fait apparaître des périodes de sécheresse, très graves pour des peuplements sempervirents ; cela a par exemple été mentionné en Asie du Sud-Est (Delissio et Primack, 2003).

Les effets de la sécheresse, au cours de la première année, sont en général prononcés pour les plantules, parce que celles-ci n'ont pas pu établir des racines suffisamment profondes pour atteindre l'humidité résiduelle du sol. La sécheresse est donc un facteur important de mortalité et elle a été considérée comme provoquant une augmentation de 60 % du taux de mortalité des plantules au cours de certaines périodes de sécheresse (Veenendaal *et al.*, 1996 ; Delissio et Primack, 2003).

La fourniture en éléments minéraux influe également sur la croissance des plantules. La plupart des forêts tropicales se situe sur les sols qui sont pauvres chimiquement<sup>(3)</sup>. En particulier, le manque de phosphore a été identifié comme un facteur limitant la croissance des plantes. En effet, beaucoup de plantules d'arbres tropicaux répondent aux additions de phosphore en conditions expérimentales (Burslem *et al.*, 1995 ; Huante *et al.*, 1995). Cependant, en forêt, le comportement des plantes face à un manque de phosphore, ou leur réponse, en cas d'apport, restent mal connus.

Il est clair que ces notions dépendent des interactions entre plantes et symbiotes microbiennes<sup>(4)</sup>. De nombreuses associations mycorhiziennes existent au stade plantulaire (Janos, 1980) et permettent une meilleure efficacité de l'assimilation en éléments minéraux, comme le phosphore, ou en eau (Smith et Smith, 1996). Des espèces légumineuses tropicales forment également des associations avec les bactéries fixatrices d'azote, même déjà aux stades juvéniles, ce qui peut leur donner un avantage dans les sols déficients en azote (Roggy et Prévost, 1999).

Chaque morphologie reflète une manière particulière de disposer des ressources intrinsèques en fonction de l'environnement. Ainsi l'épaisseur des cotylédons est corrélée négativement avec le potentiel photosynthétique : les plantules avec des cotylédons épais peuvent survivre et croître dans un environnement peu lumineux, mais elles montrent un taux de croissance inférieur aux autres espèces qui ne sont pas "tolérantes à l'ombre" (Kitajima, 1994). Autre exemple, la position des cotylédons peut déterminer la réponse à la défoliation ou à d'autres dommages. Les jeunes plantes avec les cotylédons épigés sont peu aptes à émettre des rejets. Dans le cas d'un dommage important à l'axe premier, ces espèces survivent donc moins bien que celles disposant de cotylédons hypogés (Harms et Dalling, 1997).

Enfin, la manière dont les jeunes plantes élaborent les structures de croissance peut jouer un rôle. Par exemple, les jeunes plantes "tolérantes à l'ombre" investissent plus de biomasse dans les structures de racine (Blundell et Peart, 2001), vraisemblablement pour s'assurer de ressources suffisantes au sol, ou pour stocker le carbone et les éléments nutritifs, afin de faire face aux conditions ambiantes et de mieux répondre aux dommages auxquels elles sont, potentiellement et plus longuement, exposées.

## LE STADE DE LA JEUNE TIGE

La dynamique à l'étape des jeunes tiges est moins bien connue qu'aux stades précédents, d'une part parce que son étude exige des bases de données sur une longue période (plusieurs décennies) et d'autre part parce que l'on sort dans ce cas du champ expérimental reproductible.

(3) Cf. article sur les relations sols-végétation de V. Freycon *et al.*, dans ce numéro.

(4) Cf. article sur les mycorhizes de M. Béreau *et al.*, dans ce numéro.

Comme au stade plantulaire, les jeunes tiges doivent aussi bien survivre que croître afin de poursuivre leur vie végétale et de passer à l'étape de sub-adulte, stade du baliveau pour le forestier, correspondant aux diamètres supérieurs à 10 cm mesurés à 1,30 m du sol (figure 1, p. 180).

Tandis que la défoliation semble avoir des conséquences moins graves pour les jeunes tiges que pour les plantules (Angulo Sandoval et Aide, 2000), il a récemment été montré que les insectes qui coupent les branches, voire des tiges, comme certains longicornes<sup>(5)</sup> qui cisailent des sections de plusieurs centimètres de diamètre, peuvent entraîner une réduction significative de la taille des jeunes plantes, voire leur mortalité (Caraglio *et al.*, 2001).

Dans un autre registre d'aléa, et à cause de leur plus grand développement architectural, les jeunes tiges sont plus sensibles aux dommages physiques de la chute d'arbres ou de branches que ne le sont les jeunes plantes. Clark et Clark (1991) ont constaté qu'environ un quart de toutes les jeunes tiges qu'ils ont étudiées de neuf espèces au Costa Rica montraient un ou plusieurs dommages de tige. Ces auteurs supposent que les jeunes tiges qui s'affranchissent de cet aléa l'ont pu, soit parce qu'elles ont eu une position hors projection verticale des houppiers des grands arbres, soit par une croissance rapide afin de réduire au minimum la durée au cours de laquelle elles sont vulnérables.

Enfin, la capacité à émettre des rejets (Bond et Midgley, 2001) est un atout important en réponse à des bris de branches ou de tiges, comme aux dommages induits ou augmentés par l'exploitation forestière (Whitman *et al.*, 1997), lors de l'abattage ou du débardage.

La ressource la plus nécessaire à la croissance des jeunes tiges reste, ainsi que pour les stades antérieurs, la lumière. Welden *et al.* (1991) ont trouvé au Panama, pour 98 espèces sur 115 étudiées, des taux de croissance plus élevés en dessous de la basse canopée (< 10 m) où il y a moins de strates de végétation et moins de recouvrement foliaire, qu'en dessous de la haute canopée. Dans un autre contexte, Poorter (2001) a montré, pour 6 espèces étudiées en Bolivie, que le taux de croissance était plus élevé dans un environnement plus lumineux.

Quant aux ressources édaphiques, peu d'information existe sur la réponse des jeunes tiges. Toutefois, dans le cas de traitement par sous-solage, un gain de croissance a été observé par Coomes et Grubb (1998) en forêt naturelle amazonienne, suggérant ainsi que les caractéristiques physiques du sol ont une influence sur la croissance des jeunes tiges.

D'autres contraintes écologiques jouent également à cette étape. Comme au stade plantulaire, les hautes concentrations nutritives du tissu des feuilles sont des sources attractives pour les herbivores. Les espèces de lumière, ou celles à croissance rapide, manquent de défenses structurales ou chimiques contre des herbivores (Reich *et al.*, 1999). En revanche, les plantes adaptées pour tolérer les dommages et l'ombre ont des feuilles qui durent plus longtemps (3 ou 4 années pour les arbustes des sous-bois) ; elles ont des défenses structurales, le plus souvent chimiques, contre les prédateurs, avec pour corollaire des concentrations nutritives inférieures dans les feuilles et donc une capacité de croissance moindre.

## CONCLUSIONS

Il est facile de comprendre la faible probabilité de succès de la régénération naturelle, eu égard aux facteurs de dépréciation pouvant entraîner mortalité des graines, semis ou jeunes plantules,

(5) Ces insectes ont préalablement pondu leurs œufs dans le matériel végétal qui va être sectionné. Les larves xylophages trouveront ainsi directement la matière ligneuse morte nécessaire à leur nutrition, au sol.

compte tenu aussi des multiples conditions qui doivent être simultanément remplies pour que la germination, l'installation et la croissance des plantes réussissent.

Une des réponses du peuplement arboré à ces difficultés est la production d'un très grand nombre de semences et le pouvoir de conservation des graines dans le sol... dans l'attente de jours meilleurs. Une autre apparaît avec la diversité des traits (morphologiques, fonctionnels et d'histoire de vie) de juvéniles observées, laquelle correspond à un des aspects de stratégies de régénération, différentes selon les espèces.

En plus des chances de survie simplement liées à la distribution stochastique des graines, pour accomplir toutes les étapes d'une régénération naturelle réussie, les jeunes plantes doivent croître dans un ensemble donné de conditions auxquelles elles sont adaptées, ou face auxquelles elles développent un potentiel d'adaptation et de réaction.

Christopher BARALOTO  
Enseignant-chercheur  
Université de Floride & UMR ECOFOG  
INRA  
BP 709  
F-97379 KOUROU CEDEX  
(baraloto@botany.ufl.edu)

## BIBLIOGRAPHIE

- ANGULO SANDOVAL (P.), AIDE (T.M.). — Effect of plant density and light availability on leaf damage in *Manilkara bidentata* (Sapotaceae). — *Journal of Tropical Ecology*, vol. 16, 2000, pp. 447-464.
- AUGSPURGER (C.K.). — Offspring recruitment around tropical trees : changes in cohort distance with time. — *Oikos*, vol. 40, 1983, pp. 189-196.
- BARALOTO (C.). — Tradeoffs between neotropical tree seedling traits and performance in contrasting environments. — Ph.D., University of Michigan, 2001.
- BLUNDELL (A.G.), PEART (D.R.). — Growth strategies of a shade-tolerant tropical tree : the interactive effects of canopy gaps and simulated herbivory. — *Journal of Ecology*, vol. 89, 2001, pp. 608-615.
- BOND (W.J.), MIDGLEY (J.J.). — Ecology of sprouting in woody plants : the persistence niche. — *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 16, 2001, pp. 45-51.
- BROKAW (N.V.L.). — Gap-phase regeneration in a tropical forest. — *Ecology*, vol. 66, 1985, pp. 682-687.
- BURSLEM (D.F.R.P.), GRUBB (P.J.), TURNER (I.M.). — Responses to nutrient addition among shade-tolerant tree seedlings of lowland tropical rain forest in Singapore. — *Journal of Ecology*, vol. 83, 1995, pp. 113-122.
- CARAGLIO (Y.), NICOLINI (E.), PETRONNELI (P.). — Observations on the links between the architecture of a tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpinaceae), and *Cerambycidae* activity in French Guiana. — *Journal of Tropical Ecology*, vol. 17, 2001, pp. 459-463.
- CHAZDON (R.L.), FETCHER (N.). — Sunflecks and their importance to forest understory plants. — *Advances in Ecological Research*, vol. 18, 1988, pp. 1-63.
- CLARK (D.A.), CLARK (D.B.). — The role of physical damage in the seedling mortality regime of a Neotropical rain forest. — *Oikos*, vol. 55, 1992, pp. 225-230.
- CLARK (D.A.), CLARK (D.B.). — Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. — *Ecological Monographs*, vol. 62, 1992, pp. 315-344.
- CLARK (D.B.), CLARK (D.A.). — The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest. — *Journal of Ecology*, vol. 79, 1991, pp. 447-458.
- COLEY (P.D.), BARONE (J.A.). — Herbivory and plant defenses in tropical forests. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, vol. 27, 1996, pp. 305-335.

- CONNELL (J.H.). — On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *In* : Dynamics of populations / P.J. den Boer, G.R. Gradwell Eds, pp. 298-312. — Wageningen (the Netherlands) : Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1971.
- CONNELL (J.H.), GREEN (P.T.). — Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. — *Ecology*, vol. 81, 2000, pp. 568-584.
- COOMES (D.A.), GRUBB (P.J.). — Responses of juvenile trees to above- and belowground competition in nutrient-starved Amazonian rain forest. — *Ecology*, vol. 79, 1998, pp. 768-782.
- DALLING (J.W.), SWAINE (M.D.), GARWOOD NANCY (C.). — Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. — *Ecology*, vol. 79, 1998, pp. 564-578.
- DELISSIO (L.J.), PRIMACK (R.B.). — The impact of drought on the population dynamics of canopy tree seedlings in an aseasonal Malaysian rain forest. — *Journal of Tropical Ecology*, vol. 19, 2003, pp. 489-500.
- FORGET (P.-M.). — Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (*Papilionaceae*) seeds by rodents in Panama. — *Oecologia*, vol. 94, 1993, pp. 255-261.
- FOSTER (S.A.), JANSON (C.H.). — The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. — *Ecology*, vol. 66, 1985, pp. 773-780.
- GARWOOD (N.C.). — Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama : a community study. — *Ecological Monographs*, vol. 53, 1983, pp. 159-181.
- GILBERT (G.S.). — Evolutionary ecology of plant diseases in natural ecosystems. — *Annual Review of Phytopathology*, vol. 40, 2002, pp. 13-43.
- GILBERT (G.S.), HARMS (K.E.), HAMILL (D.N.), HUBBELL (S.P.). — Effects of seedling size, El Nino drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panama. — *Oecologia*, vol. 127, 2001, pp. 509-516.
- HAMMOND (D.S.), BROWN (V.K.). — Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, soil type in wet neotropical forests. — *Ecology*, vol. 76, 1995, pp. 2544-2561.
- HAMMOND (D.S.), BROWN (V.K.). — Disturbance, phenology and life-history characteristics : factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. *In* : Dynamics of Tropical Communities / D.M. Newbery, H.T.T. Prins, N.D. Brown Eds, pp. 51-78. — Cambridge (UK) : Blackwell Science, 1998.
- HARMS (K.E.), DALLING (J.I.). — Damage and herbivory tolerance through sprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. — *Journal of Tropical Ecology*, vol. 13, 1997, pp. 617-621.
- HUANTE (P.), RINCON (E.), CHAPIN III (F.S.). — Responses to phosphorus of contrasting successional tree-seedling species from the tropical deciduous forest of Mexico. — *Functional Ecology*, vol. 9, 1995, pp. 760-766.
- HYATT (L.A.), ROSENBERG (M.S.), HOWARD (T.G.), BOLE (G.), FANG (W.), ANASTASIA (J.), BROWN (K.), GRELLA (R.), HINMAN (K.), KURDZIEL (J.P.), GUREVITCH (J.). — The distance-dependent prediction of the Janzen-Connell hypothesis : a meta-analysis. — *Oikos*, vol. 103, 2003, pp. 590-602.
- JANOS (D.P.). — Mycorrhizae influence tropical succession. — *Biotropica*, vol. 12 (Supplement), 1980, pp. 56-64.
- JANZEN (D.H.). — Herbivores and the number of tree species in tropical forests. — *American Naturalist*, vol. 104, 1970, pp. 501-528.
- KITAJIMA (K.). — Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. — *Oecologia*, vol. 98, 1994, pp. 419-428.
- OSUNKOYA (O.O.), ASH (J.E.), HOPKINS (M.S.), GRAHAM (A.W.). — Factors affecting survival of tree seedlings in North Queensland rainforests. — *Oecologia*, vol. 91, 1992, pp. 569-578.
- POORTER (L.). — Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient : the relative importance of morphological and physiological traits. — *Functional Ecology*, vol. 13, 1999, pp. 396-410.
- POORTER (L.). — Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. — *Functional Ecology*, vol. 15, 2001, pp. 113-123.
- REICH (P.B.), ELLSWORTH (D.S.), WALTERS (M.B.), VOSE (J.M.), GRESHAM (C.), VOLIN (J.C.), BOWMAN (W.D.). — Generality of leaf trait relationships : A test across six biomes. — *Ecology*, vol. 80, 1999, pp. 1955-1969.
- ROGGY (J.C.), PREVOST (M.F.). — Nitrogen-fixing legumes and silvigenesis in a rain forest in French Guiana : a taxonomic and ecological approach. — *New Phytologist*, vol. 144, 1999, pp. 283-294.
- SABATIER (D.). — Saisonnalité et déterminisme du pic de fructification en forêt guyanaise. — *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, vol. 40, 1985, pp. 89-320.
- SILMAN (M.E.). — Regeneration from seed in a neotropical forest. — Ph. D., Duke University, 1996.

- SMITH (F.A.), SMITH (S.E.). — Mutualism and parasitism : diversity in function and structure in the 'arbuscular' (VA) mycorrhizal symbiosis. — *Advances in Botanical Research*, vol. 22, 1996, pp. 1-43.
- SWAINE (M.D.), WHITMORE (T.C.). — On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. — *Vegetatio*, vol. 75, 1988, pp. 81-86.
- VANDERMEER (J.H.), MALLONA (M.A.), BOUCHER (D.H.), YIH (K.), PERFECTO (I.). — Three years of ingrowth following catastrophic hurricane damage on the Caribbean coast of Nicaragua : evidence in support of the direct regeneration hypothesis. — *Journal of Tropical Ecology*, vol. 11, 1995, pp. 465-472.
- VAZQUEZ-YANES (C.), OROZCO-SEGOVIA (A.). — Seed dormancy in the tropical rain forest. In : *Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants* / K.S. Bawa, M. Hadley Eds, pp. 247-259. — Paris : UNESCO ; Parthenon, 1990.
- VEENENDAAL (E.M.), SWAINE (M.D.), AGYEMAN (V.K.), BLAY (D.), ABEBRESE (I.K.), MULLINS (C.E.). — Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. — *Journal of Ecology*, vol. 84, 1996, pp. 83-90.
- WELDEN (C.W.), HEWETT (S.W.), HUBBELL (S.P.), FOSTER (R.B.). — Sapling survival, growth and recruitment : relationship to canopy height in a neotropical forest. — *Ecology*, vol. 72, 1991, pp. 35-50.
- WHITMAN (A.A.), BROKAW (N.V.L.), HAGAN (J.M.). — Forest damage caused by selection logging of mahogany (*Swietenia macrophylla*) in northern Belize. — *Forest Ecology and Management*, vol. 92, 1997, pp. 87-96.
- WHITMORE (T.C.). — Canopy gaps and the two major groups of forest trees. — *Ecology*, vol. 70, 1989, pp. 536-538.
- WRIGHT (S.J.). — Seasonal drought soil fertility and the species density of tropical forest plant communities. — *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 7, 1992, pp. 260-263.

---

#### RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE NATURELLE : DE LA GRAINE À LA JEUNE TIGE (Résumé)

La régénération naturelle comprend l'ensemble des processus biologiques et écologiques qui permettent aux peuplements de se renouveler. L'article s'attache à décrire synthétiquement l'ensemble des facteurs et des paramètres auxquels sont soumis les végétaux arborés lorsqu'il y a reproduction par voie sexuée. Les stades de la germination, de la plantule, de la jeune tige sont ainsi successivement décrits et les caractéristiques principales du contexte écologique dans lequel ils se déroulent, la forêt tropicale humide, sont mises en relief.

#### NATURAL FOREST REGENERATION – FROM SEED TO YOUNG STEM (Abstract)

Natural regeneration covers the full range of biological and ecological processes that enable populations to be renewed. The article attempts to synthetically describe the set of factors and parameters that arboreal plants whose reproduction is sexual are dependent upon. The germination, seedling and young stem stages are described in succession together with the main ecological features of the tropical rainforest environment.

---